

Concevoir des toitures vertes analogues aux pelouses sèches indigènes pour la biodiversité et l'hydrologie

-

Lucie RIVIERE



COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

Concevoir des toitures vertes analogues aux pelouses sèches indigènes pour la biodiversité et l'hydrologie

Lucie RIVIÈRE

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de doctorat en
sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteur : Pr. Grégory MAHY
Année civile : 2023

Abstract

Extensive green roofs are increasingly used and generate a growing interest due to their capacity to provide ecosystem services. However, these services are rarely optimized and in line with the surrounding environments. This thesis explores the use of the habitat analogous hypothesis to select appropriate species in order to improve the services provided by extensive green roofs.

The main objective is to understand the temporal evolution and dynamics of the taxonomic and functional composition of plant communities selected based on the habitat analogous hypothesis, as well as the influence of functional traits of these species on water runoff from extensive green roofs. These two objectives are divided into two parts.

The results of this thesis have identified species from (semi-)natural habitats whose green roofs are analogous, their vegetation dynamics from both a taxonomic and functional perspectives, and the influence of microenvironmental conditions. The habitat analogous hypothesis was confirmed through the study of extensive green roofs and experiments. Plant communities can be composed of local species from (semi-) natural habitats that share similar abiotic conditions as extensive green roofs, such as shallow substrate depth, water stress conditions, and high sunlight exposure. However, these plant communities evolve over time, and spontaneous species that dominated the seed bank can become increasingly dominant in the vegetation over time if significant disturbances destroy the established vegetation. These plant communities are also influenced by environmental conditions at the roof scale, such as sunlight exposure, variations in substrate depth, and soil nutrient composition.

The analogous habitat hypothesis is complemented by the functional traits of plant communities and their CSR strategies. We found that stress-tolerant (S) strategies dominate the plant communities, especially in the most stressful zones on the roof.

We were also able to determine the functional plant traits of these local species that influenced water runoff. Aboveground biomass and vegetation height have the most significant influence on water runoff compared to other functional vegetative traits but their influence is only apparent within a certain range of low rainfall. However, substrate moisture, precipitation quantity, temperature and substrate type are among the factors that have a greater impact on water runoff from extensive green roofs than vegetative traits. Overall, extensive green roofs retain half of the precipitation over a one-year period.

Therefore, the selection of species for an extensive green roof should be based on the analogous habitat hypothesis, coupled with functional traits and CSR strategies. In temperate Europe, xeric habitat species and stress-tolerant (S) strategy species can form the basis of plant communities, and species with higher aerial biomass and vegetation height should be prioritized to optimize the regulation of water runoff. The implementation of zones with different microenvironmental conditions allows for the development of heterogeneous plant communities across the green roof, thus increasing the support service for floristic diversity.

This thesis provides a better understanding of green roofs as analogous habitats to (semi-)natural and pioneer environments, their vegetation dynamics, and the influence of environmental parameters. The results allow for a more efficient use of floristic diversity in the context of extensive green roofs to improve water regulation services and promote better integration of green roofs into their environment.

Résumé

Les toitures vertes extensives sont de plus en plus utilisées et suscitent un intérêt croissant en raison de leur capacité à fournir de nombreux services écosystémiques. Cependant, ces services sont rarement optimisés et en adéquation avec les milieux environnants. Cette thèse explore l'utilisation de l'hypothèse d'habitats analogues et des traits fonctionnels pour sélectionner des espèces appropriées dans le but d'améliorer les services rendus par les toitures vertes extensives.

Les objectifs principaux sont de comprendre l'évolution temporelle et la dynamique de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales sélectionnées sur base de l'hypothèse d'habitat analogue ainsi que l'influence des traits fonctionnels de ces espèces sur l'écoulement de l'eau des toitures vertes extensives. Ces deux objectifs sont répartis en deux parties.

Les résultats de cette thèse ont permis d'identifier des espèces de milieux (semi-) naturels dont les toitures vertes sont analogues, leur dynamique de végétation tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel ainsi que l'influence des conditions microenvironnementales. L'hypothèse de l'habitat analogue a pu être confirmée grâce au suivi de toitures vertes extensives et d'expérimentations. Les communautés végétales peuvent être constituées d'espèces locales de milieux (semi-)naturels qui présentent les mêmes conditions abiotiques qu'une toiture verte extensive : faible profondeur de substrat, conditions de stress hydrique, ensoleillement important, etc. Ces communautés évoluent cependant au cours du temps et des espèces spontanées qui dominent la banque de graines peuvent devenir de plus en plus dominantes dans la végétation si des perturbations importantes viennent à détruire la végétation en place. Ces communautés végétales sont également influencées par les conditions environnementales retrouvées à l'échelle de la toiture telles que l'ensoleillement, les variations de profondeur de substrat, la composition en nutriments du sol. L'hypothèse de l'habitat analogue est complétée par les traits fonctionnels des communautés végétales et leur stratégie CSR. Nous avons pu mettre en évidence que les espèces de stratégie de tolérance au stress (S) dominent les communautés végétales, surtout dans les zones les plus stressantes.

Nous avons également pu déterminer les traits végétaux liés à ces espèces locales qui influencent l'écoulement de l'eau. La biomasse aérienne et la hauteur de végétation influencent le plus l'écoulement de l'eau comparé aux autres traits fonctionnels de la végétation, mais leur influence n'est marquée que dans une certaine gamme de faibles précipitations. Cependant, l'humidité du substrat, les quantités de précipitations, la température et le choix du substrat sont autant de facteurs qui influencent de manière plus importante cet écoulement de l'eau des toitures vertes extensives que les traits de la végétation. De manière générale, les toitures vertes retiennent la moitié des précipitations sur une période d'un an.

La sélection des espèces d'une toiture verte extensive doit donc se baser sur l'hypothèse de l'habitat analogue couplée aux traits fonctionnels et aux stratégies CSR. En Europe tempérée, les espèces de milieux xériques et les espèces de stratégies S peuvent constituer une base aux communautés végétales et les espèces de plus grande biomasse aérienne et de hauteur de végétation sont à privilégier pour optimiser le service de régulation du ruissellement de l'eau. La mise en place de zones avec des conditions microenvironnementales différentes permettent de valoriser des communautés végétales hétérogènes sur l'ensemble de la toiture et donc d'augmenter le service de support à la diversité floristique rendu.

Cette thèse offre une meilleure compréhension des toitures vertes en tant qu'habitats analogues de milieux (semi-) naturels et pionniers, de leur dynamique de végétation et de l'influence des paramètres environnementaux. Les résultats permettent d'envisager une utilisation plus efficace de la diversité floristique dans le contexte des toitures vertes extensives pour améliorer le service de régulation de l'eau et favoriser une meilleure intégration des toitures vertes dans leur environnement.

Remerciements

Cette page est l'occasion pour moi de remercier toutes celles et ceux qui ont contribué de près ou de loin, quotidiennement ou ponctuellement à la concrétisation de cette thèse.

Avant tout, merci à vous chers lecteurs. Réaliser une thèse est un challenge personnel mais savoir que certaines personnes liront l'une ou l'autre partie, l'intégralité ou bien survoleront seulement quelques pages, apporte une motivation supplémentaire non négligeable.

Merci Grégory de m'avoir si bien encadré tout au long de la réalisation de cette thèse. Souvent quand je te remerciais à la fin de nos réunions, tu aimais me répondre que tu faisais simplement ton travail, que tu es payé pour ça. Mais j'ai reçu bien plus que ça. Tu as cru en mes capacités de future doctorante alors que je finissais à peine mon TFE et que j'étais un peu perdue. Tu as pris le temps de m'accorder l'encadrement dont j'avais besoin et ce, même à 1000 km pendant 1 an. Merci d'avoir été disponible pour nos très nombreuses réunions, merci pour les riches échanges que nous avons eu, même si parfois les chemins à prendre étaient nébuleux. Tu as appris à décoder mes idées que j'avais parfois bien du mal à formuler.

Merci aux membres de mon comité de thèse de m'avoir suivie pendant ces quatre années. Merci de m'avoir conseillé, merci pour l'intérêt que vous avez accordé à ce sujet et pour votre expertise dans ce projet pluridisciplinaire. Je remercie également les membres de mon jury de thèse pour leurs commentaires pertinents et leurs lectures approfondies qui m'ont permis de peaufiner cette thèse.

This thesis was a part of the City Roof project, which I had the chance to share with Mitali and Mostafa. Thank you both for your interest in green roofs and your desire to learn about biodiversity. Building this project at the crossroads of our fields was not so easy, but we succeeded! Thanks to both of you, I have not only learned a lot about your fields, but you also made me discover your country and your culture through your stories. It was a great pleasure to see your progress in learning French and your desire to explore Belgium. Thank you for the patience you had in understanding me when I tried to speak poorly in English, you always wanted to understand my ideas, and it helped me a lot to become more self-confident in speaking. Thank you for the trip to Berlin, we had a great time together, even sat for 8 hours on the floor of a crowded TGV.

Mes Tfistes Anna, Séverine, Alexis et Alizé, merci à vous quatre. Je ne sais pas si vous mesurez ce qu'apporte un tffite dans une thèse, c'est bien plus qu'un encadrement dans la réalisation d'un mémoire, c'est avoir un réel échange quotidien. Chaque année vous m'avez apporté un vent de fraîcheur dans la réalisation de ma thèse, avec vos idées, votre aide et vos sourires. Vous avez donné un sens à mon travail quotidien. J'ai appris beaucoup sur moi-même en vous encadrant, vous avez été compréhensifs vis-à-vis de mes erreurs. Merci Anna et Séverine pour les sessions de relevés en plein soleil sur le TERRA, c'était une immense joie de pouvoir sortir du confinement de cette manière. Les papotes sur le toit comme premières interactions sociales m'ont fait un bien fou après ces mois d'enfermement. Merci Alexis d'avoir relevé ce défi de

jouer avec l'eau. Tu es resté motivé même lorsqu'on devait courir sous la pluie pour vider l'eau avant que ça ne déborde. Merci Alizé de t'être si bien occupée des petites germinations, merci pour tes nombreux allers-retours jusque Louvain-la-Neuve.

Lucas, Merci !, tu as été le technicien dont j'avais besoin, toujours présent pour relever les défis. Grâce à toi, j'ai pu mettre en place mes expériences. Ta motivation sans faille, ta vision pratique des choses et ta volonté de toujours bien faire m'ont été indispensables. Je ne pouvais pas imaginer mieux comme suite à nos de belles années de coloc.

Merci à l'équipe Mahy : Sylvain, Lilly, Aurore, Benjamin, Grace et Audrey. Merci Sylvain pour ton suivi, tes avis toujours pertinents et ton esprit critique. Faire pousser des plantes sur un bâtiment n'est pas une chose aisée mais tu relèves ce défi avec conviction. Merci Lilly de m'avoir fait découvrir le monde des tritons royaux et des crapauds caralos. Benjamin, merci de nous ouvrir la voie des friches, il y a tant à découvrir. Merci Grace d'étendre nos recherches au bout du monde. Merci Audrey pour ton aide hydrologique.

Merci aux co-auteurs pour vos contributions respectives, vos avis éclairés et votre aide à la rédaction des articles : Thierry Dutoit, Christel Vidaller, Elise Buisson, Sophie Meeûs et Yves Brostaux.

Merci à Tradecowall de nous avoir suivi dans l'aventure de l'économie circulaire des substrats, merci de nous avoir fourni les broyats nécessaires. Merci à Ecosem d'avoir tout fait pour satisfaire nos nombreuses commandes de plantes.

Merci Cynthia et Emilie, vous vous êtes démenées pour chaque problème administratif auquel j'ai pu faire face, et il y en a eu !

Merci à tous les collègues, vous avez été bien nombreux !, qui m'ont apporté leurs aides pour la mise en place de mes expériences, la récolte des données et surtout pour les mesures de l'eau en urgence sous la pluie avant que tout ne déborde. Et on en a mesuré des litres : 6855.60 ! Ce qui correspond à 57 baignoires mesurées litre par litre. Merci pour cette aide indispensable !

Chers collègues du BP ! Quand quelqu'un me demande comment ça se passe au bureau, ma réponse commence bien souvent par quelque chose du type : « oui top ! J'ai de super collègues ! ». Et c'est vrai ! On discute ensuite de l'importance d'avoir de bons collègues, car ça compte vraiment pour beaucoup. Vous m'avez tant apporté. (Presque) jamais je ne suis arrivée au bureau avec des pieds de plombs, je savais que je retrouverais vos sourires et vos anecdotes farfelues. Dans le parcours de thèse, il y a des hauts et des bas ; et grâce à vous, ces hauts étaient bien plus fréquents et lumineux, et ces bas bien plus supportables. Vous aviez les mots pour me remonter le moral. Merci pour ces heures de papotes, ces rires à en avoir mal aux joues, ces parties de kicker endiablées, ces matchs de badminton, ces tonnes de frites et surtout ce fun quotidien et de qualité. J'ai pu m'épanouir un peu plus chaque année à vos côtés. Je quitte le BP le cœur lourd mais des histoires plein la tête et vos rires qui résonnent en moi. Merci à Aurore, Harold, Thomas³, Anaïs, Vladimir, Lucas, Julien, Arthur, Axel, Adèle, Pauline, Hugo, Lilly, Adrien, Antoine, Maïké, Samuel, Clémence, Nina,

Marie², Charly, Fanny, Louis, Sylvain, Cynthia, Kathleen, Benjamin, Arnaud, JF, Marc, Julien, Emilie, Maxime, ...

J'aimerais particulièrement remercier du fond du cœur les petits chiots. Merci pour ces heures de voiture vers le sud, pour notre complicité et votre bienveillance. Vous êtes des personnes de grande qualité.

Merci Aurore, merci pour ton soutien à la fin de la thèse. Tu as répondu avec patience à mes très nombreuses interrogations.

Dans mon projet de thèse, j'ai également eu la chance d'être toujours soutenue d'un point de vue personnel.

Merci à ma famille. Vous vous êtes toujours intéressés à ce que j'entreprenais, attentifs, curieux et encourageants. Merci à mes deux sœurs. Mathilde, je me souviendrai toujours du coup de fil que je t'ai passé quand on venait de me proposer une thèse, j'étais perdue, tu étais là pour moi. Tu ne m'as pas rassurée mais tu m'as clairement présenté le défi que relève une thèse. Merci pour ça, j'étais bien mieux préparée pour l'aventure. Louise, je suis très heureuse d'avoir partagé ces quelques années ensemble à Gembloux, te voir passer dans mon bureau de temps à autre pour te montrer mon travail me faisait très plaisir. Je suis tellement fière que tu aies maintenant trouvé ta voie.

Merci à la famille Maton, vous avez toujours été très curieux vis-à-vis de mon travail, désireux de comprendre ce que je pouvais bien faire avec mes plantes sur un toit. Merci pour les heures de télétravail au calme chez vous.

Merci à mes amis de 10 ans et de toujours, merci pour les innombrables souvenirs de folies passées ensemble. Je peux compter sur chacun d'entre vous les yeux fermés et ça, ça n'a pas de prix.

Finalement, je tiens à remercier Quentin. Il n'y a pas longtemps tu m'as dit que tu trouvais que tu n'avais pas fait grand-chose pour ma thèse. Je peux t'assurer que tu m'as apporté énormément tout au long de ces 4 ans de thèse. Je me suis sentie soutenue chaque jour, tu m'encourages, tu crois en moi et je le ressens. C'est précieux et ça me donne confiance en moi. Tu supportes mes coups de tonnerre et mes coups de soleil avec tellement de sérénité. Merci pour tes petites attentions, tes plats réconfortants, ton admiration et ta curiosité vis-à-vis de mon travail. À mon tour maintenant de faire aussi bien pour ta dernière année.

Et bien au-delà de ce parcours de thèse, Quentin, mon mari, Merci pour tout. La vie à tes côtés est paisible, légère et colorée.

Table of contents

Abstract	5
Résumé	7
Remerciements	9
Table of contents	13
List of figures	16
List of tables	19
Chapitre 1	23
1. Introduction	25
1.1. Des toitures vertes comme infrastructures vertes urbaines.....	25
1.1.1. Histoire de la nature en ville	25
1.1.2. Toitures vertes : définition et typologie	27
1.1.3. Toitures vertes et services écosystémiques.....	29
1.2. Des toitures vertes comme nouveaux écosystèmes ou habitats analogues	32
1.3. Des toitures vertes comme support aux communautés végétales et à la biodiversité locale.....	36
1.3.1. Toiture verte et succession primaire	36
1.3.2. Dynamique des communautés végétales : évolution temporelle	37
1.3.3. Dynamique des communautés végétales : conditions microenvironnementales.....	38
1.4. Caractériser les communautés végétales des toitures vertes.....	38
1.4.1. L’approche taxonomique	38
1.4.2. L’approche fonctionnelle.....	39
1.5. Caractériser l’écoulement de l’eau des toitures vertes	43
2. Objectifs et stratégie scientifique	45
Chapitre 2	51
1. Abstract	53
2. Introduction	53
3. Materials and methods.....	55
3.1. Study site and experimental design	55
3.2. Data Collection.....	56
3.3. Data Analyses	57
4. Results	58
4.1. Floristic variation of plant community	58
4.2. Functional variation of plant community	61
4.3. Substrate characteristics	63
5. Discussion	65
Chapitre 3	69
1. Abstract	71
2. Introduction	71
3. Materials and methods.....	73
3.1. Study site and experimental design	73

3.2.	Data Collection	76
3.3.	Data analyses	77
4.	Results	77
4.1.	Seedbank characteristics	77
4.2.	Seedbank and vegetation similarity	78
4.3.	Influence of plant communities on seedbank	81
4.4.	Influence of microenvironmental variation on plant communities and seedbank	81
5.	Discussion.....	83
Chapitre 4	87
1.	Abstract.....	89
2.	Introduction	89
3.	Materiel and Methods	91
3.1.	Study site and experimental design	91
3.2.	Data collection and analysis	92
4.	Results	94
5.	Discussion.....	99
Chapitre 5	103
1.	Abstract.....	105
2.	Introduction	105
3.	Materials and Methods	107
3.1.	Study site and experimental design	107
3.2.	Experimental measures	109
3.3.	Analyses.....	109
4.	Results	111
4.1.	General description.....	111
4.2.	Model for estimating final substrate humidity over 3d.....	112
4.3.	Parameters influencing runoff over 3d	113
4.4.	Runoff dynamic	115
5.	Discussion.....	115
Chapitre 6	119
1.	Abstract.....	121
2.	Introduction	121
3.	Materials and methods.....	122
3.1.	Study site and experimental design	122
3.2.	Simulated rain.....	123
3.3.	Realized plant traits	123
3.4.	Data analyses	123
4.	Results	124
4.1.	Realised functional traits	124
4.2.	Runoff variation.....	125
4.2.1.	Influence of root type on runoff.....	126
4.2.2.	Influence of continuous vegetation traits on runoff	126
5.	Discussion.....	127

Chapitre 7	129
1. Habitat analogue et toiture verte extensive.....	131
1.1. A quoi ressemble une toiture verte analogue ?.....	131
1.2. Evolution temporelle des communautés végétales	132
1.2.1. Evolution taxonomique des communautés végétales	132
1.2.2. Evolution de la composition fonctionnelle des communautés végétales	133
1.2.3. Influence des systèmes expérimentaux sur les dynamiques temporelles des communautés végétales	134
1.3. Evolution des communautés végétales selon les conditions micro environnementales.....	135
1.4. Constituer des communautés végétales	136
2. Contribution des communautés végétales à la régulation hydrologique	137
2.1. Effet de la présence des toitures vertes.....	137
2.2. Influence des traits fonctionnels de la végétation analogue sur l'hydrologie d'une toiture verte.....	137
2.3. Quel est le rôle réel de la végétation des toitures vertes dans le cycle hydrologique ?.....	138
2.4. Interaction substrat-végétation-eau.....	139
3. Les toitures vertes diversifiées grâce à l'hypothèse de l'habitat analogue et aux traits fonctionnels, une solution face au marché des toitures vertes monospécifiques ? Apport de la thèse et recommandations	140
3.1. Sélection des espèces.....	140
3.2. Gestion.....	141
3.3. Etudes futures	143
Références	145
Annexes	165

List of figures

Figure 1-1 : Perspective originale de la coulée verte René Dumont (Paris).....	26
Figure 1-2 : Identification des principales typologies d'infrastructure verte (Koc, Osmond, and Peters 2016).....	27
Figure 1-3 : Types de toiture verte et leurs composantes principales (Vandooren 2006).....	28
Figure 1-4 : Toiture verte extensive de sedum exotique (Liège, Belgique)	31
Figure 1-5 : Cadre conceptuel des processus et des structures des écosystèmes selon le niveau d'intervention humaine et le degré de nouveauté écologique ou d'analogie avec des écosystèmes naturels (Pitz 2018; adapté de J. T. Lundholm and Richardson 2010).....	32
Figure 1-6: Pelouse sèche (Han-sur-Lesse, Belgique).....	34
Figure 1-7 : Schéma des filtres à l'installation qui définissent les assemblages d'espèces (adapté selon Lake, Bond, and Reich 2007).....	35
Figure 1-8 : Ordination des stratégies dans le modèle « CSR » de Grime (1977). Représentation dérivée de Loehle (1988).....	41
Figure 1-9 : Diagramme triangulaire des trois stratégies primaires CSR et des stratégies secondaires, selon l'intensité du stress (IS), de la compétition (IC) et de la perturbation (ID) (Grime 1977).....	42
Figure 1-10 : Flux d'eau d'une toiture verte	44
Figure 1-11 : Structure de la thèse.....	47
Figure 1-12 : A) Parcelles de la toiture verte extensive, leur modalité de profondeur de substrat (D1 : 6cm – D2 : 12cm) et d'ensoleillement (S1 : faible – S2 : moyen – S3 : élevé). B) Photos de la toiture (2021).....	48
Figure 1-13 : Différents mésocosmes utilisés dans les chapitres 4 (A), 5 (B) et 6 (C)	49
Figure 2-1 : Sun exposure and substrate depth modalities of the plots within the extensive plots of the TERRA building (Gembloux, Belgium). D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure	56
Figure 2-2 : Relative percentage of vegetation cover in 2020 by ecological groups depending on microenvironmental conditions. D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure.....	59
Figure 2-3 : PCoA based on species composition of community A) Ordspiders are pooled by year. Symbols represent sun exposure modalities (circle = S1: low sun exposure, triangle = S2: medium sun exposure, and square = S3: high sun exposure) and substrate depth modalities (white = D1: shallow depth 6 cm, black = D2: deep depth 11 cm). B) Correlation circle of species (correlation > 0.35 in absolute value with one of the two axes of the PCoA). Ant_odo: <i>A. odoratum</i> , Ant_vul: <i>A. vulneraria</i> , Bri_med: <i>B. media</i> , Bro_ere: <i>B. erectus</i> , Ech_vul: <i>E. vulgare</i> , Koe_mac: <i>K. macrantha</i> , Med_lup: <i>M. lupulina</i> , Rum_ace: <i>R. acetosella</i>	61

Figure 2-4 : Violin-plot and associated box-and-whisker plot of mean plant community strategies C, S and R from 2018 to 2020. Different letters indicate significant differences among years.	62
Figure 3-1 : The studied extensive green roof and the permanent plots distribution	74
Figure 3-2 : Seedbank density (seeds/m ²) and mean vegetation cover of 2021 (%) for seeded species and spontaneous species (see Table 3-1 for species name)	78
Figure 3-3 : Sokal and Michener index between 2017 seeding, 2018, 2019, 2020, and 2021 vegetation cover and 2021 seedbank	79
Figure 3-4 : Principal Component Analysis (PCA) based on presence/absence species composition for initial seeding, 2018, 2019, 2020, and 2021 vegetation cover and 2021 seedbank. A) Ordspiders pool by year. B) Correlation circle of species, blue species: spontaneous species, green species: seeded species.	80
Figure 3-5 : Principal Coordinate Analysis (PCoA) based on A) plant composition of standing vegetation in 2021 and on B) seedbank composition. Ordspiders are pooled according to microenvironmental conditions. Symbols represent sun exposure modalities (circle = S1: low sun exposure, triangle = S2: medium sun exposure, and square = S3: high sun exposure) and substrate depth modalities (white = D1: shallow depth 6 cm, black = D2: deep depth 11 cm). Species are indicated with green crosses.	82
Figure 4-1 : Position of seeded and spontaneous species in the Grime's CSR triangle. Dot colour indicates the strategy of the species retained for species selection: green – C, black - S, Blue - R, red - CSR. The spontaneous species is shown in italics	92
Figure 4-2 : PCoA based on species composition of GR A) Ordspiders are pooled by year. Symbols represent substrate depth (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species. See Table 4-1 for species name	95
Figure 4-3 : PCoA based on year1 species composition of GR A) Ordspiders are pooled by environmental conditions. Symbols represent substrate depth (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species. See Table 4-1 for species name.....	97
Figure 4-4 : PCoA based on year4 species composition of GR A) Ordspiders are pooled by environmental conditions. Symbols represented substrate depth modalities (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species. See Table 4-1 for species name.....	98
Figure 5-1 : Cumulated percentage of particule size for substrate 1 (orange) and substrate 2 (blue)	107
Figure 5-2 : Disposition of mini green roofs and their composition of substrate and species. The number of plants is indicated.	108
Figure 5-3 : Segmented regression with the break-point indicating the precipitation threshold required for the runoff and the slope of the second part of the regression	110

Figure 5-4 : Boxplot and violinplot of prec3d (total precipitation over 3 days period)..... 111

Figure 5-5 : Mean runoff (mm) from vegetated mini green roofs in relation to runoff from unplanted mini green roofs. Significant differences from One sample t.test are colored, green values when mean runoff is higher for unplanted green roofs and red values for higher vegetated green roofs. Circle dots represent substrate 1 and square dots represent substrate 2..... 112

Figure 5-6 : Marginal regressions between runoff and plant functional traits from multiple regression stepwise for two substrates and for prec_{all} (all precipitation) and prec_{low} (below the first quartile of precipitations quantity)..... 114

Figure 5-7 : Box plot of segmented regressions parameters of runoff according to precipitation from each mini green roofs. A) Initial abstraction for each substrate. B) Slope of the linear regression between the runoff and the precipitation once the runoff started for each substrate. Significant difference between substrate is indicated. .. 115

Figure 6-1 : Boxplots of each vegetation functional trait measured at the end of the experiment 125

Figure 6-2 : Runoff quantity from each precipitation event for both substrate humidity conditions. Red dots indicated dry substrate conditions and blue dots indicated humid substrate conditions..... 125

Figure 7-1 : Illustrations des espèces dominantes : *Anthoxanthum odoratum* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Echium vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sedum album* L., *Sedum rupestre* L..... 131

Figure 7-2 : Illustration de la toiture in situ en hiver (février 2022)..... 142

Figure 7-3 : Evolution d'une zone ombragée de la toiture in situ après un épisode de sécheresse printanier 143

List of tables

- Table 2-1 :** Average total plant cover and cover by species (%/m²) in 2020 according to microenvironmental conditions D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure. The number of plots per treatment is indicated. The table is organized according to species cover.....60
- Table 2-2 :** Df and P-value for comparison of mean community C, S and R strategies in relation to substrate depth, sun exposure, depth*exposure and year....62
- Table 2-3 :** Comparisons of the substrate parameters between the values of the original substrate and the values after 3 years of installation. The values shown for 2020 are the means and standard deviations of the values for each plot. The Progress indicates whether the parameter values increased (↗) or decreased (↘) after 3 years. P value for one-sample t test.....63
- Table 2-4 :** Correlation matrix and Pearson coefficient of substrate parameters in 2020. Significant P values are indicated with *, ** or ***64
- Table 2-5 :** P-value, mean and standard deviation of uncorrelated substrate parameters according to sun exposure modalities (S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure). Regressions between the sum of the cover over 3 years (cover) and uncorrelated substrate parameters at plot scale (P and r²). Different letters indicate significant differences.64
- Table 3-1 :** Seeded or spontaneous species observed in 2018, 2019, 2020, 2021 or in the seedbank, the code used in figures and their status75
- Table 4-1 :** Mean percentage of relative cover per species (+/- sd) per GR in year1 and year4, species code and species CSR strategy. Bold species are dominant species. Number of species per strategy are indicated for both years.....94
- Table 4-2 :** Percentage of the evolution of CSR strategy between year1 and year4 and results of two-ways ANOVA testing the influence of substrate depth (10 and 15 cm) and fertilizer supply (0 : without ; 1 : with) on the evolution of CSR strategies (%) between year1 and year4. Positive values indicated an increase and negative values a decrease. P-values of ANOVA analysis are indicated, bold values indicated significant influence96
- Table 4-3 :** Results of Kruskal-Wallis tests testing the influence of substrate depth (10 and 15 cm) and fertilizer supply (0 : without ; 1 : with) on CSR strategies scores of year1 and year4 plant community. P-values of Kruskal-Wallis tests are indicated, bold values indicated significant influence99
- Table 5-1 :** Multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing final substrate humidity (*humfin*) over 3 days for each substrate. Coefficient, P value and R² from marginal regression are indicated.112
- Table 5-2 :** Multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing

significantly runoff quantity over 3 days for each substrate for all precipitation ($prec_{all}$), low ($prec_{low}$, below the first quartile) and high ($prec_{high}$, above the third quartile) precipitations. Coefficient, P value and R^2 from marginal regression are indicated. 113

Table 6-1 : Eight plant combinations. Characteristics of plant combinations, species compositions and expected plant traits: High biomass: upper-case; Low biomass: lower-case; Fibrous root: f; Tap root: t..... 122

Table 6-2 : Precipitation quantity and short form used in the text for each return period and duration of precipitation events 123

Table 6-3 : Result of the one-way ANOVA testing the influence of community type on dry aerial biomass (g). P and F values are indicated, bold value indicated significant differences. Characteristics of plant combinations: High biomass: upper-case; Low biomass: lower-case; Fibrous root: f; Tap root: t..... 124

Table 6-4 : Mean runoff (mm) and result from one-way ANOVA testing the influence of root type on runoff for each precipitation event. P and F values are indicated. Letters indicated significant differences by column 126

Table 6-5 : Multiple stepwise regression of plant traits (vegetation height, aerial biomass, root biomass, cover and leaf area) and initial substrate humidity influencing the runoff from 20y300s precipitations on dry and humid substrates. Coefficient, P value and R^2 for marginal regression are indicated. 127

Chapitre 1

Introduction, objectifs et stratégie scientifique



1. Introduction

1.1. Des toitures vertes comme infrastructures vertes urbaines

1.1.1. Histoire de la nature en ville

Au cours de l'histoire, la place du végétal en ville a évolué, changeant de rôle et d'importance selon l'époque. Outre l'intérêt ancestral de l'homme pour la végétalisation de son environnement avec des exemples bien connus tels que les jardins de Babylone (Dusza 2017), plus récemment, depuis l'industrialisation du XIX^{ème} siècle et la minéralisation massive de la ville, les citoyens se sont concentrés en ville, se privant et se déconnectant de l'accès à la nature (Agulhon et al. 1998). Des architectes et urbanistes tels qu'Eugène Hénard en France en 1903 ont proposé des solutions d'introduction de parcs et jardins en ville pour permettre cette reconnexion, développant ainsi les premières prémices du concept « d'espace vert urbain » (Mehdi et al. 2012). Quelques années auparavant, cette pensée de rétablir la connexion entre les citoyens et la verdure a amené certains urbanistes et architectes paysagistes à considérer les espaces végétalisés comme fondement de l'aménagement urbain. La création du *Central Park* de New-York en 1873 est un exemple très parlant de cette pensée (Mehdi et al. 2012).

Ces espaces verts urbains ne sont alors essentiellement présents que pour des raisons esthétiques, leurs intérêts écologique et environnemental n'étant pas considérés (Merlin Pierre 1988). Ce n'est que dans les années 1990, avec le développement de la pensée d'urbanisme durable qu'émerge l'idée des autres bénéfices et services potentiels de ces espaces verts (Cormier and Carcaud 2009). Il faudra attendre les années 2000 pour voir émerger les premières notions de parc naturel urbain, d'éco-quartier ou encore de coulée verte (**Figure 1-1**) et de percevoir les espaces verts urbains comme de potentiels écosystèmes naturels (Arrif, Blanc, and Clergeau 2011). En plus de leur intérêt esthétique longtemps matérialisé au travers des espèces horticoles ou exotiques, d'autres services sont maintenant valorisés, changeant ainsi toute leur conception. Les espaces verts s'intègrent alors dans l'infrastructure urbaine et leurs places évoluent, passant de grands parcs de loisir à des éléments d'infrastructures urbaines apportant d'autres fonctions (Mehdi et al. 2012).



Figure 1-1 : Perspective originale de la coulée verte René Dumont (Paris)
©Philippe Mathieux

De nos jours, les espaces verts urbains tendent à devenir multifonctionnels grâce au développement du concept d'Infrastructure Verte Urbaine, développant ainsi des nouveaux modes de gestions écologiques et intégrés ainsi que de multiples typologies d'espaces verts (Mehdi et al. 2012). Les infrastructures vertes sont définies par la Commission Européenne (2013b) comme “un réseau constitué de zones naturelles et semi-naturelles et d'autres éléments environnementaux faisant l'objet d'une planification stratégique, conçu et géré aux fins de la production d'une large gamme de services écosystémiques. Elles intègrent des espaces verts (ou aquatiques dans le cas d'écosystèmes de ce type) et d'autres éléments physiques des zones terrestres (y compris côtières) et marines. Sur terre, l'infrastructure verte se retrouve en milieu rural ou urbain.” Il existe une grande diversité d'infrastructures vertes qui dépendent de la structure du milieu, de la fonction recherchée et des caractéristiques spatiales. De manière générale, les infrastructures vertes urbaines peuvent se retrouver sur la surface terrestre, sur des structures verticales ou sur les toits des bâtiments (**Figure 1-2**).

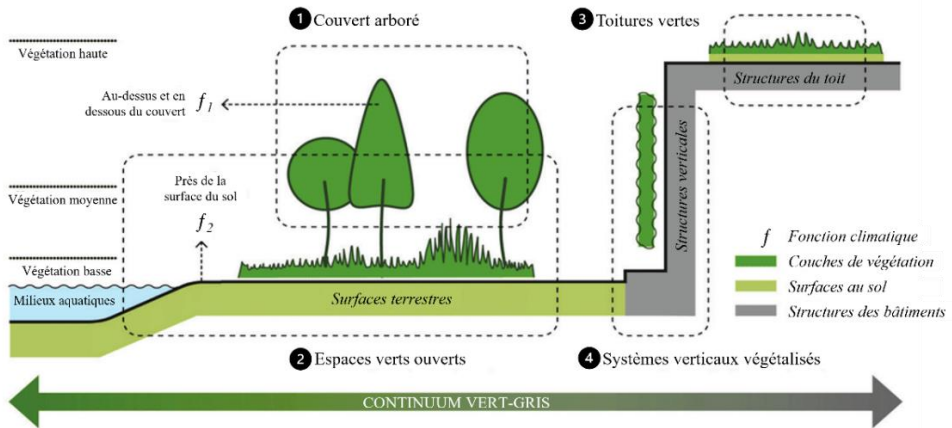


Figure 1-2 : Identification des principales typologies d'infrastructure verte (Koc, Osmond, and Peters 2016)

La typologie des infrastructures vertes sur chacun de ces espaces est définie par la hauteur de végétation : basse (<1m), moyenne (1-2m) ou haute (>2m) (Koc, Osmond, and Peters 2016). Ces infrastructures vertes urbaines rendent une série de services écosystémiques tels que le support à la biodiversité par la création d'habitats, la régulation des flux d'eau, la séquestration du carbone, la restauration des sols ou encore des services culturels, esthétiques et récréatifs (European Commission 2013a). Elles sont une alternative aux infrastructures grises, moins durables et plus coûteuses à la construction et à l'entretien.

1.1.2. Toitures vertes : définition et typologie

Les toitures vertes font partie intégrante des infrastructures vertes urbaines. Elles sont des techno-écosystèmes, construits par les humains (Lundholm and Peck 2008). Le système actuel de toitures vertes a été développé en Allemagne dans les années 1980 (Sutton et al. 2012; Oberndorfer et al. 2007). Sa structure complexe est constituée de différentes couches qui assurent la protection du toit et empêchent l'accumulation de l'eau. Une couche de drainage facilite l'évacuation de l'eau, tandis que la couche filtrante sépare le substrat de la couche de drainage, laissant passer l'eau tout en évitant que le substrat n'obstrue la couche de drainage. Le substrat fournit le support à la végétation et lui apporte les éléments nécessaires à son développement (Figure 1-3).

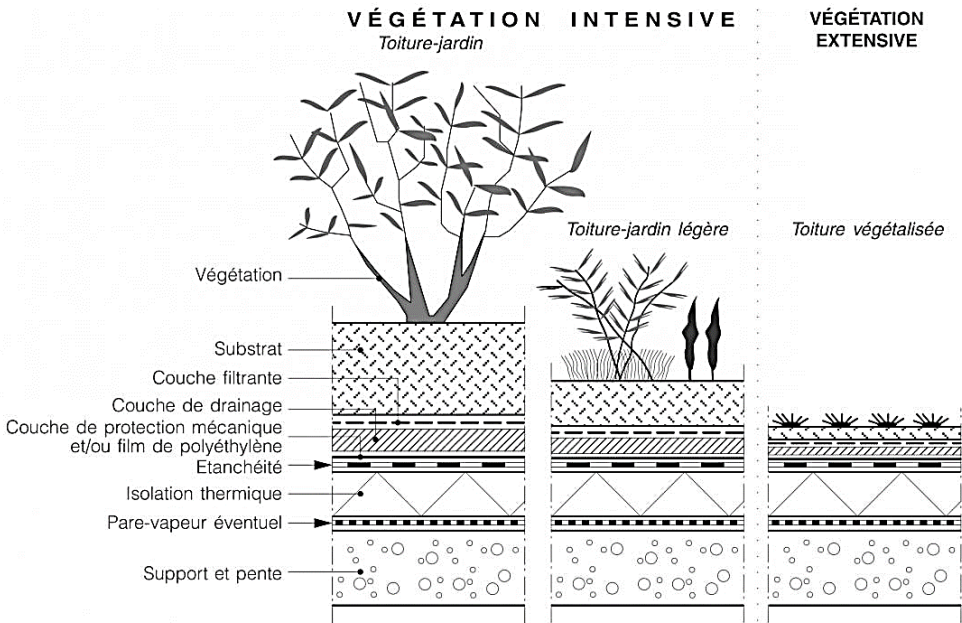


Figure 1-3 : Types de toiture verte et leurs composantes principales (Vandooren 2006)

Il existe différents types de toitures vertes qui dépendent de la profondeur de la couche de substrat : les toitures intensives ou extensives. Cette typologie des toitures vertes se définit sur un gradient de profondeur de substrat plutôt que sur une limite précise de profondeur. Les toitures vertes intensives ont une profondeur de substrat généralement supérieure à une vingtaine de centimètres. Bien que ces types de toitures puissent accueillir une large gamme d'espèces végétales et d'habitats, peu de bâtiments existants sont capables de supporter une telle charge, qui peut varier entre 290 et 970 kg/m² (Oberndorfer et al. 2007). En revanche, les toitures vertes extensives sont plus légères, car la profondeur du substrat n'excède pas une vingtaine de centimètres. Quelques centimètres de substrat suffisent pour installer ce type de toiture verte. Elles sont donc plus répandues car de nombreux bâtiments peuvent supporter leur poids. Cependant, une faible profondeur de substrat limite le développement de la végétation et impose divers stress aux communautés végétales. A l'intermédiaire de ces deux classes de toitures vertes, les toitures semi-intensives sont parfois définies. Cependant, la classification d'une toiture dépend également du type de substrat employé (Dunnett et al. 2008; J. T. Lundholm 2006).

La classification des toits verts en toits extensifs ou intensifs sur la seule base de la profondeur du substrat fait l'objet de débats. Cette terminologie ne fournit que des informations limitées sur le résultat final des communautés végétales retrouvées sur le toit. Une autre approche de typologie des toits verts pourrait être basée sur leurs fonctions principales, telles que "toiture de prairie biodiversifiée", "toiture de forêt biodiversifiée"... (Kotze et al. 2020). La classification peut également se baser sur les différentes couches de végétation qui se développent sur la toiture comme les herbacées, les arbustes ou les arbres (Madre et al. 2014).

1.1.3. Toitures vertes et services écosystémiques

Les toitures végétalisées rendent de nombreux services écosystémiques sans accroître la pression sur les sols dans les zones urbaines où l'espace est déjà limité (Madre et al. 2014).

Service de support à la biodiversité

Les toitures vertes fournissent des habitats et un cadre écologique au développement de la biodiversité urbaine, floristique (Getter and Rowe 2006; Kowarik 2011; Madre et al. 2014) ou faunistique (Gonsalves et al. 2022; Jacobs et al. 2022). D'un point de vue floristique, des espèces végétales généralistes, opportunistes, adaptées aux milieux xériques ou encore des espèces rares peuvent être retrouvées sur les toitures vertes extensives (Kadas 2006; Kowarik 2011; Madre et al. 2014). Les toitures vertes soutiennent également la diversité faunistique telle que des espèces d'arthropodes généralistes ou adaptées aux conditions xériques des toitures vertes. La richesse en espèces de ces communautés d'arthropodes sur les toitures vertes, bien que plus élevée que sur les toits non végétalisés, est plus faible que la richesse en espèces des communautés d'arthropodes présentes dans les espaces verts au sol (Wang et al. 2022). Par exemple, Kratschmer et al. (2018) ont observé 90 espèces d'abeilles sauvages visitant les toitures vertes de Vienne entre mars et septembre. Gonsalves et al. (2022) ont identifié la présence de 40 espèces de coléoptères visitant les toitures vertes de Portland, dont certaines espèces fréquentant exclusivement ces toitures vertes sans être présentes dans les espaces verts au sol. L'activité de chauve-souris est également plus importante sur les toitures vertes que sur les autres toits non végétalisés (Wang et al. 2022). De manière générale, la richesse spécifique et l'abondance de cette diversité faunistique sont fortement liées à la diversité floristique, au couvert végétal et au contexte paysager des toitures vertes (Wang et al. 2022; Gonsalves et al. 2022). Les toitures végétalisées peuvent également améliorer localement la connectivité globale des habitats liés à ces espèces (Louis-lucas et al. 2022).

Service de régulation de l'eau

La présence de végétation et de substrat permet de rétablir le cycle hydrologique fortement perturbé par l'urbanisation. Lors de précipitations, une partie de la quantité d'eau est stockée dans le substrat pour ensuite être évapotranspirée grâce à la végétation. La présence de végétation agit aussi comme une première barrière qui intercepte l'eau et réduit les quantités d'eau écoulées au travers de la toiture verte. La réduction du ruissellement de l'eau dépend de la profondeur du substrat, de sa composition, de son taux d'humidité au début de l'épisode pluvieux et de la végétation en place (Czemieli Berndtsson 2010).

Service de régulation du climat

L'évapotranspiration contribue également à réduire la température de surface du toit et la présence d'une toiture verte augmente l'isolation du bâtiment (Moody and Sailor 2013). A l'échelle du bâtiment, une diminution de l'utilisation de climatisation peut être observée (MacMullan et al. 2008). Lorsque la température extérieure avoisine les 25-30°C, la température intérieure du bâtiment peut être diminuée de 3 à 4°C grâce à la présence d'une toiture verte (Callaghan 2018). Cette réduction de consommation d'énergie est plus importante en été qu'en hiver, car l'effet isolant d'une toiture verte est réduit lorsqu'elle est saturée en eau (Getter and Rowe 2006).

La diminution de la température de surface induite par la toiture verte peut également contribuer à réduire l'effet de l'îlot de chaleur urbain si les surfaces végétalisées sont importantes. Par exemple, une diminution de la température de l'air de 1°C pourrait être observée dans la ville de Baltimore-Washington si 30% des toitures sont végétalisées (D. Li, Bou-Zeid, and Oppenheimer 2014).

Service culturel

Les toitures vertes peuvent, au même titre que les parcs urbains, servir de lieu de détente qui peuvent améliorer la santé et le bien-être des citoyens. Les toitures vertes comparées aux parcs urbains ont l'avantage de pouvoir offrir une vue différente sur la ville ainsi qu'un lieu plus calme, loin du bruit du trafic routier (Callaghan 2018).

Cependant, les toitures vertes extensives telles que souvent mises en place actuellement, ne fournissent pas ces services écosystémiques de manière optimale. En effet, les toitures vertes sont souvent monospécifiques ou composées principalement de *Sedum* et d'autres espèces succulentes exotiques (**Figure 1-4**).



Figure 1-4 : Toiture verte extensive de sedum exotique (Liège, Belgique)

Les *Sedums* regroupent un genre de végétaux succulents qui sont particulièrement adaptés aux conditions de stress hydrique d'un milieu grâce à leur stratégie de photosynthèse CAM (Butler and Orians 2009). Des *Sedums* natifs existent et parmi les espèces les plus courantes en Belgique, on peut retrouver le *sedum album* L., le *sedum acre* L., le *sedum rupestre* L. ou encore le *sedum sexangulare* L. (Louis-Marie Delescaille and Delaite 2011).

Toutefois, les toitures extensives à sedum comportent bien souvent des espèces de *Sedum* exotiques (Thuring and Dunnett 2014). Bien que ces toitures vertes conservent une apparence "verte" toute l'année, les services qu'elles rendent sont limités (Thuring and Grant 2015). L'utilisation d'espèces exotiques comporte le risque d'introduire des espèces potentiellement invasives (Holt 2016; Kinlock, Schindler, and Gurevitch 2016). De plus, l'homogénéisation des espèces entraîne une perte de diversité spécifique et fonctionnelle. Les services écosystémiques rendus par ces toitures vertes faiblement diversifiées tels que le support à la biodiversité (Calviño et al. 2023; Farrell et al. 2022) ou la régulation des flux d'eau (Farrell et al. 2022; Yan et al. 2022) sont faibles. Pour remédier à ces limites et optimiser les services écosystémiques fournis, il est important de mieux comprendre et caractériser en profondeur ces nouveaux écosystèmes. Une meilleure connaissance de la dynamique végétale et des paramètres qui l'influencent permettra d'améliorer la sélection des espèces en fonction du design de la toiture verte et d'accroître le potentiel de ces toits verts (Van Mechelen et al. 2015).

1.2. Des toitures vertes comme nouveaux écosystèmes ou habitats analogues

Les toitures vertes sont des technoécosystèmes qui répondent aux règles d'assemblages des communautés d'espèces. Ces écosystèmes d'un nouveau genre peuvent être menés vers des Nouveaux Ecosystèmes ou vers des habitats analogues suivant le niveau de gestion appliqué (**Figure 1-5**).

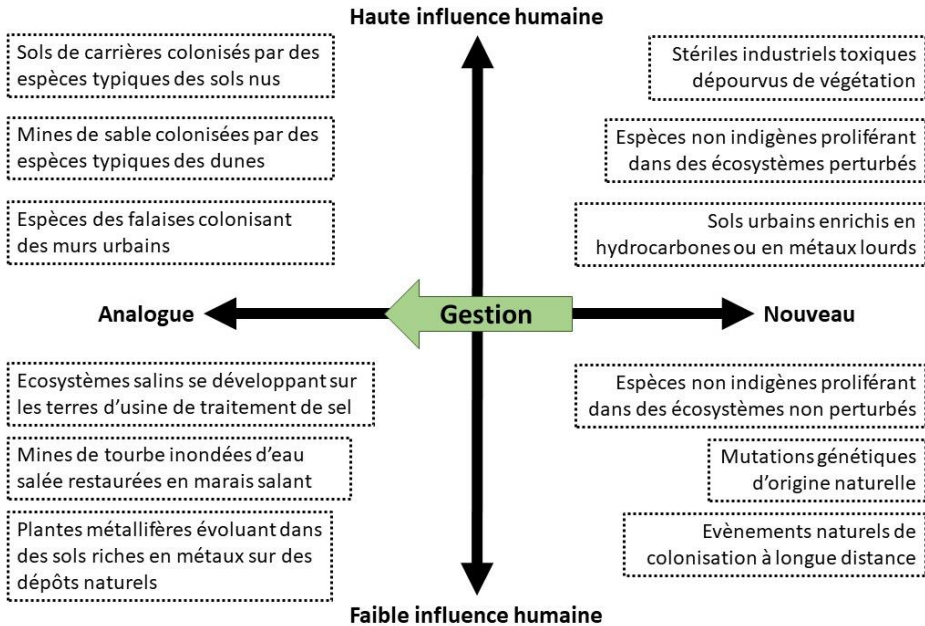


Figure 1-5 : Cadre conceptuel des processus et des structures des écosystèmes selon le niveau d'intervention humaine et le degré de nouveauté écologique ou d'analogie avec des écosystèmes naturels (Pitz 2018; adapté de J. T. Lundholm and Richardson 2010)

Les toitures vertes peuvent être considérées comme des Nouveaux Ecosystèmes (Dunnett 2015; Van Mechelen et al. 2015). Les nouveaux écosystèmes sont “un système de composantes abiotiques, biotiques et sociales (et leurs interactions) qui, en vertu de l'influence humaine, diffère de celui qui prévalait historiquement, ayant tendance à s'auto-organiser et à manifester des qualités nouvelles sans gestion humaine intensive.” (Hobbs et al. 2006). Ces nouveaux écosystèmes, leur fonctionnement et la dynamique de leur végétation sont encore peu connus.

Concevoir ces écosystèmes sur une toiture verte extensive, de manière à optimiser les services écosystémiques rendus grâce à l'installation d'espèces natives, n'est pas une chose aisée en raison des conditions abiotiques extrêmes (Olly et al. 2011). En effet, la faible profondeur de substrat d'une toiture verte extensive impose des conditions abiotiques stressantes pour le développement de la végétation. La réserve en eau est faible et s'épuise rapidement. Aussi, la place pour le développement racinaire est limitée et les variations de températures extrêmes sont importantes

(Oberndorfer et al. 2007). Néanmoins, des communautés végétales d'espèces natives et adaptées à ces conditions abiotiques stressantes peuvent se développer sur les toitures vertes extensives (Kowarik 2011).

Pour sélectionner les espèces locales qui pourront composer une toiture verte extensive et supporter ses conditions extrêmes, nous pouvons nous inspirer des habitats (semi-) naturels qui se développent dans le même cadre biogéographique. En effet, certains habitats naturels tels que les pelouses sèches, les milieux xériques et pionniers, les premiers stades de successions, les falaises et autres sont aussi caractérisés par des conditions abiotiques stressantes, une faible profondeur de substrat et un ensoleillement important.

Ce concept a été développé par Lundholm (2006) au travers de l'hypothèse de l'habitat analogue. Un habitat analogue est défini comme "un écosystème fabriqué par l'homme qui est capable de soutenir une biodiversité indigène car sa structure et/ou sa fonction ressemble à l'habitat naturel" (J. T. Lundholm and Richardson 2010). Cette hypothèse de l'habitat analogue suggère donc que les toitures vertes extensives pourraient être des habitats analogues à des milieux (semi-) naturels tels que les pelouses sèches et autres milieux de successions primaires en raison de leurs conditions abiotiques similaires (J. T. Lundholm 2006). Par conséquent, les toitures vertes extensives pourraient abriter les espèces typiques de ces milieux.

Les recherches actuelles sur l'analogie entre les toitures vertes extensives et des milieux (semi-) naturels se concentrent essentiellement en Amérique du Nord (K. Ksiazek-Mikenas et al. 2021; Sutton et al. 2012; Thuring and Grant 2015). En effet, dans ces régions, une plus large sélection d'habitats présente des conditions analogues aux toitures vertes extensives (Thuring and Grant 2015). Plusieurs études (K. Ksiazek-Mikenas et al. 2021; Sutton et al. 2012) indiquent que de nombreuses espèces de prairies nord-américaines se développent sur les toitures vertes extensives et peuvent créer des communautés végétales d'espèces natives. En Europe, des études similaires ont été réalisées en Allemagne (Schröder and Kiehl 2020; Köhler 2006) et à Londres (Thuring and Grant 2015). Cependant, de manière générale, peu d'études ont testé l'efficacité de la mise en place d'espèces natives sur des toitures vertes à partir de semis (K. Ksiazek-Mikenas et al. 2021) et pour des espèces de milieux (semi-) naturels en Europe tempérée.

En Europe tempérée et en Belgique, les habitats qui présentent des conditions abiotiques analogues à celles des toitures vertes extensives sont notamment les pelouses sèches. Les pelouses sèches (code EUNIS E1) (**Figure 1-6**) sont des milieux herbacés caractérisés par une faible productivité, un sol sec (voire légèrement humide) et pauvre en nutriment. Les pelouses sèches regroupent un ensemble d'habitats comprenant les pelouses pionnières (E1.1), les pelouses calcaires (E1.2), les nardaies (E1.7), les pelouses sur sables (E1.9) et les pelouses sur sols métallifères (E1.B). Ces milieux sont naturellement présents, les conditions abiotiques limitant l'évolution de la végétation vers d'autres stades de successions, en particulier en raison de sols pauvres ou superficiels (en moyenne 3cm à 10cm maximum). Ces habitats peuvent également résulter d'anciennes activités pastorales, telles que le pâturage extensif, qui

ont ouvert ces milieux et créé un gradient allant de pelouses xérophiles à mésophiles (L.-M. Delescaille, Bottin, and Taymans 2021).

Ces milieux sont des milieux de grands intérêts en région wallonne, car ils sont composés d'associations d'espèces uniques et caractéristiques (Piqueray et al. 2007) et leur état de conservation est défavorable (Dufrêne and Delescaille 2007). En effet, l'arrêt des pratiques pastorales de pâturage extensif a provoqué une fermeture du milieu là où le sol est plus profond. La mise en place de toitures vertes extensives analogues à ces pelouses sèches permet non seulement d'améliorer la diversité écologique de ces toitures, de fournir des espaces supplémentaires à ces combinaisons d'espèces locales, mais aussi de promouvoir la diversité des espèces indigènes dans le paysage urbain. Dans le cas des toitures vertes extensives, l'analogie ne s'étend pas aux pelouses sèches sur sols acides, telles que les pelouses sur sable et les nardaies, ni aux pelouses sur sols métallifères, en raison de la composition calcaire de leur substrat.



Figure 1-6: Pelouse sèche (Han-sur-Lesse, Belgique)

Les assemblages des communautés végétales dépendent des espèces qui surmontent les trois filtres à l'installation : le filtre à la dispersion, le filtre abiotique et le filtre biotique (**Figure 1-7**).

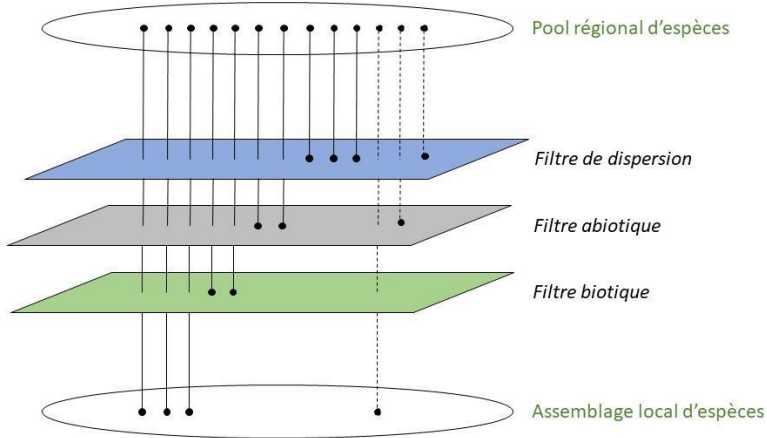


Figure 1-7 : Schéma des filtres à l'installation qui définissent les assemblages d'espèces (adapté selon Lake, Bond, and Reich 2007)

Le filtre à la dispersion agit sur les espèces lorsque leur capacité de dispersion est insuffisante par rapport à la distance requise pour atteindre le site. Dans le cadre des toitures vertes, la hauteur des bâtiments et le cadre urbain limitent l'arrivée des espèces environnantes. Le pool d'espèces potentielles dépend des espèces urbanophiles présentes en villes (Kowarik 2011), qui pourrait ne pas correspondre au pool d'espèces adaptées aux toitures vertes. Ainsi, le contexte paysager influence donc la composition en espèces spontanées qui colonisent le toit (Wang et al. 2022). Ces espèces spontanées ne dominent pas les communautés végétales des toitures vertes mais leur colonisation est souvent observée et contribue à la diversification de ces communautés végétales (Olly et al. 2011).

Le filtre abiotique restreint la sélection d'espèces potentielles pour les toitures vertes extensives. Comme expliqué précédemment, ce filtre est très conséquent sur les toitures vertes. Ce filtre est levé grâce à l'hypothèse de l'habitat analogue, car seules les espèces qui supportent ces conditions abiotiques précises vont être semées sur la toiture. Le semis d'espèces sélectionnées via l'hypothèse de l'habitat analogue permet également de lever le filtre à la dispersion.

Finalement, lorsque les espèces sont installées sur la toiture et qu'elles y ont trouvé les conditions abiotiques adéquates pour se développer, l'interaction entre les espèces peut structurer le développement des communautés végétales, c'est le filtre biotique. Sur les toitures vertes extensives, la compétition est assez peu présente, car le milieu est stressant et le développement végétal parfois limité. Dans les situations de stress hydrique, la facilitation peut parfois être observée.

La facilitation se réfère à une interaction positive entre des espèces, où au moins l'une d'entre elles en tire un bénéfice. Ce type d'interaction facilitatrice se produit lorsque l'une plante nurse modifie le microclimat ou les conditions environnementales de manière positive, ce qui profite à ces voisins, en les protégeant des stress limitants par exemple. Ces effets et ces interactions positives sont plus courants au sein des communautés soumises à de forts stress physiques, l'augmentation du stress entraînant une augmentation de cet effet de facilitation de la plante nurse sur ses voisins (Bertness and Callaway 1994). Les stress abiotiques présents sur les toitures vertes extensives pourraient engendrer des effets de facilitation entre des espèces nurses développées et la germination d'autres espèces à l'abri de ces plantes nurses. Sur les toitures vertes, ce sont bien souvent les espèces de sedum qui jouent le rôle de plantes nurses (Heim and Lundholm 2014b; Butler and Orians 2011).

1.3. Des toitures vertes comme support aux communautés végétales et à la biodiversité locale

1.3.1. Toiture verte et succession primaire

La compréhension fine du système des toitures vertes passe par la caractérisation des communautés végétales et de leur dynamique temporelle. La faible profondeur du substrat et les différents stress qui y sont liés limitent le développement de la végétation, qui est donc maintenu aux premiers stades de la succession. Les successions primaires sont définies comme « le processus de développement d'un écosystème sur des surfaces stériles où de sévères perturbations ont éliminé la plupart des vestiges de l'activité biologique. Elle comprend le développement de systèmes complexes à partir de composants biotiques et abiotiques (non biologiques) simples. La succession primaire commence lorsque les plantes, les animaux et les microbes colonisent de nouvelles surfaces. Le processus est influencé par les conditions locales, le contexte et l'histoire du site. » (L. Walker and del Moral 2003). De nos jours, les écologistes utilisent cette notion de succession primaire pour créer de nouveaux habitats (L. Walker and del Moral 2003). Les toitures vertes présentent des similitudes avec ces milieux de successions primaires. Le substrat est pauvre en matières organiques (Nagase and Dunnett 2011), et le sol est initialement appauvri en microbiote (John, Lundholm, and Kernaghan 2014). Dans cette thèse, les communautés végétales étudiées sont établies sur un sol nu, bien que d'autres systèmes de mise en place de toitures vertes puissent se faire à partir de tapis de végétation de sedum préfabriqués. De plus, les stress imposés par les toitures vertes sont similaires à ceux des milieux primaires (Brown and Lundholm 2015). Les dynamiques des communautés végétales des toitures vertes peuvent donc être semblables à celles des successions primaires. Cependant, ces aspects sont encore peu étudiés.

1.3.2. Dynamique des communautés végétales : évolution temporelle

La composition des communautés végétales de toitures vertes est dynamique et évolue au cours du temps et selon les variations de conditions retrouvées à l'échelle de la toiture (Bradbury 2021; Heim and Lundholm 2014a; Roulston, Heim, and Lundholm 2020).

L'évolution temporelle des communautés végétales et de leur composition est marquée par la perte d'espèces semées au cours des premières années de développement de la toiture (Brown and Lundholm 2015), avant que le système ne se stabilise (Madre et al. 2014). De plus, la colonisation d'espèces spontanées a un impact significatif sur la composition des communautés végétales (Thuring and Dunnett 2019; Vanstockem, Somers, and Hermy 2019). Cette colonisation d'espèces spontanées non semées est souvent liée à la présence de sol nu dans la végétation résultant des conditions abiotiques stressantes (Köhler 2006; Sutton and Lambrinos 2015) et à la composition de la végétation déjà en place (Aloisio et al. 2019). Ainsi, des différences peuvent être observées entre les communautés végétales semées et celles observées quelques années après l'installation. Ces différences peuvent également être accentuées par les variations des conditions météorologiques extrêmes d'une année à l'autre, les périodes de sécheresse entraînant une diminution du couvert végétal (Brown and Lundholm 2015).

L'étude de la dynamique végétale d'une toiture verte peut être réalisée au travers de relevés du couvert en espèces de la communauté végétale. L'étude de la banque de graines, c'est-à-dire les réserves de graines stockées dans le substrat, complète également l'analyse de cette dynamique (Thompson, Bakker, and Bekker 1997; Vandvik et al. 2016). La banque de graines influence la dynamique de la végétation à court et à long terme (Basto et al. 2018). Elle fournit des informations sur les espèces qui ont pu exister antérieurement dans la végétation, celles qui seront présentes dans la succession végétale et le potentiel de régénération des communautés végétales. La présence d'une banque de graines est cruciale pour assurer le maintien des communautés végétales après des périodes de sécheresse extrême et pour favoriser la restauration dans les zones de sol nu. Malgré son importance dans la compréhension de la dynamique de réponse de la végétation aux conditions extrêmes, l'étude des banques de graines des toitures vertes extensives (Vanstockem et al. 2018) ou même des zones urbaines (Albrecht et al. 2011) a été très peu explorée. Vanstockem et al. (2018) confirment que les toitures vertes extensives développent effectivement des banques de graines, dominées par des espèces végétales spontanées et différentes de la composition de la végétation.

1.3.3. Dynamique des communautés végétales : conditions microenvironnementales

La profondeur du substrat (Brown and Lundholm 2015; Dunnett et al. 2008), l'ensoleillement (Piana and Carlisle 2014; van der Kolk et al. 2020), la composition du substrat (Anderson, Lambrinos, and Schroll 2010; Chenot et al. 2017; McCallum et al. 2018), la vitesse du vent (Lu et al. 2014), la température interne du bâtiment (Lundholm, Weddle, and MacIvor 2014) et d'autres facteurs peuvent entraîner des variations de conditions microenvironnementales à l'échelle de la toiture influençant la composition et la dynamique des communautés végétales (Bradbury 2021; Heim and Lundholm 2014a; Roulston, Heim, and Lundholm 2020).

La profondeur du substrat est un des paramètres qui influence le plus la composition des communautés végétales et sa dynamique spatiale (Brown and Lundholm 2015). L'augmentation de la profondeur du substrat modifie les conditions micro-environnementales en diminuant le stress hydrique imposé aux plantes (Brown and Lundholm 2015). Une plus grande couverture végétale et une plus grande diversité spécifique peuvent donc être observées (Brown and Lundholm 2015). Un substrat plus superficiel entrainera un appauvrissement plus rapide du nombre d'espèces au cours des premières années suivant la mise en place de la toiture (Rowe, Getter, and Durhman 2012). L'augmentation de la profondeur du substrat entraîne aussi une augmentation des espèces compétitives (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008).

L'ensoleillement est un autre facteur qui intervient dans cette modification des conditions micro-environnementales (Brown and Lundholm 2015). Une plus grande diversité végétale peut être observée dans les zones ombragées (Piana and Carlisle 2014). En effet, le stress hydrique est réduit dans les zones à l'ombre (Lu et al. 2014). Les services rendus par la toiture verte sont directement liés au développement des communautés végétales et à sa composition en espèces. Les variations de conditions microenvironnementales entraînent des changements dans le développement et la composition des communautés végétales, modifiant les services écosystémiques offerts.

1.4. Caractériser les communautés végétales des toitures vertes

L'étude des compositions et de la dynamique des communautés végétales peut se faire au travers de deux approches complémentaires.

1.4.1. L'approche taxonomique

L'approche taxonomique étudie des espèces individuellement au niveau taxonomique. Cette approche permet de se référer directement à un assemblage et à une composition d'espèces cibles (Duckworth, Kent, and Ramsay 2000). L'approche taxonomique ne permet en revanche pas de détecter les différences de patron écologique fonctionnel et les résultats obtenus à partir d'une liste d'espèces dans un contexte précis ne peuvent pas être généralisés à d'autres contextes et à d'autres espèces (Keddy 1992; Körner 1994; Woodward and Cramer 1996).

L'étude taxonomique des espèces, de leur développement et de leur dynamique spatiale et temporelle peut se faire grâce aux groupes écologiques basés sur leur niche écologique. La niche écologique d'une espèce peut se définir comme l'ensemble des conditions abiotiques (température, humidité, précipitations...) et biotiques (présence de nourriture, de prédateurs, d'abris...) au sein desquelles cette espèce peut exister et se reproduire (Pocheville 2011). Cette définition et cette notion sont discutées et subissent certaines controverses qui ne font pas l'objet de cette thèse et que nous ne détaillerons pas ici.

Les groupes écologiques retenus dans cette thèse concernent les espèces de pelouses sèches. Ces groupes se distinguent suivant la profondeur du substrat. Les espèces xérophiles se développent seulement sur les sols superficiels (généralement <5cm) tandis que les espèces mésophiles sont retrouvées sur des sols plus profonds (généralement jusqu'à 20cm). Les espèces mésoxérophiles se développent dans les deux situations de profondeur de sol (Piqueray et al. 2007). Ces différents groupes écologiques d'espèces de pelouse sèche peuvent répondre différemment aux variations de conditions microenvironnementales.

1.4.2. L'approche fonctionnelle

Les traits fonctionnels

L'approche taxonomique développée précédemment, se limite à la description taxonomique des communautés végétales et de leurs groupes écologiques. Cette approche ne permet donc pas de généraliser les observations à d'autres espèces et à d'autres conditions. Les processus sous-jacents qui structurent et influencent la dynamique des communautés végétales ne peuvent pas être mis en évidence (Keddy 1992; J. Lönnqvist et al. 2021; Peters 1991).

L'approche fonctionnelle complète cette approche taxonomique par l'étude des traits et des formes de vie des communautés végétales. Cette approche permet de comprendre les processus écologiques qui structurent les communautés végétales, leur dynamique et leur succession (Duckworth, Kent, and Ramsay 2000) pour ensuite les appliquer à plus large échelle (Halloy 1990). Les résultats observés sur une liste restreinte d'espèces pourront être généralisés à une plus large gamme d'espèces (Keddy 1992). Grâce à l'étude des traits fonctionnels, il est possible de démêler les relations entre les conditions du milieu et le succès des communautés végétales.

Violle et al. (2007) définissent les traits fonctionnels comme « les caractéristiques morpho-physio-phénologiques (morphologiques, physiologiques ou phénologiques) qui influencent indirectement le fitness de l'individu par leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie ; les trois composantes de la performance individuelle. ».

Les traits fonctionnels quand ils interagissent avec leur environnement peuvent être catégorisés en "traits réponse" ou "trait effet".

Les traits réponse sont l'ensemble des traits qui varient en réponse aux changements de conditions environnementales (Keddy 1992; Violle et al. 2007).

Les traits effet sont l'ensemble des traits qui influencent les processus et le fonctionnement de l'écosystème et ses propriétés (Díaz and Cabido 2001; Lavorel et al. 1997; Violle et al. 2007).

Dans le cadre de cette thèse, les traits fonctionnels individuels étudiés sont des traits effets, ils seront abordés dans la deuxième partie de cette thèse. Cette partie se concentre sur l'étude des traits individuels afin de comprendre leur impact sur le service de régulation de l'eau, plus particulièrement sur le ruissellement de l'eau des toitures vertes extensives.

Les traits fonctionnels peuvent être mesurés à l'échelle de l'individu ou de la communauté végétale. A l'échelle de la communauté végétale, les traits fonctionnels peuvent être calculés grâce à la diversité fonctionnelle qui tient compte de l'abondance des espèces. Ainsi, l'effet de dominance, observable au niveau d'une communauté végétale par rapport aux espèces individuelles, est pris en considération (Laliberté, Legendre, and Shipley 2014). Cette approche n'est pas prise en compte par la suite dans cette thèse ; seuls les traits individuels des espèces seront considérés.

Les traits fonctionnels peuvent être étudiés individuellement ou regroupés en stratégies (Guo et al. 2021). Les traits fonctionnels regroupés en stratégies sont étudiés dans la première partie de cette thèse sous forme de traits réponses face à la dynamique des communautés végétales des toitures vertes extensives au cours du temps ou selon les conditions microenvironnementales.

Les stratégies CSR de Grime

Les stratégies étudiées dans cette thèse sont les stratégies CSR développées par Grime (1977). Ces stratégies regroupent les espèces selon leur réaction face aux conditions environnementales. Chaque espèce est caractérisée par sa stratégie C, S ou R qui est une forme de réponse face aux conditions environnementales (Grime 1977). Ces stratégies sont de l'ordre de la compétition (C), de la résistance au stress (S) ou de la résistance à la perturbation (D). Cette dernière stratégie concerne les espèces rudérales (R). Cette classification CSR complète le modèle r/K qui ne différencie que les stratégies extrêmes. Cette classification permet la détermination de patrons fonctionnels ainsi que la quantification de la variation des stratégies fonctionnelles dans les communautés végétales (Caccianiga et al. 2006; Diaz, Acosta, and Cabido 1992; Keddy 1992).

Ces trois stratégies découlent du conditionnement des performances des espèces selon deux facteurs environnementaux : l'intensité du stress et l'intensité de la perturbation (Grime 1974). Le stress regroupe les facteurs des conditions du milieu qui limitent la croissance végétale, par exemple un manque de lumière, une sécheresse, des températures extrêmes ou une faible concentration en minéraux (Hodgson et al. 1999). Les perturbations englobent les destructions de biomasse causées par l'herbivorie, le labour, le piétinement, la fauche ou des événements climatiques extrêmes (vent, incendies, érosion du sol) (Hodgson et al. 1999). Ces deux facteurs de stress et de perturbations (surtout pour les événements climatiques extrêmes) sont des caractéristiques de l'environnement des toitures vertes extensives (Nagase and Dunnett 2010).

La combinaison de l'intensité de ces deux facteurs environnementaux joue un rôle déterminant dans la stratégie adoptée par les plantes. Les différentes stratégies

développées selon l'amplitude des facteurs environnementaux sont reprises dans la **Figure 1-8**. En cas de stress, de conditions de milieux peu favorables, et de perturbation faible, les espèces développeront une stratégie de compétition (C). Si la perturbation est faible mais que l'intensité du stress augmente, les conditions du milieu deviennent peu favorables, la végétation adoptera une stratégie tolérante au stress (S). A l'inverse, lorsque le stress est faible, les conditions du milieu sont favorables, mais que la perturbation est élevée, les plantes rudérales (R) deviendront dominantes. Enfin, lorsque le stress et les perturbations sont tous deux importants, l'environnement devient non viable (Hodgson et al. 1999). Les toitures vertes extensives sont des milieux avec des conditions peu favorables et de faibles perturbations, conditions qui favorisent le développement d'espèces de stratégie S.

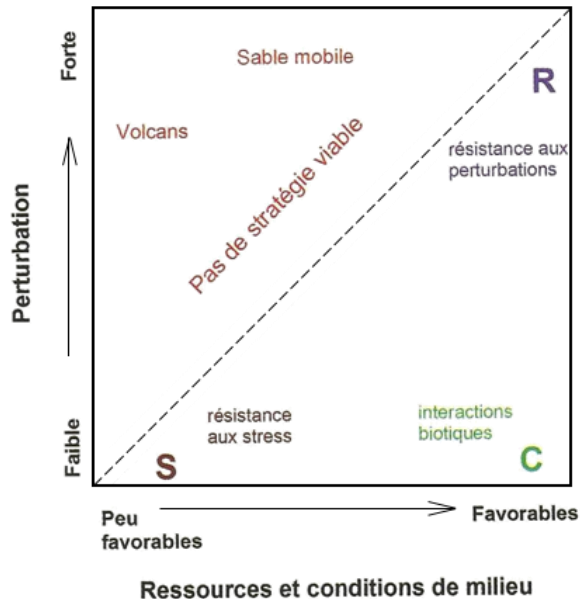


Figure 1-8 : Ordination des stratégies dans le modèle « CSR » de Grime (1977).
Représentation dérivée de Loehle (1988)

Ces trois stratégies se distinguent par le mode d'investissement en ressources de la plante. Les espèces compétitrices (C) allouent leurs ressources à la croissance continue de leurs tissus, afin d'atteindre rapidement une taille suffisamment grande pour ne pas être dominées par les autres individus et maintenir un accès aux ressources. Les espèces tolérantes au stress (S), quant à elles, répartissent leurs ressources dans des organes de réserve ou dans la réparation de leurs tissus. Leurs organes sont souvent de petite taille, persistants ou grandissent lentement tout au long de leur durée de vie. Enfin, les espèces rudérales (R) investissent une grande partie de leurs ressources dans la production de propagules, ce qui leur permet de régénérer rapidement la population face aux perturbations et aux destructions récurrentes pour renouveler rapidement la population (Hodgson et al. 1999). Pour déterminer à quelle

stratégie une plante appartient, il est possible d'étudier plusieurs traits fonctionnels tels que le mode de dispersion, la masse des graines, la SLA, le taux de croissance, la durée de vie, etc. (Weiher et al. 1999; Pierce et al. 2017).

Le modèle des stratégies CSR est présenté sous la forme d'un diagramme triangulaire (**Figure 1-9**) (Grime 1977). Les trois axes IS, IC et ID représentent respectivement le stress, la compétition et la perturbation. Aux extrémités de chaque axe se trouvent les trois stratégies principales : la stratégie compétitive (C), la stratégie tolérante au stress (S) et la stratégie rudérale (R). Les stratégies intermédiaires existent également pour chaque combinaison de facteurs (Grime 1977). Ainsi, toutes les espèces trouvent leur place sur le graphique, avec des coordonnées qui les positionnent et qui reflètent l'importance de leur stratégie compétitive, tolérante au stress ou rudérale (Hodgson et al. 1999).

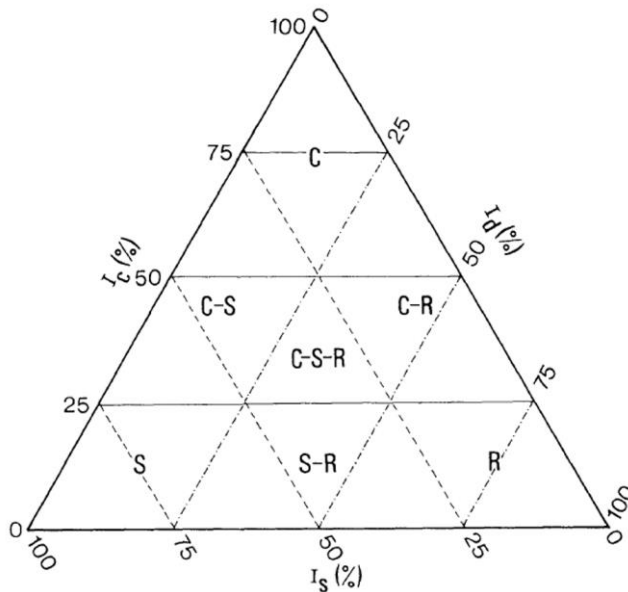


Figure 1-9 : Diagramme triangulaire des trois stratégies primaires CSR et des stratégies secondaires, selon l'intensité du stress (IS), de la compétition (IC) et de la perturbation (ID) (Grime 1977)

L'étude des stratégies permet de comprendre l'état de développement d'un milieu. Les deux facteurs environnementaux déterminants, à savoir le stress et les perturbations, évoluent au fil du temps, favorisant le développement de certaines espèces appartenant à des stratégies spécifiques.

Dans le cas d'une succession primaire, l'écosystème se caractérise par un niveau de stress élevé et un faible niveau de perturbation. Les premiers stades de développement de la végétation sont dominés par des espèces tolérantes au stress (S). Au fil du temps, le niveau de stress tend à diminuer et les espèces compétitives (C) deviennent de plus en plus présentes dans la communauté (Grime 1988).

Les études portant sur le développement des stratégies CSR dans les communautés végétales des toitures vertes extensives soulignent la dominance de la stratégie tolérante au stress (S) (Catalano et al. 2016; Thuring and Dunnett 2019; Van Mechelen et al. 2014). L'évolution des stratégies CSR au sein des communautés végétales d'une toiture verte au fil du temps et en fonction des conditions microenvironnementales est discutée et peu étudiée.

L'utilisation des traits et des stratégies CSR permet d'affiner la sélection des espèces (Van Mechelen et al. 2014; Yee et al. 2022), complète l'hypothèse de l'habitat analogue (J. T. Lundholm and Walker 2018) et permet d'optimiser les services écosystémiques rendus (Farrell et al. 2022).

1.5. Caractériser l'écoulement de l'eau des toitures vertes

Le service de régulation et l'écoulement de l'eau peut s'étudier par deux paramètres : la détention et la rétention d'eau.

La détention de l'eau est définie comme le ralentissement de la dynamique d'écoulement de l'eau à travers un système (Stovin et al. 2015; Villarreal 2007). Elle peut se mesurer comme le délai entre le pic d'écoulement et le pic de l'intensité des précipitations et par le taux d'atténuation entre ces deux pics.

La rétention de l'eau correspond à la quantité d'eau qui reste dans le système, qui ne s'écoule pas et qui sera évapotranspirée (Czemiel Berndtsson 2010; Stovin et al. 2015). Elle se calcule comme la différence entre la quantité d'eau écoulée et la quantité d'eau précipitée.

Dans cette thèse, seuls la rétention en eau et l'écoulement seront étudiés. L'écoulement de l'eau correspond à l'eau qui ressort du système de toiture verte après avoir ruisselé au travers de la végétation et du substrat. Dans les chapitres suivants en anglais, cette notion est traduite par « runoff ».

La quantité d'eau écoulée, et donc la capacité des toitures à retenir l'eau, dépend de nombreux facteurs (**Figure 1-10**).

L'interception de l'eau par la végétation influence la quantité d'eau qui atteindra le substrat. La végétation en place modifie également la capacité d'évapotranspiration en modifiant le stock d'eau dans le sol (Kasmin, Stovin, and Hathway 2010; Lundholm et al. 2010; Voyde, Fassman, and Simcock 2010).

L'influence de la végétation sur l'interception ou sur la capacité d'évapotranspiration dépend de ces traits fonctionnels. Lundholm et al. (2010) ont démontré que la biomasse aérienne influençait le taux d'évapotranspiration, et donc la rétention d'eau. D'autres traits fonctionnels tels que la hauteur, le diamètre, la taille des racines et la biomasse influencent également l'écoulement de l'eau au travers des toitures vertes extensives (Nagase and Dunnett 2012). La hauteur de végétation (Lundholm, Tran, and Gebert 2015), le couvert (Belmonte Serrato and Romero Diaz 1998) et la biomasse aérienne (Domingo et al. 1998) modifient l'interception et donc la quantité d'eau qui atteint le substrat en créant une barrière physique face aux précipitations (Clark 1940; Nagase and Dunnett 2012).

Certains traits liés aux caractéristiques foliaires tels que la surface foliaire spécifique (SLA), la surface foliaire et la pilosité, ainsi que la biomasse aérienne, influencent plutôt la transpiration des plantes et donc le taux d'évapotranspiration, ce qui modifie la capacité de stockage de l'eau dans le substrat (Baldochi et al. 1983; Geller and Smith 1982; Lundholm et al. 2010; Smith and Geller 1980; Taiz et al. 2014; Volder and Dvorak 2014; Wright et al. 1993). Enfin, l'écoulement est également influencé par les traits racinaires, qui peuvent créer des voies d'écoulement d'eau préférentielles (Nagase and Dunnett 2012; Zhang et al. 2018).

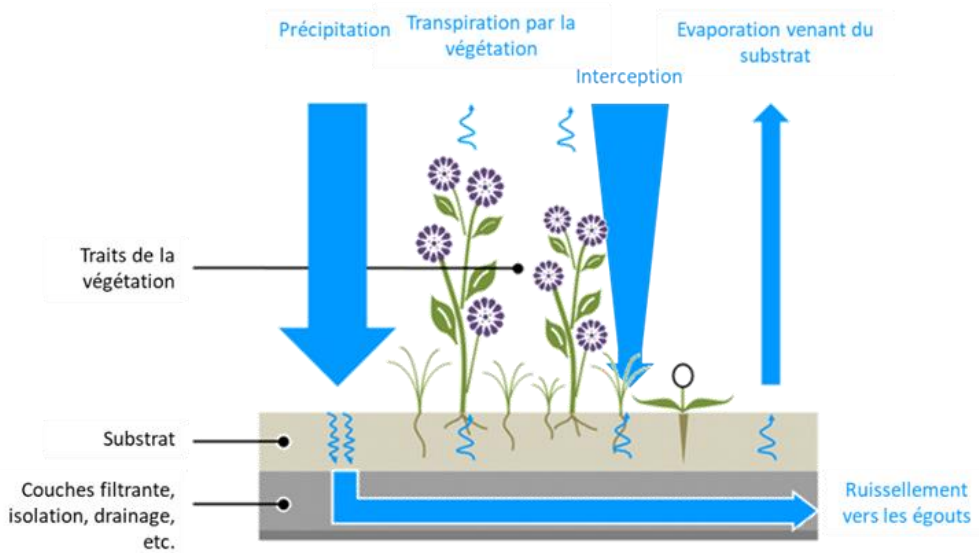


Figure 1-10 : Flux d'eau d'une toiture verte

De plus, le type de substrat, sa texture et sa composition influencent la capacité de stock de l'eau et donc la capacité de rétention du système de toiture verte (Stovin et al. 2015). D'autres paramètres qui ne sont pas liés à la conception de la toiture, qui varient au cours du temps et qui dépendent des conditions météorologiques, tels que l'intensité de la précipitation, le délai depuis la dernière pluie ou encore la température de l'air, modifient la quantité d'eau retenue dans le système de toiture verte (Czemiell Berndtsson 2010; MacMillan 2004).

L'étude de l'écoulement de l'eau des toitures vertes extensives doit donc tenir compte d'un certain nombre de facteurs tels que le substrat et la végétation ainsi que l'interaction entre eux. Très peu de démarches expérimentales étudient cette interaction dans le cadre des toitures vertes extensives (Zhang et al. 2018).

2. Objectifs et stratégie scientifique

L'objectif principal de cette thèse est d'optimiser les services de support à la biodiversité et de régulation de l'eau des toitures vertes extensives au travers la diversification des communautés végétales et la sélection d'espèces natives. Cet objectif s'articule en deux parties principales (**Figure 1-11**) :

1. La première partie de cette thèse a pour objectif d'étudier le support à la diversité floristique grâce au concept d'habitat analogue. Les toitures vertes extensives présentant des conditions abiotiques semblables aux pelouses sèches, peuvent-elles être des habitats analogues à ces milieux et abriter leurs espèces caractéristiques ? Quelle est la dynamique des communautés végétales de ces espèces au cours du temps d'un point de vue taxonomique et fonctionnel ? Quelle est l'influence des conditions microenvironnementales retrouvées sur le toit ? Est-ce que l'étude de la composition fonctionnelle des communautés végétales peut permettre d'étendre l'analogie à d'autres milieux pour diversifier le choix des espèces adaptées aux toitures vertes extensives ?

Dans le chapitre 2, nous nous concentrons sur l'étude d'une toiture verte extensive en situation réelle. Cette toiture est semée d'espèces de pelouses sèches et est caractérisée par deux profondeurs de substrat et un gradient d'ensoleillement. Durant 3 ans, l'évolution des communautés végétales a été suivie dans des quadrats permanents répartis le long de ces variations de conditions. La dynamique d'évolution de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales a été étudiée au cours du temps et selon les conditions de profondeur et d'ensoleillement.

Le chapitre 3 étudie la banque de graines de cette toiture verte après 4 ans et met en relation sa composition taxonomique avec la composition du couvert de la végétation. L'importance de la présence des espèces spontanées dans la dynamique de l'évolution de la végétation a pu être étudiée.

Le chapitre 4 étend l'hypothèse de l'habitat analogue à d'autres habitats naturels tels que les friches urbaines et les pelouses mésophiles par l'utilisation des stratégies CSR pour la sélection des espèces. Cette étude se déroule grâce à une expérience en mini toitures vertes expérimentales semées d'espèces de stratégie C, S, R et CSR. Deux profondeurs de substrat et l'apport ou non de fertilisation sont étudiés pour caractériser l'influence de ces deux paramètres abiotiques sur la composition des communautés végétales et leurs stratégies se développant l'année du semi et après 4 ans. Ces résultats affinent la sélection des espèces et de leurs habitats d'origine dans l'analogie des habitats pouvant se développer sur une toiture verte extensive.

2. La première partie a permis de déterminer quelles espèces et quels habitats pouvaient être mis en place sur une toiture verte extensive ainsi que leur dynamique. L'effet des toitures vertes extensives diversifiées et des traits fonctionnels de la végétation sur le service de régulation de l'eau est encore peu étudié. L'objectif de cette deuxième partie est d'étudier l'effet des traits fonctionnels de la communauté végétale sur l'écoulement de l'eau. De manière générale, quel est l'effet de la présence de toiture verte et de végétation sur l'écoulement de l'eau de pluie ? Quels sont les traits fonctionnels de la végétation qui interviennent le plus dans cette régulation de l'écoulement ? Est-ce que ces interactions entre les traits de la végétation et l'écoulement de l'eau sont interdépendantes du type de substrat sur lequel se développe la végétation ? Ces interactions sont-elles dépendantes de l'intensité des précipitations ?

Le chapitre 5 étudie, au travers d'une expérience en mini toitures vertes extensives, l'influence des traits fonctionnels d'espèces individuelles sur l'écoulement de l'eau de deux compositions de substrats différents sous des précipitations naturelles. Les paramètres météorologiques (précipitations et températures) ainsi que l'humidité du substrat ont été mesurés afin de quantifier également leurs influences sur l'écoulement de l'eau.

Le chapitre 6 se concentre sur l'étude de l'influence des traits fonctionnels (type de racine, biomasse aérienne, hauteur de végétation et couvert) de communautés végétales sur l'écoulement de l'eau sous différentes intensités et durées de précipitations au travers d'une expérience en mini toitures vertes extensives en serre.

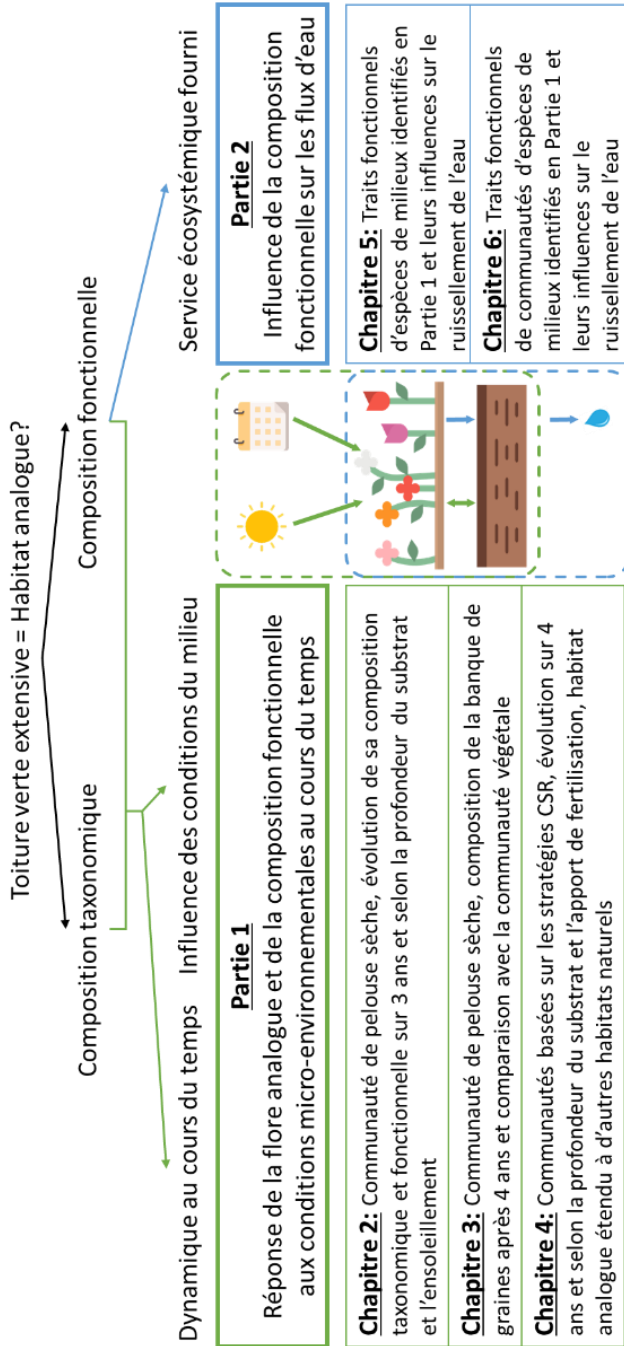


Figure 1-11 : Structure de la thèse

Ces deux parties s'étudient au travers de deux systèmes de toitures vertes : en situation réelle ou en mésocosmes. Ces systèmes s'inscrivent dans une démarche expérimentale et permettent de contrôler certaines conditions afin d'étudier finement le fonctionnement des toitures vertes. L'étude de toitures vertes existantes en situation réelle exclusivement ne permet pas d'étudier un ensemble de facteurs et de mesures telles que l'écoulement de l'eau.

La toiture verte en situation réelle est installée à Gembloux dans une zone urbaine végétalisée, sur le toit du bâtiment TERRA, centre de recherche de Gembloux Agro-Bio Tech. Cette toiture verte de 234m² a été mise en place en octobre 2017. Neuf parcelles de 14 à 57m² sont caractérisées par deux profondeurs de substrats de 6 et 12 cm et différents niveaux d'ensoleillement causés par les murs entourant les parcelles de la toiture (**Figure 1-12**).

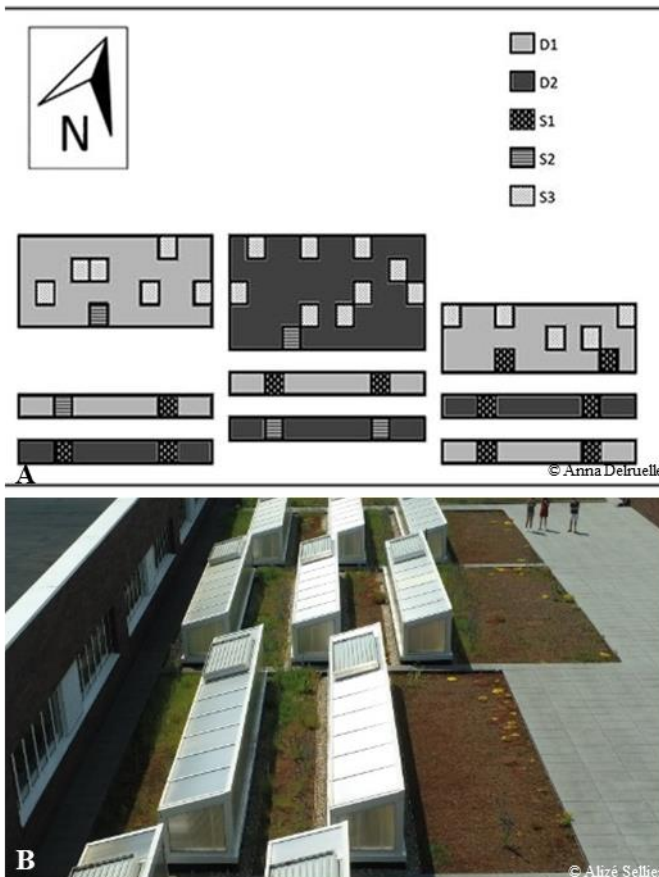


Figure 1-12 : A) Parcelles de la toiture verte extensive, leur modalité de profondeur de substrat (D1 : 6cm – D2 : 12cm) et d'ensoleillement (S1 : faible – S2 : moyen – S3 : élevé).
B) Photos de la toiture (2021)

Les mésocosmes sont des dispositifs expérimentaux qui permettent d'étudier en situation contrôlée l'effet de différents paramètres. Ces systèmes sont utilisés pour constituer des mini toitures vertes en reproduisant des conditions similaires aux toitures vertes extensives en situation réelle telles qu'une profondeur de substrat identique, le même type de substrat et des communautés végétales équivalentes. Ces plus petits systèmes permettent de faire varier des paramètres plus localement et d'étudier leurs effets et leurs dynamiques plus finement. Dans cette thèse, trois systèmes de mésocosmes sont étudiés (chapitre 4, 5 et 6) (**Figure 1-13**). Les mésocosmes de 0.8m² et 1m², du chapitre 4 et 5 respectivement, sont installés dehors et sont soumis aux conditions météorologiques naturelles. Ceux du chapitre 6 de 0.24m² sont disposés en serre afin de contrôler les quantités de précipitations reçues.

L'ensemble des dispositifs expérimentaux est constitué des mêmes couches caractéristiques des toitures vertes. Le substrat utilisé est identique dans les chapitres 2 et 4 et également utilisé dans le chapitre 5. Il s'agit du *substrat léger pour toiture verte extensive* de Zinco[®]. Dans le chapitre 5 ainsi que dans le chapitre 6, un autre substrat est étudié. Ce substrat a été réalisé par nos soins à partir de matériaux recyclés, de briques et de céramiques broyées Tradecowall[®] et mélangées à du sable et de la matière organique. Tous les dispositifs expérimentaux disposent cependant de la même couche de drainage Fixodrain[®] XD 20 Zinco[®] qui peut stocker jusque 3L/m² et évacue 0.52L/(s.m) sur une pente de 2%.



Figure 1-13 : Différents mésocosmes utilisés dans les chapitres 4 (A), 5 (B) et 6 (C)

Chapitre 2

Disentangling dynamics of green roof vegetation analogue to dry grassland over 3 years: plant and substrate response to microenvironmental variations



The content of this chapter has been adapted from the paper published in the Journal of Living Architecture (2022)

Rivière Lucie, Anna Delruelle, Julie Reniers, Sylvain Boisson, Grégory Mahy

1. Abstract

Extensive green roofs (ExGR) present an opportunity to support urban native biodiversity. However, most of existing ExGR in Europe support exotic stonecrop with poor plant diversity. The abiotic conditions of the ExGR substrate are analogous to those of native dry grassland (poor, shallow and highly drained soil), providing opportunities for diversifying ExGR with native flora. This study characterized vegetation and substrate dynamics of a sown native dry grassland community (29 species) on a 254 m² ExGR in relation to microenvironmental conditions (substrate depths: 6, 12 cm; maximum sun exposure: 3-6h, 6-9h, 9-12h). The plant community taxonomic and functional compositions (%Competitive, %Stress tolerant, %Ruderal Grime strategies) were measured over three years after which the substrate was analyzed. The results indicated a strong effect of time since sowing on plant community composition, associated to effects of environmental factors. The specific richness and plant cover increased over time and were higher in plots with less insolation and greater substrate depth. Plant community functional composition was dominated by stress tolerant strategy but functional composition evolved through time with an increase in competitive strategy. Most substrate characteristics -pH, N, P, K, C/N and % silt- were significantly influenced by the plant cover after three years. These results highlight the importance of temporal dynamics and microenvironmental variations on plant community outcomes within ExGR.

Key words: Plant dynamics, native biodiversity, microenvironmental conditions, functional ecology

2. Introduction

Green roofs are repeatedly reported as urban infrastructure solutions for supporting local biotopes and providing habitat for native arthropods and birds populations (Getter and Rowe 2006; Kowarik 2011; Madre et al. 2014). Specifically, extensive green roofs (ExGRs) are targeted to increase biodiversity support in urban areas due to their lower constraint on building as compared to intensive green roofs (Getter and Rowe 2006). ExGRs could support native, local and even rare species (Kowarik 2011). However, developing biodiversity on ExGRs (substrate depth < 20 cm) is a challenge, due to environmental constraints on plant growth (Olly et al. 2011). ExGRs have shallow substrate depths and therefore limited space for plant root development and water reserves, leading to increases in drought period and temperature fluctuations (Oberndorfer et al. 2007). As a result, ExGRs are often monospecific (Gioannini et al. 2018), composed of generalist species (Thuring and Dunnett 2019) or frequently planted with non-native species (Madre et al. 2014) at the time of installation.

To promote native biodiversity, ExGRs should be considered analogous to natural habitats (J. T. Lundholm 2006). Analogous habitats are anthropogenic ecosystems able to support indigenous biodiversity due to their structural or functional resemblance to natural ecosystems, habitats, or microsites that may be present in the region, but not part of the historic ecosystem on a particular site (J. T. Lundholm 2006). Harsh environmental constraints of ExGR are similar to those encountered on species rich dry grasslands and rocky environments in temperate Western Europe. In temperate Europe, dry calcareous grasslands are one of the most species-rich ecosystems both botanically and entomologically (Piqueray et al. 2007). They are characterized by high solar radiation, low soil depth (< 20 cm) and high variability in soil water retention capacity, representing a strong analogy with extensive green roofs. Developing extensive green roofs with dry calcareous grassland vegetation provides an opportunity to enhance regional biodiversity (J. T. Lundholm and Richardson 2010).

ExGRs are also characterized by local microenvironmental variation impacting the composition and dynamic of plant community (Heim and Lundholm 2014a; Roulston, Heim, and Lundholm 2020; Bradbury 2021). Abiotic factors modifying the microenvironmental conditions of the roof and the dynamic of plant community include depth of the substrate (Brown and Lundholm 2015; Dunnett et al. 2008), microclimatic conditions due to sun exposure (Piana and Carlisle 2014; van der Kolk et al. 2020), building height (S. L. Walker 2011), wind speed (Lu et al. 2014), and internal building temperature (Lundholm, Weddle, and MacIvor 2014). Microenvironmental conditions can also be altered by biotic factors such as increased cover of vascular plants and mosses that affect substrate water retention and substrate chemical properties (Anderson, Lambrinos, and Schroll 2010; Chenot et al. 2017; McCallum et al. 2018). ExGR plant community is also marked by changes in plant composition over time as ExGRs relate to primary ecological succession conditions (Brown and Lundholm 2015). Understanding variations of ExGR plant community in relation to successional processes and environmental conditions is needed to understand ExGR as habitat analogs.

Plant assemblages are traditionally studied at the species taxonomic level, which allows for direct reference to a target species assemblage (Duckworth, Kent, and Ramsay 2000). Using predictions based on the taxonomic level alone may not allow the detection of differences in functional ecological patterns and the results obtained from a list of species in a given context cannot be extended to all contexts (Keddy 1992; Körner 1994; Woodward and Cramer 1996). Alternatively, ecological or functional approaches help to identify functional patterns and ecological functions independently of the studied pool of species (Keddy 1992; Körner 1994; Woodward and Cramer 1996). Firstly, plant species can be classified into ecological groups based on their ecological niche. In dry grasslands, xerophilic species thrive in shallow soils (generally < 5cm), mesophilic species grow on deeper soils (generally up to 20 cm), and mesoxerophilic species thrive in both (Piqueray et al. 2007). Different ecological groups of species could react differently to microenvironmental conditions. Secondly, Grime's competitor, stress tolerant and ruderal plant strategies (CSR) classification

scheme allows for determination of functional patterns and quantification of variation in plant community functional strategies (Diaz, Acosta, and Cabido 1992; Keddy 1992; Caccianiga et al. 2006). The C (competitive), S (stress tolerance) and R (ruderal) strategies of plant species are selected according to disturbances and environmental stress gradients (Grime 1974), two characteristics of the extensive green roof environment (Nagase and Dunnett 2010).

This study aims to disentangle the colonization dynamic of a plant community analogous to a dry calcareous grassland by taking into account microenvironmental variation at the scale of an extensive green roof. We address three questions: (1) Can ExGRs support native species selected based on the analogous habitat hypothesis? (2) Is the taxonomic, ecological group or functional composition of the vegetation influenced by the microenvironmental conditions of a green roof? (3) Are substrate characteristics influenced by microenvironmental conditions and vegetation evolution through time?

3. Materials and methods

3.1. Study site and experimental design

The experiment was conducted outdoors at ambient climate conditions over three growing seasons (2018 to 2020) on the roof of the TERRA Research Centre of Gembloux Agro-Bio-Tech, Belgium (50°33'48" N 4°41'52" E). The climate in the region is classified as a temperate oceanic climate (Cfb) according to Köppen climate classification (Service fédéral belge 2019). The springs of 2018 and 2020 were characterized by a warmer and drier climate compared to the average climatic variables of the reference period (1981-2010) (IRM).

The ExGR was installed in October 2017 with a commercial substrate for ExGR: lightweight substrate for extensive green roof composed of a mixture of recycled tiles, bricks and ceramic (Zinco©). The roof included nine ExGR parcels varying from 14 m² to 57 m² (**Figure 2-1**). Parcels were characterized by two substrate depths (6 cm and 12 cm) and were oriented East-West. The roof was surrounded by walls on three of its sides (North, East and South), creating differences in sun exposure among parcels. In addition, skylights installed between parcels created an additional fine-scale gradient of shading. Maximum sun exposure during a summer day was modeled with Sketchup Pro toolbox 'De Luminae Sun Exposure' over the GR parcels. Three classes of sun exposure were defined: low (3 to 6h), Medium (6 to 9h), and High (9h to 12h). The two parameters of depth and sun exposure were noted: D1 (6 cm depth), D2 (12 cm depth), S1 (low sun exposure), S2 (medium sun exposure) and S3 (high sun exposure).



Figure 2-1 : Sun exposure and substrate depth modalities of the plots within the extensive plots of the TERRA building (Gembloux, Belgium). D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure

A set of 28 species typical of dry calcareous grasslands were selected according to their occurrence along the soil depth gradient in Belgian dry grasslands (Piqueray et al. 2007): 7 xerophilic species (shallow soils <5cm), 12 mesophilic species (deepest soils: 5-20 cm), 9 mesoxerophilic species (both conditions) (**Table 2-1**). Among xerophilic species, three native Belgian *Sedum* species were chosen because *Sedum* are succulent plants typical of extensive green roofs. The species were sown on 10th November 2017 evenly across the parcels with 830 seeds/species/m² for grass species and 110 seeds/species/m² for other species. No overseeding, watering, nutrients inputs or mowing were applied on parcels during the study period.

3.2. Data Collection

A total of 36 permanent 1m² plots were identified on the 9 parcels representing the variation of substrate depth (D1, D2) and sun exposure (S1, S2, S3) (**Figure 2-1**). Plant species cover was measured in permanent plots in June 2018, 2019 and 2020 (peak of vegetative development) using the point-intercept method with 100 pins on one square meter (Barbour and Burk 1987). As bryophyte may play a role in plant species establishment and substrate properties, in June 2020, we recorded the development of volunteer bryophyte cover with the same method.

We collected a composite sample of substrate in each plot in June 2020, after plant removal. A sample of the original substrate was also analyzed. Substrate samples were sieved to 2mm to remove the remaining roots. The texture was analyzed to estimate the percentage of sand, silt and clay. The pH was measured in 1M KCl with a glass electrode (substrate:solution volume ratio 2:5) after 2h equilibration time (NF ISO 10390). We determined the total amount of organic carbon (%C) using the Springer-Klee method (Springer and Klee 1954). The Dumas method was used to estimate the total amount of nitrogen (%N) (NF ISO 13878) (Nelson and Sommers 1983). The division of the amount of organic carbon by the amount of nitrogen defines the C/N ratio (C/N). We estimated the P and K content (mg/100g) after an extraction with 1 N of CH₃COONHEDTA (pH 4.65) for 30 min (substrate:solution ratio 1:5) (Lakanen and Erviö 1971) and a quantification by atomic absorption spectrophotometry (PinAAcle 900 F instrument).

3.3. Data Analyses

All data analyses were performed in R 4.0.2 (R Core Team 2022).

To compare ecological groups proportions at the roof scale between 2018 and 2020, we used the McNemar Chi² test (“`mcnemar.test`”, stats (R Core Team 2022)).

To order the taxonomic plant composition variation in relation to microenvironmental conditions (D1, D2 and S1, S2, S3) and over years (2018, 2019, 2020) a global Principal Coordinate Analysis (PCoA) (“`cmdscale`”, stats) was performed on all plots over the three years of surveys. A PERMANOVA analysis (“`adonis2`”, vegan (R Core Team 2022)) allowed us to determine which factors significantly influenced the separation of plant community. A Pearson correlation was calculated for each species (“`cor`”, stats) to identify species that correlated most with the axes of the PCoA.

The percentage of each CSR strategy of observed species was taken from the Hodgson's Databases (1999), except for *Dianthus carthusianorum* L. and *Bromus erectus* Huds. missing from the database for which data were extracted from Kingsbury (2008) and Pierce et al. (2013), respectively. Mean cover weighted C, S, R percentages for plant community were calculated from percent cover data for all the species in each plot, using the spreadsheet-based tools from Hunt et al. (2004). Mean community C, S, R percentages were compared using a linear mixed model analysis with repeated measures to determine the effects of year, substrate depth and sun exposure with plot as a random factor. We used the lmer function (lme4 (Bates et al. 2020)) and the Anova function (car (Fox et al. 2020)). Tukey post-hoc tests were performed when necessary (“`emmeans`”, emmeans (Lenth 2020)). For 2020, the mean strategies of seeded and spontaneous species were compared.

The mean values of the 2020 substrate parameters were compared to the 2017 substrate parameters (original substrate) value using a one-sample t-test (“t.test”, stats). To explore correlations among substrate parameters in year 3 (2020), we performed a correlation matrix (“cor”, stats) of substrate parameters from plots in 2020: P (mg/100g), K (mg/100g), C (g/Kg), N (%), C/N, pH, clay (%), silt (%) and sand (%). We used a Pearson correlation threshold of 0.7 to determine the collinearity between the substrate parameters. Mean values of uncorrelated parameters were compared with a one-way ANOVA among plots with different sun exposures: P (mg/100g), K (mg/100g), N (g/Kg), C/N, pH, clay (%) and silt (%). We examined the influence of total plant cover after 3 years on substrate parameters with linear regressions (“lm”, car).

4. Results

4.1. Floristic variation of plant community

Over the entire roof, a total of 16, 22 and 24 species were observed in 2018, 2019, 2020, respectively. In 2018, 50% of seeded species were observed in the surveys. It increased to 75% and 71% in 2019 and 2020 respectively. The average total cover of vegetation changed from $25.5 \pm 19.3\%$ (mean \pm sd) in 2018, to $81.1 \pm 50.3\%$ in 2019, and $35.4 \pm 35.6\%$ in 2020. The number and relative cover of spontaneous species increased over the three years: 2 species - mean relative cover $0.4 \pm 1.5\%$ in 2018, 4 species - mean cover $4.4 \pm 16.4\%$ in 2020: *Trifolium arvense* L., *Trifolium pratense* L., *Sonchus oleraceus* L. and *Vicia sativa* L.

The proportion of xerophilic species (number of xerophilic species / number of total species) in the plant community significantly increased from 7.1% in 2018 to 30.0% in 2020 (Chi² test, $P < 0.001$). The proportion of mesoxerophilic species was similar among years (35.7%, 35.0%, respectively in 2018, 2020) (Chi² test, $P > 0.05$). In contrast, the proportion of mesophilic species significantly decreased from 57.1% in 2018 to 35.0% in 2020 (Chi² test, $P < 0.001$). The relative cover of xerophilic (total cover of xerophilic species / total cover of plant community) and mesoxerophilic species in the community increased with sun exposure for the two substrate depths (D1 and D2) (**Figure 2-2**). The relative cover of mesophilic species was higher on D2 than on D1 for any sun exposure conditions. Conversely, the relative cover of mesoxerophilic species was higher in D1 parcels for all sun exposure conditions.

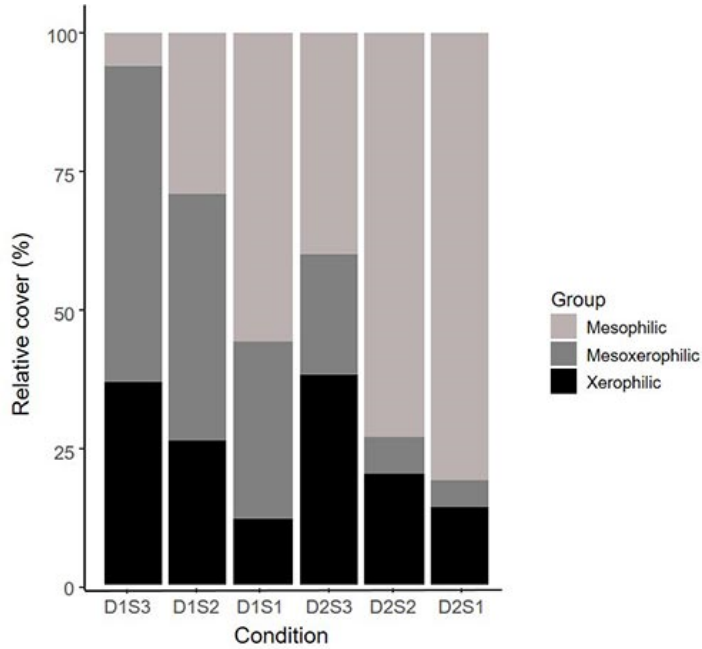


Figure 2-2 : Relative percentage of vegetation cover in 2020 by ecological groups depending on microenvironmental conditions. D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure

In 2020, the average total plant cover varied from $11.9 \pm 10.1\%$ in plots with shallow substrate and high sun exposure (D1S3) to $103.0 \pm 57.4\%$ in plots with deeper substrate and low sun exposure (D2S1). Plant community differed according to microenvironmental conditions (**Table 2-1**). In the least stressful conditions (D1S1 and D2S1) species richness and cover were higher for seeded species, spontaneous species and bryophyte. *Anthoxanthum odoratum* L., *Bromus erectus* Huds., *Echium vulgare* L., *Papaver argemone* L., *Sedum acre* L. and *Sedum album* L. were present in all or almost all conditions and formed a common basis for the plant community on the green roof.

Table 2-1 : Average total plant cover and cover by species (%/m²) in 2020 according to microenvironmental conditions D1: shallow depth 6 cm - D2: deep depth 11 cm - S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure. The number of plots per treatment is indicated. The table is organized according to species cover.

Environmental condition		D1S3	D1S2	D1S1	D2S3	D2S2	D2S1
Number of plots		11	2	7	9	3	4
Average total plant cover (%/m ²)		11.9 ± 10.1	32.5 ± 6.4	41.4 ± 31.6	25.7 ± 11.8	49.0 ± 8.7	103.0 ± 57.4
Observed seeded species (% cover/m ²)							
Anthoxanthum odoratum L.	Mesophilic	0.7	9.5	13.6	2.1	17.0	61.5
Anthyllis vulneraria L.	Mesophilic	0	0	0	7.3	12.0	16.0
Bromus erectus Huds.	Mesoxerophilic	6.4	9.0	7.6	5.2	1.0	4.5
Sedum acre L.	Xerophilic	1.7	4.5	0.6	3.0	0	3.5
Echium vulgare L.	Xerophilic	0.5	0	0.4	3.2	4.7	3.0
Sedum album L.	Xerophilic	2.1	4.0	0.43	2.3	0	0.5
Sedum rupestre L.	Xerophilic	0	0	1.1	1.0	0	6.5
Briza media L.	Mesophilic	0	0	1.6	0.9	1.3	4.5
Medicago lupulina L.	Mesoxerophilic	0.1	4.5	0	0.2	1.3	0
Silene vulgaris (Moench) Garcke	Mesoxerophilic	0	0	0.7	0.1	2.0	0.7
Papaver argemone L.	Mesoxerophilic	0.3	1.0	1.1	0.1	0	0.2
Dianthus carthusianorum L.	Xerophilic	0	0	0	0	1.7	0
Daucus carota L.	Mesophilic	0	0	0.4	0	0	0
Sanguisorba minor Scop.	Mesoxerophilic	0	0	0	0	0.3	0
Scabiosa columbaria L.	Mesoxerophilic	0	0	0.1	0	0	0
Verbascum sp.	Xerophilic	0	0	0	0.1	0	0
Seeded species observed on the roof, not in the plots (% cover/m ²)							
Koeleria macrantha (Ledeb.) Schult	Mesoxerophilic	0	0	0	0	0	0
Primula veris L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus minor L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosella L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Non observed seeded species (% cover/m ²)							
Centaurea scabiosa L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Hieracium pilosella L.	Mesoxerophilic	0	0	0	0	0	0
Hypochaeris radicata L.	Mesoxerophilic	0	0	0	0	0	0
Leucanthemum vulgare Lamk.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Poa pratensis L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Thymus pulegioides L.	Xerophilic	0	0	0	0	0	0
Tragopogon pratensis L.	Mesophilic	0	0	0	0	0	0
Spontaneous species (% cover/m ²)							
Vicia sativa L.		0	0	13.7	0	0	0
Trifolium pratense L.		0	0	0	0	7.3	1.7
Sonchus oleraceus L.		0	0	0	0	0.3	0
Trifolium arvense L.		0	0	0	0	0	0.2
Bryophyte		19.9	80	76.4	14.7	87.3	98.5

The first and second axes of PCoA (**Figure 2-3**) based on plot floristic composition over three years explained 27.4% of global floristic variation (PCoA1 = 15.0%, PCoA2 = 12.4%). The PCoA showed an evolution of plant assemblages through years with a strong difference between 2018 and 2019-2020. The effect of time since sowing had a significant influence on vegetation composition (Permanova, $P < 0.001$, $R^2 = 0.085$) and was greater than the effect of substrate depth ($P < 0.001$, $R^2 = 0.032$) and sun exposure ($P < 0.001$, $R^2 = 0.046$) on plant assemblages. Species correlation with PCoA axes indicated that interannual differences were due to the higher presence/abundance of a set of species in year 2 and 3 after sowing than in year 1. *Anthyllis vulneraria* L., *Briza media* L., *B. erectus* Huds, *E. vulgare* L. and *Rumex acetosella* L. were more abundant in 2019 and 2020 than in 2018.

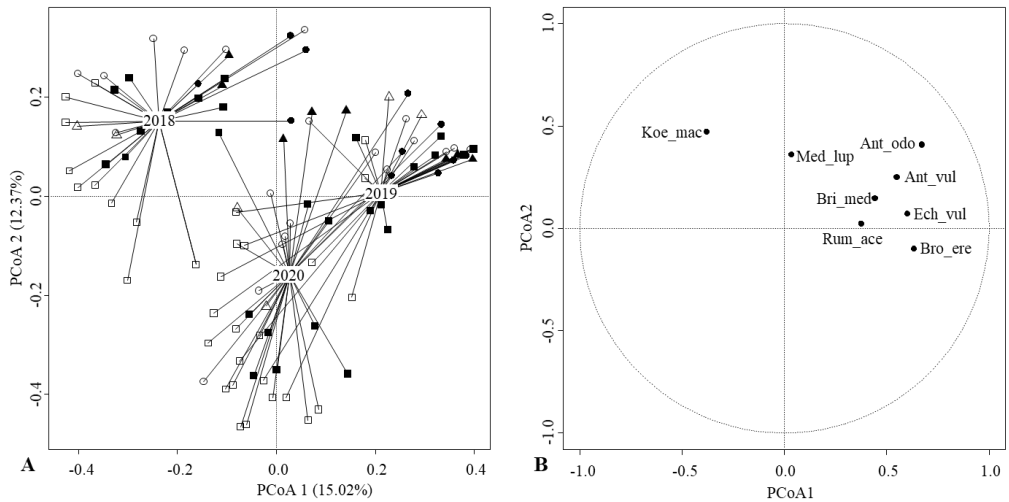


Figure 2-3 : PCoA based on species composition of community A) Ordispiders are pooled by year. Symbols represent sun exposure modalities (circle = S1: low sun exposure, triangle = S2: medium sun exposure, and square = S3: high sun exposure) and substrate depth modalities (white = D1: shallow depth 6 cm, black = D2: deep depth 11 cm). B) Correlation circle of species (correlation > 0.35 in absolute value with one of the two axes of the PCoA).

Ant_odo: *A. odoratum*, Ant_vul: *A. vulneraria*, Bri_med: *B. media*, Bro_ere: *B. erectus*, Ech_vul: *E. vulgare*, Koe_mac: *K. macrantha*, Med_lup: *M. lupulina*, Rum_ace: *R. acetosella*

4.2. Functional variation of plant community

Interaction between substrate depth and sun exposure was not statistically significant and neither factors had effect individually on the average values of the C/S/R community strategies (**Table 2-2**). Plant community was globally dominated by the stress tolerant strategy. The year significantly influenced the average value of the competitive (C), the stress tolerant (S) and the ruderal (R) strategies (**Figure 2-4**). The average C strategy value was significantly lower ($P < 0.001$) in 2018 (0.14 ± 0.03) than the average C strategy values for 2019 (0.22 ± 0.05) and 2020 (0.23 ± 0.10). The

average S strategy value was significantly higher ($P < 0.001$) in 2018 (0.55 ± 0.10) than the average S strategy values for 2019 (0.40 ± 0.04) and 2020 (0.43 ± 0.15). The average R strategy value was significantly higher ($P = 0.001$) in 2019 (0.38 ± 0.09) than the average value for 2018 (0.31 ± 0.08) and 2020 (0.32 ± 0.12).

In 2020, the spontaneous species presented a more ruderal strategy than the seeded species of the plant community: seeded (0.15 ± 0.13 C; 0.48 ± 0.27 S; 0.37 ± 0.22 R) – spontaneous (0.21 ± 0.14 C; 0.14 ± 0.17 S; 0.64 ± 0.21 R).

Table 2-2 : Df and P-value for comparison of mean community C, S and R strategies in relation to substrate depth, sun exposure, depth*exposure and year.

	Depth		Exposure		Depth*Exposure		Year	
	Df	P	Df	P	Df	P	Df	P
C	1	0.73	2	0.25	2	0.44	2	<0.001
S	1	0.90	2	0.89	2	0.94	2	<0.001
R	1	0.41	2	0.19	2	0.71	2	0.001

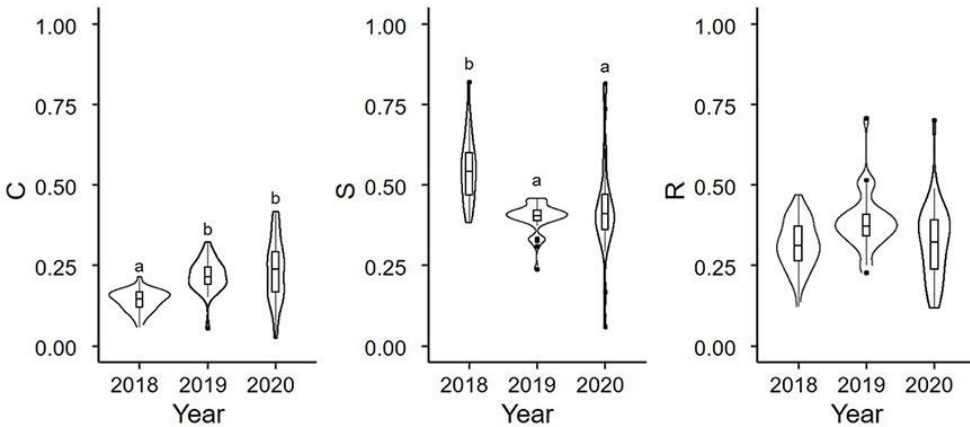


Figure 2-4 : Violin-plot and associated box-and-whisker plot of mean plant community strategies C, S and R from 2018 to 2020. Different letters indicate significant differences among years.

4.3. Substrate characteristics

In 2020, over all plots, the average P (mg/100g), K (mg/100g) and sand (%) of substrate were significantly higher ($P < 0.001$), while C (g/kg), N (%), C/N, pH, clay (%) and silt (%) were significantly lower ($P < 0.001$), as compared to the original substrate (**Table 2-3**).

Table 2-3 : Comparisons of the substrate parameters between the values of the original substrate and the values after 3 years of installation. The values shown for 2020 are the means and standard deviations of the values for each plot. The Progress indicates whether the parameter values increased (\nearrow) or decreased (\searrow) after 3 years. P value for one-sample t test.

Substrate parameters	2017	2020	Progress	Df	P value t test
P (mg/100g)	13.3	14.9 ± 1.2	\nearrow 12.6 % ± 8.7 %	6	<0.001
K (mg/100g)	53.0	87.5 ± 11.0	\nearrow 65.1 % ± 20.7 %	6	<0.001
C (g/Kg)	50.0	19.7 ± 2.9	\searrow 60.5 % ± 6.0 %	6	<0.001
N (%)	0.18	0.1 ± 0.01	\searrow 44.4 % ± 5.6 %	6	<0.001
C/N	28.0	19.3 ± 0.8	\searrow 31.1 % ± 2.9 %	6	<0.001
pH	8.0	7.9 ± 0.1	\searrow 1.4 % ± 1.4 %	6	<0.001
Clay (%)	6.6	5.9 ± 0.8	\searrow 0.7 % ± 0.8 %	6	<0.001
Silt (%)	20.6	16.5 ± 2.9	\searrow 4.1 % ± 3.0 %	6	<0.001
Sand (%)	72.7	77.6 ± 3.4	\nearrow 4.9 % ± 3.4 %	6	<0.001

C and N were positively correlated (Pearson correlation coefficient 0.96), while silt and sand were negatively correlated (Pearson correlation coefficient -0.97) (**Table 2-4**). We retained N and silt for analysis. **Table 2-5** shows the average values for each uncorrelated substrate parameter over plots and statistical analysis of sun exposure and total cover influence. Average value of N ($P=0.009$), P ($P=0.01$), K ($P=0.007$) and silt ($P=0.01$) were significantly different among plots with different sun exposure, with higher values in S3 plots. pH ($P=0.01$) increased with total plant cover over three years, while N ($P=0.02$), P ($P<0.001$), K ($P<0.001$), C/N ($P=0.001$) and silt ($P<0.001$) decreased.

Table 2-4 : Correlation matrix and Pearson coefficient of substrate parameters in 2020. Significant P values are indicated with *, ** or ***

	K (mg/100g)	C (g/kg)	N (%)	C/N	pH	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)
P (mg/100g)	0,58 ***	0,54 ***	0,53 ***	0,19	-0,1	-0,31	0,37 *	-0,25
K (mg/100g)		0,35 *	0,31	0,26	-0,11	0,05	0,54 ***	-0,49 **
C (g/kg)			0,96 ***	0,35 *	-0,23	-0,12	0,49 **	-0,4 *
N (%)				0,07	-0,13	-0,08	0,44 **	-0,37 *
C/N					-0,34 *	-0,09	0,31	-0,25
pH						0,42 *	-0,08	-0,03
Clay (%)							0,34 *	-0,56 ***
Silt (%)								-0,97 ***

Table 2-5 : P-value, mean and standard deviation of uncorrelated substrate parameters according to sun exposure modalities (S1: low sun exposure - S2: medium sun exposure - S3: high sun exposure). Regressions between the sum of the cover over 3 years (cover) and uncorrelated substrate parameters at plot scale (P and r²). Different letters indicate significant differences.

	Sun exposure				Cover		
	S1	S2	S3	P	r ²	P	Relation
pH	7.9 ± 0.1	7.9 ± 0.2	7.9 ± 0.1	0,86	0.15	0.01	+
N (%)	0.09 ± 0.02 a	0.10 ± 0.01 ab	0.11 ± 0.01 b	0,009	0.13	0.02	-
P (mg/100g)	14.3 ± 1.1 a	14.4 ± 1.2 ab	15.5 ± 1.0 b	0.01	0.45	<0.001	-
K (mg/100g)	81.9 ± 10.0 a	80.1 ± 13.9 a	92.4 ± 8.4 b	0.007	0.34	<0.001	-
C/N	19.4 ± 0.8	19.0 ± 0.6	19.3 ± 0.9	0.984	0.27	0.001	-
Clay (%)	6.2 ± 0.7	5.9 ± 0.7	5.8 ± 1.0	0,45	0.01	0.28	
Silt (%)	14.8 ± 2.7 a	14.9 ± 2.0 ab	17.8 ± 2.8 b	0,01	0.26	<0.001	-

5. Discussion

While it is appealing to develop green roofs supporting biodiversity, the analogous habitat hypothesis has been seldom tested so far (J. T. Lundholm and Richardson 2010; Sutton et al. 2012). This study suggests that extensive green roofs can act as analogous habitats for native flora of dry calcareous grasslands, habitats with high biological value in Western Europe. However, native plant success and plant community composition varied through time and depend on microenvironmental conditions at the roof scale, with potential feedback on substrate properties.

Time since sowing had a significant influence on plant community composition and was greater than the individual effect of substrate depth and sun exposure. Species richness increased over three years, for both seeded and spontaneous species. This increase in richness during the first year of installation on green roofs has been observed in previous studies (Madre et al. 2014; Piana and Carlisle 2014; Thuring and Dunnett 2019). Plant cover also increased with a peak in the second year following seeding. Increase in total plant cover in the second year is mainly explained by the strong development of grass species in all plots. Maximum average plant cover observed in the second year was equivalent to Belgian mesophilic dry grasslands (84.4%) (Piqueray et al. 2007). The decrease in plant cover in year three may be due to the severe drought observed in April and May 2020 (IRM 2020), which likely caused hydric stress for the plants and growth limitation.

After three years, 71% of native seeded grassland species established on the green roof. Interannual differences in seeded species composition were due to the higher presence/abundance of a set of species in year two and three after sowing: *A. vulneraria*, *B. media*, *B. erectus*, *E. vulgare* and *R. acetosella*. The contribution of spontaneous species to the plant community also grew over the three years, with an increase in ruderal spontaneous species richness and the cover ratio of spontaneous species to seeded species. Madre et al (2014) also observed the colonization of extensive green roofs by spontaneous native species.

The plant community was globally dominated by the stress tolerant strategy which is consistent with the dominant S strategy in dry grassland species (Ejrnæs and Bruun 2000). The use of native S strategists in plant community on green roofs is consistent with earlier studies that have found the same preponderance of the stress-tolerance strategy in extensive green roof plant community (Van Mechelen et al. 2014; Catalano et al. 2016; Thuring and Dunnett 2019). However, the functional composition of the plant community also evolved over the study period with a decrease in the S strategy component and an increase in the C strategy component. The increase in the competitive strategy component in plant community is consistent with a primary succession dynamic, with the plant community dominated by the stress-tolerance strategy in initial stages and with competitive components becoming more important with time (Grime 1988; Ecke and Rydin 1999; Brown and Lundholm 2015). While the spontaneous species presented a more ruderal strategy than the sown species community, consistent with other research (Thuring and Dunnett 2019), it had little

effect on the ruderal component of plant community over the study period due to the low cover of spontaneous species.

Besides the global temporal dynamic of plant assemblage, plant community composition also differed among plots with different combinations of substrate depths and sun exposure, reflecting increasing temperature and water stress. These microenvironmental conditions likely induced a gradient of water stresses that led to the development of different plant combinations, also observed by Li et al. (2020). These combinations differed in their taxonomic composition, their plant cover and the ecological groups of species. The plots with low depth (6 cm) and high sun exposure were characterized by low plant cover (11%) whereas plots with deeper substrate had high plant cover (103%) dominated by mesophilic grasses (*A. odoratum*: 61%, *B. media*: 4%) and typical mesophilic species (*A. vulneraria*: 16%) limited to the deepest, lowest exposed plots. The differentiation of plant combinations on the green roof was analogous to differentiation of plant combinations in dry grassland with the emergence of xerophilic community in the most stressful microenvironment and typical mesophilic grassland in the less stressful microenvironment (Piqueray et al. 2007). Spontaneous species and moss cover were also structured according to the microenvironmental conditions. The moss spontaneous colonization was lower in the most exposed areas, suggesting that the roof's water supply played a role in their establishment. Few studies have been conducted to investigate the influence of green roof micro-scale parameters on moss colonization (Studlar and Peck 2009). The impact of moss canopy development has controversial effects on the development of vascular plants. Mosses buffer extreme environmental conditions (Heim, Lundholm, and Philip 2014), increase water retention of the substrate (Anderson, Lambrinos, and Schroll 2010) and can facilitate seedling development and emergence (Schröder and Kiehl 2020) but can also form a dense layer that prevents seed germination (Drake et al. 2018; Joel Lönnqvist, Blecken, and Viklander 2021).

Not only plant communities evolved over time on the study ExGR but also substrate properties. The developmental paradigms for natural ecosystems predict total nutrient stocks either accreting or declining based on the status and trajectory of plant biomass and whether the ecosystem develop along a primary (from bare soil) or a secondary (from disturbed vegetation) succession. Previous studies that have examined time-evolution of nutrient stocks on GR were mostly based on pre-planted green roof corresponding to secondary succession situations. In these situations, it is hypothesized that the nutrient content of the ecosystem would initially decline as a result of mineralization and leaching of the organic material in the substrate but contrasting patterns were found among studies and for the different nutrients stocks (Buffam and Mitchell 2015; Mitchell, Emilsson, and Buffam 2021). Our green roof ecosystem developed from a seeded bare soil, corresponding to a primary succession, a situation rarely explored. As for other GR studies, at the scale of the GR, we observed a variation of substrate nutrient stocks over time with mean increases in P and K and mean decreases in C (Bouzouidja et al. 2018) and N. Besides this general pattern, N, P, K substrate stocks after 4 years also decreased with increase in total vegetation cover, resulting in higher substrate nutrient stock in plots with more

constraining conditions (higher sunny exposition and lower vegetation cover). This suggests different rate of evolution of nutrient stocks through time in relation to environmental conditions. Disentangling the drivers for such a complex pattern is difficult as we did not assess simultaneously nor nutrients stocks in vegetation nor fluxes such as decomposition rates, leaching in runoff water, ... Those results call for more detailed studies on nutrient dynamics on ExGR in order to understand the long term evolution of those ecosystems and its implication for environmental services of GR.

Chapitre 3

The contribution of seedbank to the green roof plant community dynamics analogous to semi-natural grasslands



*The content of this chapter has been adapted from the paper published in *Frontiers in Ecology and Evolution**

Lucie Rivière, Alizé Sellier, Thierry Dutoit, Christel Vidaller, Elise Buisson and
Grégory Mahy

1. Abstract

Extensive green roofs have been shown to support native biodiversity and plant communities that are analogous to natural or semi-natural habitats such as grasslands. However, little is known about the role of soil seedbanks in the dynamic of extensive green roof plant communities. The purpose of this study was to analyze the seedbank that developed after four years of an extensive green roof analogue to dry grassland plant community, seeded with 29 species. We aimed to understand the contribution of seedbank to the resilience of vegetation to harsh conditions of the roof and to colonization by surrounding spontaneous species. We monitored the plant species cover in 36 plots during four years in June (between 2018 and 2021), and sampled the seedbank in February 2021. Our results showed that the soil seedbank was dominated by transient spontaneous ruderals species, while the standing vegetation was still dominated by seeded grassland species. We found that seeded grassland species had poor seedbank stock, similar to their natural environments. The similarity index between the standing vegetation and the seedbank increased over time, and we measured a significant correlation between dominant species cover and their seedbank density. Spontaneous species cover was not correlated to the proportion of soil not colonized by seeded species cover, indicating that gaps in vegetation did not influence the development of spontaneous species. Our findings highlight the importance of seedbank in the dynamic of green roof vegetation and demonstrate that analogous habitat species exhibit similar behavior as in their natural environments.

Keywords: Plant dynamics, ruderal, spontaneous species, green infrastructure, seed persistence, urban ecology, substrate depth, sun exposure.

2. Introduction

Extensive green roofs (EGR) are a type of urban ecosystem that offer a range of ecosystem services (Kowarik 2011; Oberndorfer et al. 2007). One of the ecosystem services provided by EGRs is the support of urban native biodiversity, through the implementation of diversified native plant communities based on the analogous habitat hypothesis (J. T. Lundholm and Richardson 2010; Rivière et al. 2022). The analogous habitats hypothesis proposes that species which are adapted to similar abiotic conditions in natural habitats can also be successful on green roofs (J. T. Lundholm 2006) and can serve as a starting point for selecting species. Green roofs provide solutions to develop urban grassland and herbaceous ecosystem networks in cities (Sutton et al. 2012; Thuring and Grant 2015; Williams, Lundholm, and Scott MacIvor 2014). However, harsh environmental conditions on extensive green roofs (e.g. high level of solar radiation, shallow substrate, poor water retention capacity) associated with future climate evolution can threaten the success of these native plant

communities, and associated ecosystem services, when the functioning and dynamic of EGR ecosystems are not well understood.

Green roof plant communities are dynamic. When initiated by seeding on bare substrate, the EGR plant community is marked by changes in plant composition over time as this situation relates to primary ecological succession conditions (Brown and Lundholm 2015). The seeded plant community evolves through time in accordance to seeded species response to environmental conditions at the roof scale: roof height, slope, exposure, substrate depth and composition (Brown and Lundholm 2015; Madre et al. 2014). EGR are also characterized by local microenvironmental variations impacting the composition and dynamic of the plant community (Bradbury 2021; Heim and Lundholm 2014a; Rivière et al. 2022; Roulston, Heim, and Lundholm 2020). In addition to the response of seeded species to environmental conditions, a key driver of EGR plant community evolution is spontaneous plant colonization with non-seeded plant species (Thuring and Dunnett 2019; Vanstockem, Somers, and Hermy 2019). Weedy or unwanted species colonizing spontaneously EGR are identified as a limit to EGR acceptance and maintenance (Vanstockem, Somers, and Hermy 2019). Spontaneous colonization by plant species is often linked to presence of bare soil or gaps in the vegetation cover due to the extreme abiotic growing conditions on EGR (Köhler 2006; Sutton and Lambrinos 2015).

Soil seedbank is a key component of plant community dynamics (Thompson, Bakker, and Bekker 1997; Vandvik et al. 2016). It influences the vegetation dynamic in the short and long term (Basto et al. 2018). The seedbank can provide information on species that may have formerly existed in the vegetation, species that represent the pool for the vegetation succession, and, represents the source of regenerative potential for the restoration of altered plant communities. Seedbanks on EGR (being biodiversity reservoirs (Vandvik et al. 2016)) may be crucial as an insurance for maintaining plant communities during periods of extreme conditions (e.g. extreme drought or frost) and can potentially offer a basis for restoration for vegetation gaps. Despite its importance in understanding vegetation response to extreme EGR conditions, the study of seedbank from extensive green roof (Vanstockem et al. 2018) or even urban areas (Albrecht et al. 2011) has received little attention. In an explorative study of seedbanks on 109 EGRs in temperate Europe, Vanstockem et al. (2018) confirm that EGRs do develop seedbanks, dominated by weedy plant species and exhibiting a strong discrepancy with vegetation composition.

To promote native biodiversity, EGR should be considered analogous to natural habitats (J. T. Lundholm 2006). The harsh environmental constraints of EGR are similar to abiotic conditions encountered on species rich dry grasslands and rocky environments in temperate Western Europe (high solar radiation, low soil depth (< 20 cm) and high variability in soil water retention capacity). Western Europeans dry grasslands are composed of isolated climax herbaceous habitats on most harsher environmental conditions and, for the largest surfaces, seral semi-natural habitats originating from centuries of extensive grazing and mowing. Rivière et al. (2022), demonstrated experimentally that extensive green roofs can act as analogous habitats for native flora of European dry calcareous grasslands (71% of native seeded

grassland species established on an experimental green roof). The most successful species were common dry grassland species such as grass species, succulent species (*sedum* sp.), *Echium vulgare* L. and *Papaver argemone* L. However, success of native grassland plant species, plant community composition and structure were demonstrated to vary through time and to depend on microenvironmental conditions at the roof scale, with large surface of bare soils left after 3 years in the most constrained conditions (low substrate depth and high solar exposition). Decrease in plant cover was also measured in years with severe drought. The contribution of spontaneous ruderal species to the plant communities increased over time. Studies of seedbank in natural situations have shown that calcareous grassland species are mainly perennial stress tolerant species presenting mostly transient seedbank that stay viable in the soil for a very limited period of time and/or are absent from the seedbank (Bisteau and Mahy 2005; Dutoit and Alard 1996; Willems and Bik 1998). A lack of well-developed permanent seedbank of target seeded species can be a threat for long term maintenance of analogous dry grassland vegetation of EGR facing colonization by spontaneous ruderal species.

In this study, we analyzed the seedbank contribution to the plant community of an extensive green roof analogue to dry calcareous grassland after 4 years of development in order to understand the potential contribution of seedbank to the resilience of vegetation to harsh EGR conditions and to colonization by spontaneous species. The specific questions asked are: i) what are the main seedbank characteristics and composition of an analogous urban grassland developed on an extensive green roof, ii) what is the level of similarity between seedbank and vegetation, iii) how is the seedbank and abundance of spontaneous species related to vegetation gap and microenvironmental variations on EGR.

3. Materials and methods

3.1. Study site and experimental design

The studied green roof is located on top of the TERRA Research Center of Gembloux Agro-Bio-Tech, Belgium (50°33'48" N 4°41'52" E). According to the Köppen climate classification (Köppen 1923), the climate of the region is oceanic temperate (Cfb) (Service fédéral belge 2019).

In October 2017, the EGR was installed with a commercial substrate for EGR: lightweight substrate Zinco© based on a mix of recycled tiles, bricks and ceramic and has not been sterilised. The roof included nine parcels ranging in size from 14 to 57 m² with two substrate depths (6 cm and 11 cm) and an East-West orientation. The roof is bordered on three sides by walls (North, East and South), resulting in global disparities in sun exposure across parcels. Skylights installed between parcels create an additional fine-scale shade gradient (**Figure 3-1**). Three classes of sun exposure (maximum sun exposure on a sunny summer day) were defined: low (3 to 6h), Medium (6 to 9h), and High (9h to 12h). The two parameters of substrate depth and sun exposure were noted: D1 (6 cm depth), D2 (11 cm depth), S1 (low sun exposure), S2 (medium sun exposure) and S3 (high sun exposure) (Rivière et al. 2022).



Figure 3-1 : The studied extensive green roof and the permanent plots distribution

A mix of 29 native species from Belgian dry calcareous grasslands were selected based on their presence along the soil depth gradient in Belgian dry grasslands (Piqueray et al. 2007) (**Table 3-1**). Calcareous grasslands are not present in the ecological landscape surrounding the experimental green roof but 12 seeded species have been recorded in 2 km² around it (Louis-Marie Delescaille and Delaite 2011). Three native Belgian *Sedum* species were chosen because they are succulent plants already commonly used on ExGR and adapted to harsh conditions (Butler and Orians 2009). The species were seeded uniformly across the parcels on 10th November 2017, 830 seeds/species/m² for grass species and 110 seeds/species/m² for other species. During the research period (2017-2021), no overseeding, irrigation, fertilizers or mowing were applied. Rivière et al. (2022) studied the vegetation development according to substrate depth, sun exposure and changes over time, and showed a strong effect of time since sowing associated with the effects of these microenvironmental variation on plant community composition, plant cover and specific richness.

Table 3-1 : Seeded or spontaneous species observed in 2018, 2019, 2020, 2021 or in the seedbank, the code used in figures and their status

Species	Code	Status	Ecological group
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Ant_vul	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	Cen_sca	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Daucus carota</i> L.	Dau_car	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	Dia_car	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Echium vulgare</i> L.	Ech_vul	Seeded (sd)	Grassland species
Poaceae sp	Gram_sp	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Hie_pil	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	hyp_rad	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Leu_vul	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Lot_cor	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Medicago lupulina</i> L.	Med_lup	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Papaver argemone</i> L.	Pap_arg	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Primula veris</i> L.	Pri_ver	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Rhinanthus minor</i> L.	Rhi_min	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Rumex acetosella</i> L.	Rum_ace	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	San_min	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Scabiosa columbaria</i> L.	Sca_col	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Sedum acre</i> L.	Sed_acr	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Sedum album</i> L.	Sed_alb	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Sedum rupestre</i> L.	Sed_rup	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	Sil_vul	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Thymus pulegioides</i> L.	Thy_pul	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Tragopogon pratensis</i> L.	Tra_pra	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Verbascum</i> sp	Ver_sp	Seeded (sd)	Grassland species
<i>Acer</i> sp	Ace_sp	Spontaneous (sp)	Forest species
<i>Betula</i> sp	Bet_sp	Spontaneous (sp)	Forest species
<i>Buddleja davidii</i> Franch.	Bud_dav	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Chenopodium album</i> L.	Che_alb	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Cir_vul	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Epilobium tetragonum</i> L.	Epi_tet	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Geranium</i> sp	Ger_sp	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Lactuca serriola</i> L.	Lac_vir	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Por_ole	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Senecio vulgaris</i> L.	Sen_vul	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Son_asp	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Son_ole	Spontaneous (sp)	Ruderal species
<i>Trifolium arvense</i> L.	Tri_arv	Spontaneous (sp)	Grassland species
<i>Trifolium pratense</i> L.	Tri_pra	Spontaneous (sp)	Grassland species
<i>Vicia sativa</i> L.	Vic_sat	Spontaneous (sp)	Grassland species

3.2. Data Collection

Thirty-six permanent 1m² plots were installed on the nine parcels reflecting the variation of substrate depth and sun exposure (**Figure 3-1**). Plant species covers were visually measured in these 36 plots in June 2018, 2019, 2020 and 2021, at the peak of vegetative development (Rivière et al. 2022).

The seedbank was sampled in February 2021, before spring germination in order to collect seeds of both transient and persistent seedbanks under Atlantic and Continental climates, following Bekker et al. (1998). In each of the 36 plots, a sample of 10 bulked soil cores (2.5 cm diameter) was collected. Cores were divided in two layers for D1 6 cm deep parcels (layer 1 : 0-3 cm and layer 2 : 3-6 cm) and three layers for D2 11cm deep parcels (layer 1 : 0-3 cm, layer 2 : 3-6 cm and layer 3 : 6-11 cm). A total of 88 samples were obtained. To extract the seedbank, the dried samples were sieved at 3.66 mm in order to remove roots, vegetative parts and stones. The sieved fractions were sown in 40 cm × 28 cm × 6.5 cm seedling trays with a 3 cm Argex marble and 1 cm organic matter (La plaine Chassart ©). The trays were placed in homogeneous greenhouse conditions (22°C, 76% RH) and watered regularly by capillarity. The number of seedlings per species in each tray was counted at weekly intervals and removed after identification; monitoring continued until germination ceased after 15 weeks. The seedlings of the *Poaceae* species could not be distinguished and were classified as "Poaceae sp" and considered as seeded species.

LEDA database (Kleyer et al. 2008) was used to determine seed mass and seed lifetime index (SLI). For seed mass, only the mean “one-seeded generative dispersule” was considered per species. A mean SLI was calculated per species based on their persistence in the seedbank: 0 (all data are transient), 1 (all data are persistent). Seedbank can be transient if the seeds are present in the seedbank less than one year; short-term persistent between one and 5 years; or long-term persistent more than 5 years. In general, long-term seeds are found in both the deepest and shallowest levels of the substrate, whereas short-term seeds are exclusively found in the shallower layer of the substrate (Christoffoleti and Caetano 1998).

The status of each species was determined by whether they were seeded (seeded, sd) or not (spontaneous, sp). Spontaneous species represent all unseeded species, annual or perennial, native or alien. The taxonomic reference was the “Nouvelle flore de la Belgique” (Lambinon, Delvosalle, and Duvigneaud 2012). Species were classified in 3 ecological groups according to their natural habitat: grassland species, ruderal species and forest species (Lambinon, Delvosalle, and Duvigneaud 2012) (**Table 3-1**).

3.3. Data analyses

Similarity in species composition (presence/absence) between the initial seeding mix, species composition in vegetation in 2018 to 2021 and species composition in the 2021 seedbank was assessed with 1) the similarity index of Sokal and Michener (Perrier, Flori, and Bonnot 2003), and, 2) a Principal Component Analysis (PCA) (“princomp”, stats) performed on all plots. For each species, a Pearson correlation was calculated (“cor”, stats) to identify species that correlated most with the axes of the PCA.

The relationship between the most abundant species in the vegetation and the most abundant species in the seedbank (found in at least half of the plots) was determined by Pearson correlation tests (“cor”, stats) to establish if species cover was correlated to its seedbank density. To test if grassland vegetation development influenced establishment of spontaneous species by pre-empting bare soils surfaces (Vanstockem et al. 2018), we tested the regression between the spontaneous species total cover and the proportion of soil not colonized by grassland species in 2021 (100%-%total seeded species cover in 2021) with a linear regression (“lm”, cor).

To test whether microenvironmental condition (depths: D1, D2 and sun exposure: S1, S2, S3) variations on the experimental EGR influenced similarly plant community and seedbank variations, we performed independent Principal Coordinate Analysis (PCoA) on 1) cover of species in the vegetation, 2) seed density of species in seedbank, in all plots. Ordispider were used to depict the relationships between microenvironmental conditions and position of plots in the factorial space.

Data analyses were performed in R 4.0.2 (R Core Team 2022).

4. Results

4.1. Seedbank characteristics

In 2021, four years after the creation of the green roof, the seedbank included 18 species (9 seeded species and 9 spontaneous species, grass species considered as a single taxon due to difficulties identify seedlings) with an average of 2.5 ± 1.1 species and 120 ± 172 seeds per square meter plot. There was no seedbank observed in three plots. Seed density decreased with substrate depth with 42.8% of seed located at 0-3 cm depth, 34.7% at the 3-6 cm depth and 22.5% at the 6-11cm (**Figure 3-2**).

The standing vegetation included 29 species (16 seeded species and 13 spontaneous species, grass species considered as one taxon) with an average of 5.7 ± 1.8 species and $47.3\% \pm 39.3\%$ of cover per square meter plot (**Figure 3-2**). There was no plot without vegetation cover.

The seedbank (mean SLI: 0.34 ± 0.13) and the vegetation (mean SLI: 0.25 ± 0.16) were both composed of species with a transient seedbank. All species have a SLI of less than 0.5 except *Chenopodium album* L. (0.59) and *Portulaca oleracea* L. (0.68) both spontaneous species and present in the vegetation and in the seedbank.

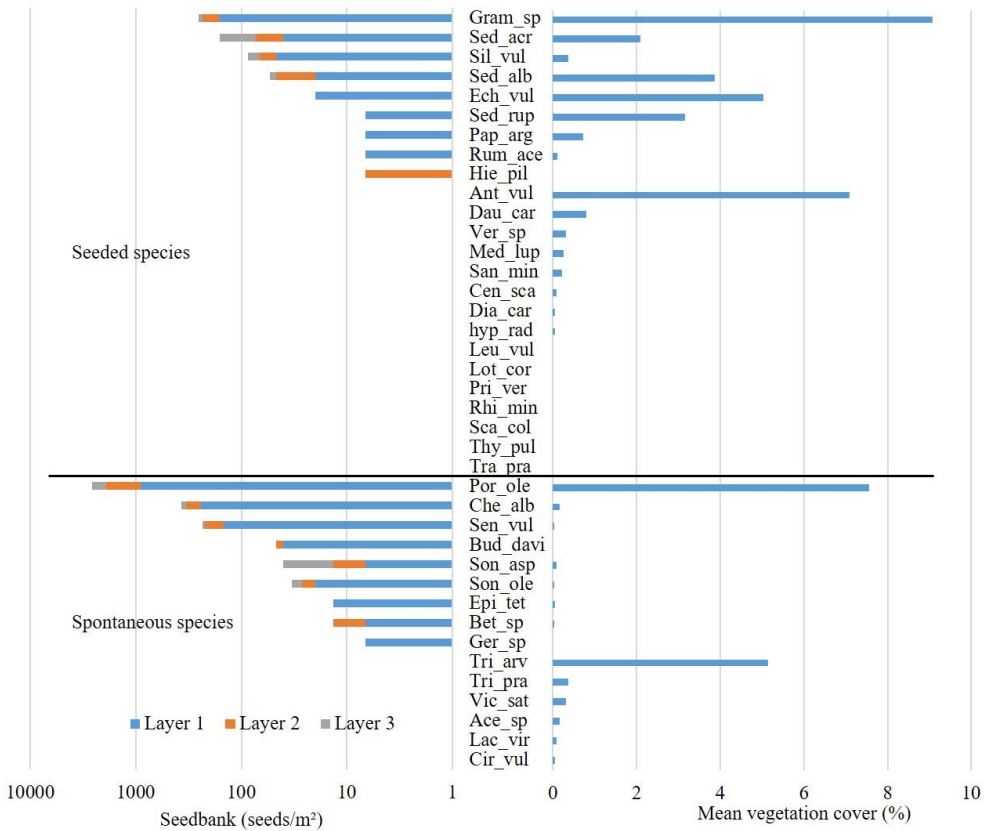


Figure 3-2 : Seedbank density (seeds/m²) and mean vegetation cover of 2021 (%) for seeded species and spontaneous species (see **Table 3-1** for species name)

4.2. Seedbank and vegetation similarity

The seedbank was dominated by seeds from spontaneous species (84.8%), while seeds from seeded species represent only 15.2%. In contrast, seeded species represent 70.4% of plant cover in the vegetation, while spontaneous species represented only 29.6%. The seedbank was dominated by the ruderal ecological group (84.4% of all seeds) followed by grassland ecological group (15.2%). In contrast, the plant cover was dominated by species from the grassland ecological group (82.6%), followed by species from ruderal ecological groups species (17.0%). Both the seedbank and the standing vegetation had low occurrence of species from forest ecological group (0.34% and 0.40% respectively).

The seedbank was dominated at 65.5% of *P. oleracea*. While spontaneous species dominated the seedbank (*P. oleracea*, *C.album* and *Senecio vulgaris* L. at 65.5%, 9.3% and 5.9% respectively), they were seldom developed in the vegetation with cover less than 1% per species, except for *P. oleracea* (7.56%/m²) and *Trifolium arvense* L. (5.14%/m²), a cover similar to dominant seeded species (**Figure 3-2**).

Only nine out of 24 seeded species (considering all grasses as a single taxon) were detected in the seedbank with densities ranging from 6.7 to 254.4 seeds/m², from which eight were also present in the vegetation. Grasses (254.4 seeds/m², 9.08% cover), *Sedum acre* L. (160.7 seeds/m², 2.08% cover), *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (87.03 seeds/m², 0.36% cover), *Sedum album* L. (53.6 seeds/m², 3.9% cover) and *Echium vulgare* L. (20.08 seeds/m², 5.03% cover) were the seeded species developing the densest seedbank. Only *S. acre* has a higher seedbank density than the initial seeding mix (110 seeds/m²). Eight seeded species present in the vegetation were not detected in the seedbank, including *Anthyllis vulneraria* L., one of the vegetation dominant species. Seven seeded species were not observed in the vegetation, nor in the seedbank (**Figure 3-2**).

The lowest similarity (Sokal and Michener index) in species composition was measured between the initial seeding mix and the seedbank after 4 years of vegetation development. Similarity between initial seeding mix composition and standing vegetation decreased over time from 0.75 to 0.50 while similarity between the vegetation and the seedbank increased over time from 0.5 to 0.61 (**Figure 3-3**). The vegetation differed each year a little more from the initial seeding and became more similar to the seedbank sampled in 2021.

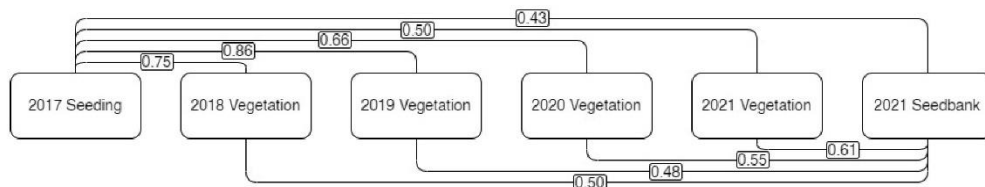


Figure 3-3 : Sokal and Michener index between 2017 seeding, 2018, 2019, 2020, and 2021 vegetation cover and 2021 seedbank

The first and second axes of the PCA (**Figure 3-4**) based on the presence/absence of species in the initial seeding mix, the plant community in 1m² plots in 2018, 2019, 2020 and 2021 and the seedbank in 1m² plots in 2021 explained 61.8% of the global species composition variation (Comp1= 54.1% - eigenvalue 1 = 2.7, Comp2=7.7% - eigenvalue 2 = 0.4). Axis 1 strongly differentiated the initial seeding mix from standing vegetation and seedbank. Axis 2 indicated a trend for plant community to become more similar to seedbank over years. The correlation circle indicated that the first axis was correlated with the presence of seeded species. The plant community of 2018, 2019, 2020 and 2021 and the seedbank were differentiated from the initial seeded community with the presence of spontaneous species and with the absence of seeded species that never germinated over time (*Hieracium pilosella* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Hypochaeris radicata* L., *Primula veris* L., *Thymus pulegioides* L. and *Tragopogon pratensis* L.).

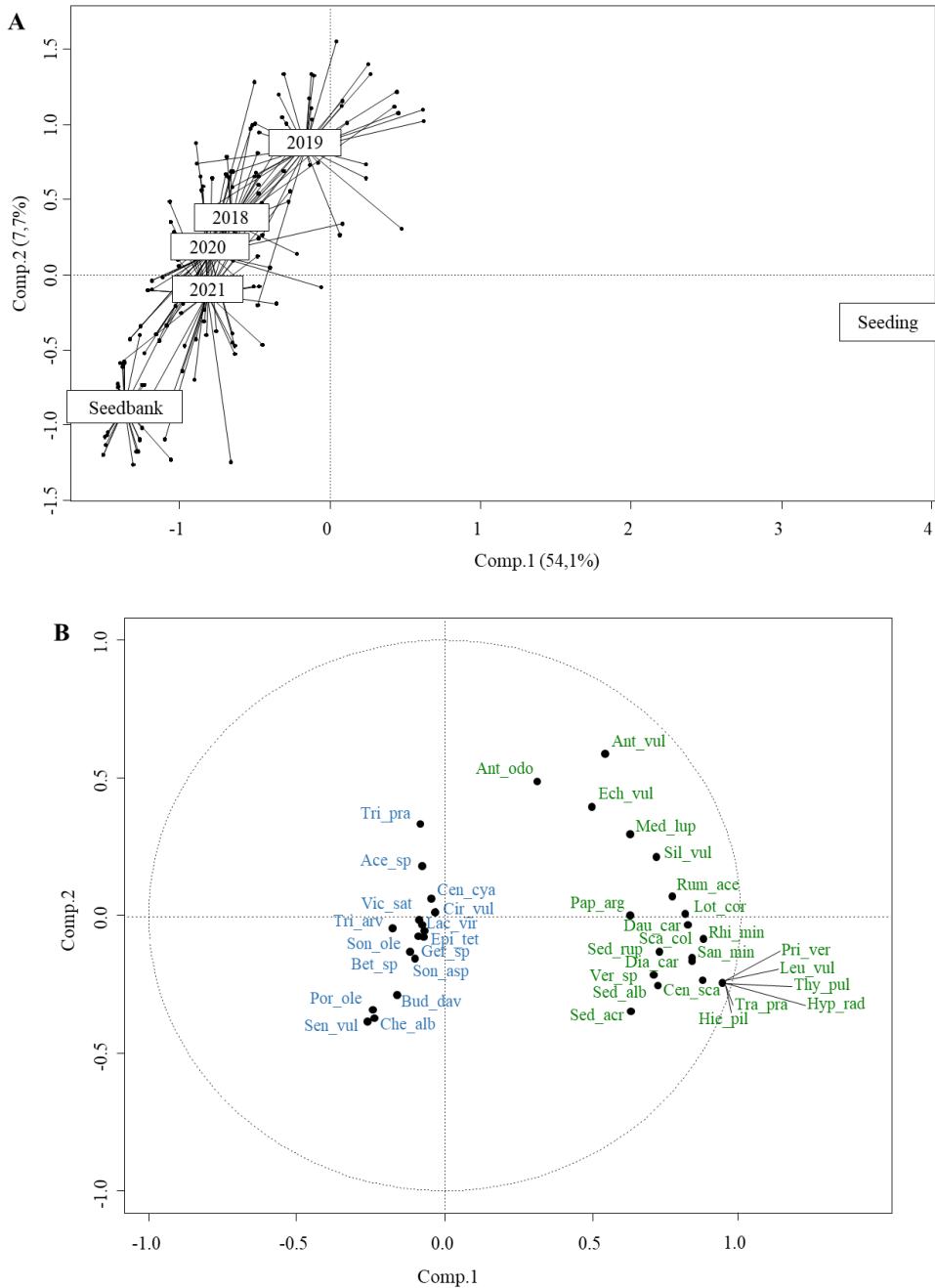


Figure 3-4 : Principal Component Analysis (PCA) based on presence/absence species composition for initial seeding, 2018, 2019, 2020, and 2021 vegetation cover and 2021 seedbank. A) Ordispiders pool by year. B) Correlation circle of species, blue species: spontaneous species, green species: seeded species.

4.3. Influence of plant communities on seedbank

Correlation between plant cover and seed density at 1m² plot scale was tested for species found in the seedbank and vegetation cover in at least half of plots. Pearson correlation tests indicated a significant correlation and a high correlation for grass species ($P < 0.001$ - cor=0.31) and *P. oleracea* ($P < 0.001$ - cor=0.57). The Pearson correlation test was high with an almost significant P value for *E. vulgare* ($P = 0.07$ - cor=0.32), *S. acre* ($P = 0.07$ - cor=0.75) and *C. album* ($P = 0.08$ - cor=0.34). The seedbank density and the vegetation cover of *S. vulgaris* were not significantly correlated ($P = 0.50$ - cor=-0.12).

The proportion of soil not colonized by seeded species (100% - %total seeded species cover in 2021) had no significant effect on the spontaneous species cover (linear regression, $P = 0.93$, $R^2 = -0.03$).

4.4. Influence of microenvironmental variation on plant communities and seedbank

When examining the effect of microenvironmental variation on plant community composition of standing vegetation in 2021 (taking into account plant species cover), the first and second axes of the PCoA (**Figure 3-5 A**) explained 25.2% of the global variation (Dim1=13.7% - eigenvalue = 1.9, Dim2=11.5% - eigenvalue = 1.6). Position of ordispider gravity centre on first axis discriminated plant communities in plots with shallow substrate depth (D1: 6cm) (negative coordinates) from plant communities on deeper substrate (D2: 12 cm) (positive coordinates). Position of ordispider gravity centre on second axis discriminated plant communities in plots with high sun exposure S3 (negative coordinates) from plant communities with medium to low sun exposure S1 and S2 (positive coordinates).

When examining the effect of microenvironmental variation on seedbank composition (taking into account species seed density), the first and second axes of the PCoA (**Figure 3-5 B**) explained 27.1% of the global variation (Dim1=14.4% - eigenvalue = 2.0, Dim2=12.7% - eigenvalue = 1.7). Position of ordispider gravity centre on first axis discriminated seedbank composition in plots with high sun exposure S3 (positive coordinates), characterized by the presence of *P. oleracea*, *Buddleja davidii* Franch., and *Betula* sp, from seedbank composition in plots with medium to low sun exposure S1 and S2 (negative coordinates), characterized by the presence of *C. album*, *Geranium* sp. and *Poaceae* sp.. Position of ordispider gravity centre on second axis discriminated seedbank composition in plots with shallow substrate depth (D1: 6cm) (negative coordinates) from seedbank composition on deep substrate depth (D2: 12 cm) (positive coordinates).

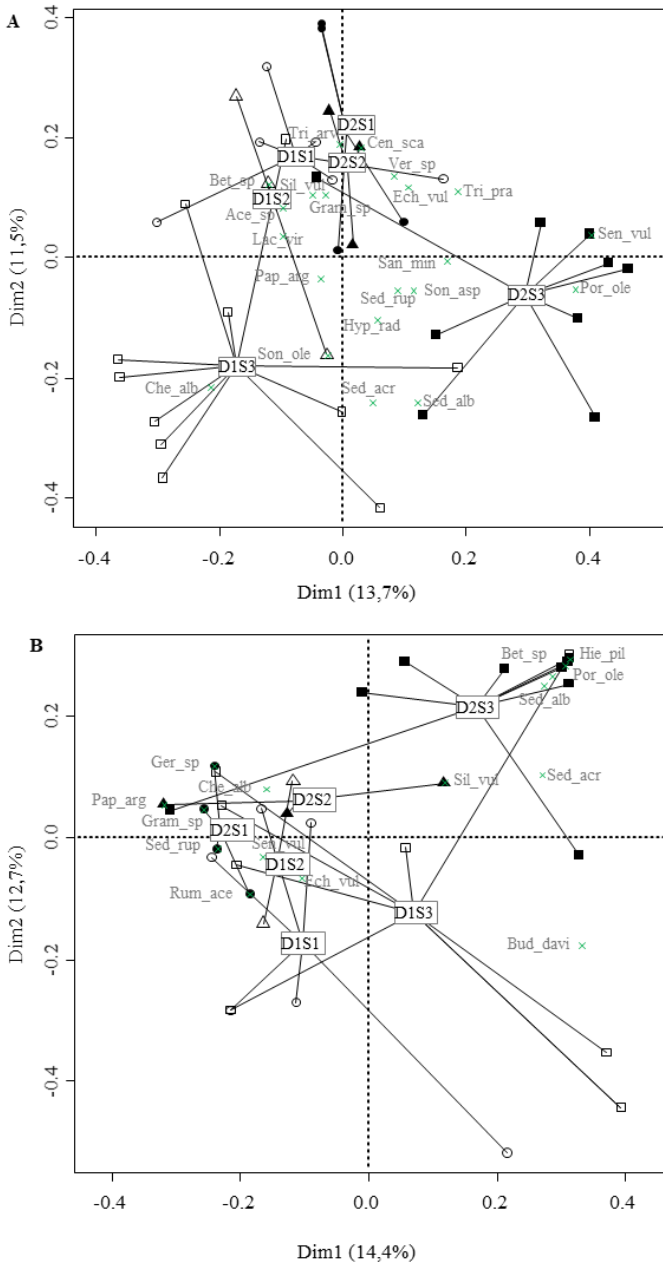


Figure 3-5 : Principal Coordinate Analysis (PCoA) based on A) plant composition of standing vegetation in 2021 and on B) seedbank composition. Ordispiders are pooled according to microenvironmental conditions. Symbols represent sun exposure modalities (circle = S1: low sun exposure, triangle = S2: medium sun exposure, and square = S3: high sun exposure) and substrate depth modalities (white = D1: shallow depth 6 cm, black = D2: deep depth 11 cm). Species are indicated with green crosses.

5. Discussion

Increasing attention has been paid to plant community dynamics on extensive green roof in ecological literature (Bradbury 2021; Rivière et al. 2022; Roulston, Heim, and Lundholm 2020). Change in plant community over time is key to EGR design and their acceptability (Thuring and Dunnett 2019; Vanstockem, Somers, and Hermly 2019). It is also a major determinant of EGR capacity to sustain native biodiversity through development of analogue habitat (J. T. Lundholm 2006; Rivière et al. 2022). In this study, we examined the development of seedbank in relation to the installation of an analogous dry grassland on an experimental EGR. In contrast to our recent knowledge increase on aboveground vegetation patterns and processes on green roofs (Brown and Lundholm 2015; Madre et al. 2014), seedbank development and its role for green roof vegetation has been seldom explored directly (Vanstockem et al. 2018). The study of seedbank is important to understand its contribution to the resilience of vegetation to harsh EGR conditions. Specifically, a lack of well-developed permanent seedbank of target seeded species can be a threat for long term maintenance of analogous dry grassland vegetation of EGR facing colonization by spontaneous ruderal species.

Our study of the standing plant community evolution on an experimental EGR indicates that green roofs work as an analogous habitat supporting seeded species from native dry grasslands (Rivière et al. 2022). However, the evolution over time of plant community on the EGR diverges from the initial seeding by the absence of a set of seeded grassland species and the increase in spontaneous species cover over time. The species richness of spontaneous species tends to increase to the same level as species richness of seeded species (12 vs. 16) in four years. Development of a high richness of spontaneous species on experimental green roofs over a short time period has been repeatedly reported. For example, Dunnett et al. (2008) in Sheffield, UK, identified 35 colonizing species for 15 planted species, Olly et al. (2011) on experimental plots in Birmingham, UK, identified 29 spontaneous species for 17 seeded species and Bates et al. (2013) identified 31 and 37 colonizing species on two brown roofs in the same city. All the spontaneous species observed on the studied EGR are anemochorous except *C. album*, *Geranium* sp., *P. oleracea* and *Vicia sativa* L. (Kleyer et al. 2008). Those latter species may have been imported to the roof by birds or by people visiting the roof. This suggests that most spontaneous species reach our EGR by wind, a pattern reported by Madre et al. (2014). We cannot exclude that some species might have been introduced via seed-contaminated substrate, however we think that this is negligible as there was very low spontaneous species development on the first year of the experience.

Using a ‘space for time’ approach, Vanstockem et al. (2018) demonstrated the presence of seedbanks on established extensive green roofs aged of 19 years. In the current study, for the first time, we experimentally demonstrate the accumulation of a seedbank on an experimental green roof over a short period of time (four years) from its settlement from bare substrate. A total of 18 species were found in the seedbank. Mean seedbank SLI indicated a transient global seedbank, but seed accumulation in

the deepest substrate layers suggested ongoing constitution of a permanent seedbank, mainly due to spontaneous species with permanent seedbanks, such as *C. album* and *P. oleracea*.

Despite a set of common species between the seedbank and the vegetation, and a trend for plant community to become more similar to the seedbank through time, in depth comparison reveal divergence between both, with spontaneous ruderal species dominating the seedbank (mainly *P. oleracea*) when considering seedbank density, and seeded grassland species dominating the vegetation when considering the species cover. High dissimilarity between the composition of species of the seedbank and the vegetation has been measured in established EGR and the majority of species in EGR seedbanks are spontaneous colonizers (Vanstockem et al. 2018).

Only a small proportion (9 out of 24) of seeded grassland species are detected in the seedbank with mostly lower seed densities as compared to the original seeding, indicating that a seed reserve has not accumulated over time. Limited development of grassland seedbank is due to the non-development of some seeded species (8 species) and to the absence of seedbank for a set of species (8) present in the vegetation.

Comparison with the seedbank of (semi-)natural systems with comparable environmental characteristics (habitat template sensu Lundholm (2006)), such as calcareous grasslands on shallow soils, can provide useful insights on EGR seedbanks. Many authors showed that species dominating calcareous grassland vegetation were mostly absent from the seedbank, and when present were not abundant (Bisteau and Mahy 2005; Bossuyt, Butaye, and Honnay 2006; Davies and Waite 1998). Almost all calcareous grassland species produce short-lived (transient) seeds that stay viable in the soil for a limited time period. Grassland species invest more resources in individual survival than in seeds production (Eriksson and Eriksson 1997).

Spontaneous species observed on the experimental EGR are mainly ruderal and for the majority (60%) have accumulated a seedbank despite low cover in the above ground vegetation, to the exception of *P. oleracea*, which was one of the dominant species of the vegetation. Vanstockem et al. (2018) also reported a dominance of ruderal species in seedbank of established EGR. Ruderal species allocate more resources to producing a large number of seeds rather than developing their cover (Grime 1988; Šerá and Šerý 2004). Ruderal spontaneous species are also present in seedbank composition of natural dry grassland but have a limited development in the vegetation (Bisteau and Mahy 2005). In contrast to Vanstockem et al. (2018) who observed limited presence in the seedbank species pool in comparison to the vegetation, the two most abundant phanerophyte species in the seedbank of our EGR (*Buddleja davidii* Franch., *Betula* sp) were almost absent from the vegetation, indicating that seed rain may be an agent responsible for seed accumulation in the seedbank (Davies and Waite 1998). The presence of *B. davidii* in the seed bank may pose a potential problem for future vegetation development on the roof as it has a very high invasive potential in disturbed, open and dry environments (Monty et al. 2019; Tallent-Halsell and Watt 2009), even though it is currently absent from the established vegetation in permanent plots.

We demonstrate that after 4 years of development, both standing vegetation and seedbank species composition were influenced by the variation of environmental factors: substrate depth and sun exposure. The substrate depth is known to be an important factor structuring green roof vegetation both for seeded/planted species and for colonizing species (Durhman, Rowe, and Rugh 2007; Köhler and Poll 2010; Madre et al. 2014). In more stressful environment on our EGR (low substrate depth, high sun exposure) vegetation cover was limited with large proportion of bare substrate (Rivière et al. 2022). Vegetation gaps are an important component of seeded EGR, during the vegetation development phase and along the life-cycle of EGR when extreme environmental conditions and abiotic conditions can locally affect vegetation (Vanstockem, Somers, and Hermy 2019). Colonizing plants can develop on green roofs because there is available space due to changes in the planted populations, with a decrease in some of the planted species (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008). Gaps in vegetation can impact seedbank characteristics and the development of vegetation by providing an opportunity for colonization by spontaneous and ruderal species (Vanstockem et al. 2018). However, in our study, we do not find a relationship between space left vacant by grassland vegetation and spontaneous species development. This can result from extreme environmental conditions affecting in the same way the two categories of species and preventing ruderal spontaneous species to germinate and colonize bare substrate. This lack of gap colonization potential may be reinforced by the fact that seedbank density was correlated to dominant species cover in the vegetation, indicating, that seedbank accumulates in the vicinity of mature individuals growing in the most favorable environment of the green roof. Also, the role of the seedbank in gap regeneration depends on the severity of disturbance which should relocated buried seed to the surface. In undisturbed vegetation, seedlings very rarely originate from the seedbank (Kalamees and Zobel 2002; Milberg and Persson 1994).

In conclusion, in contrast to Vandvik et al. (2016) and Vanstockem et al (2019) suggestion that seedbanks on EGR could serve as a diversity insurance during periods of extreme conditions (e.g. extreme drought or frost) and can therefore potentially offer a basis for restoration of vegetation gaps, we experimentally measured that the maintenance of a diversified analogous grassland on an extensive green roof cannot rely mainly on an accumulated seedbank. Grassland seeded species did not contribute significantly to the seedbank. Seeded community is therefore unstable and vulnerable to sudden and profound changes under extreme hydric stress conditions. In this case, standing vegetation will be dominated by spontaneous species and the habitat developed will no longer be analogous to dry grassland. Maintenance of target grassland vegetation, in response to disturbance by extreme events, will depend mainly on the perennial habit of grassland species and their high tolerance to stress. Punctual seeding intervention may be needed in case of extreme climatic events affecting grassland species survival.

Chapitre 4

Stress tolerant species are keys to plant communities success on extensive green roof: an experimental test of CSR strategy dynamic



The content of this chapter has been adapted from the paper accepted in Urban ecosystems

Lucie Rivière, Sophie Meeûs and Grégory Mahy

1. Abstract

Selecting appropriate native plant species to ensure the resilience of plant communities and ecosystem services on extensive green roofs is a challenge. Plant functional strategy models provide a useful framework for identifying plant characteristics that promote plant success on green roofs, and for generalizing results obtained with a limited number of species to a global flora.

We analysed the dynamics of floristic composition and CSR strategies of seeded plant communities on experimental extensive green roofs under different stress conditions (substrate depths and fertilization treatments) at early establishment (4 years).

Floristic composition evolved strongly over four years, with a significant reduction in species richness and equitability due to the increasing dominance of the stress-tolerant *Sedum album*. CSR strategies shifted from initial communities co-dominated by C and R strategies to communities largely dominated by S strategy four years later. Changes in plant communities strategy were modulated by substrate depth, with a higher increase in S strategy under more stressful conditions. At the installation of vegetation, the dominant factor discriminating CSR composition was fertilization supply. Substrate depth emerged as the primary factor determining CSR strategy after four years of plant community establishment.

Our study supports the pattern that stress-tolerant species tend to rapidly dominate plant communities on extensive green roofs and suggests that native species selection for implementing analogous habitat on extensive green roofs, in a temperate climate, should primarily focus on natural habitats composed of stress-tolerant species. A mix of different functional strategies can be favourable to vegetation success on green roofs with environmental heterogeneity.

Keywords: plant selection, substrate depth, fertilization, analogous habitat

2. Introduction

Green roofs provide a diversity of ecosystem services in urban environments, including support for urban biodiversity, water and climate regulation, aesthetics and well-being, ... (Czemieli Berndtsson 2010; Gonsalves et al. 2022; Madre et al. 2014; Nguyen Dang et al. 2022). Plant communities (in terms of composition and diversity) play a key role in the provision of ecosystem services on green roofs (Farrell et al. 2022). Hence, plant community resistance and resilience to environmental conditions and disturbances are crucial factors influencing the efficiency of green roofs in delivering ecosystem services (Shahmohammad et al. 2022). Extensive green roofs, which are characterized by shallow substrate depth and low weight load, are a popular choice due to their lower constraints on building structures compared to intensive green roofs (Getter and Rowe 2006). However, plant communities on extensive green

roofs face limitations concerning their ability to withstand drought conditions depending on substrate depth, extreme temperature fluctuations (Oberndorfer et al. 2007) and nutrient content (FLL 2008). Studies on the dynamics of green roof plant communities have shown that species composition shifts over time, with some desired species becoming extirpated from the system (Brown and Lundholm 2015; Rivière et al. 2022). To ensure the long-term persistence of vegetation on green roofs and the provision of multiple ecosystem services, green roof ecologists advocate increasingly for extending the diversity of plant selection beyond the traditional succulent *Sedum* species, typical of extensive green roofs (Brown and Lundholm 2015; Madre et al. 2014; Nagase and Dunnett 2010).

The success of plant species and the evolution of plant communities depend on the micro-environmental conditions of green roofs (Brown and Lundholm 2015; MacIvor and Lundholm 2011; Rivière et al. 2022). Plant species selection for green roofs should consider specific conditions present on the roof, including factors such as substrate depth, sun exposure, building insulation, nutrient content, etc. (Brown and Lundholm 2015; Rivière et al. 2022). The analogous habitats hypothesis proposes that species adapted to similar conditions on the ground can also be successful on green roofs (J. T. Lundholm 2006). While this approach has successfully identified local sets of species that can tolerate the conditions of extensive green roofs (K. Ksiazek-Mikenas et al. 2021; Rivière et al. 2022), it rarely allows generalizations to other situations. In temperate climate, extensive green roofs are generally considered analogous to rocky and dry grasslands habitats (Rivière et al. 2022), but the dynamics of plant communities may also make extensive green roofs prone to the development of ruderal species typical of fallow habitats (Lundholm, Weddle, and MacIvor 2014; Thuring and Dunnett 2019).

Natural habitats provide an immense reservoir of plant species that can be used on extensive green roofs. Individually testing each candidate species is impossible. Using plant functional strategy to understand plant characteristics promoting success on green roofs allows us to generalize results from studies with a limited number of species to a global flora. The theory of functional ecology allows for studying the variations of functional traits in response to variation and changes in environmental conditions, as well as understanding the temporal dynamics of plant communities (Grime 1988; Garnier, Navas, and Grigulis 2016; Violle et al. 2007). To better understand the success and dynamics of plant communities on green roofs, the functional response of these plant communities to environmental stressors can be studied with the CSR strategies model (Lundholm, Weddle, and MacIvor 2014; Thuring and Dunnett 2019). The CSR strategies integrate plant anatomical, morphological, and physiological characteristics (functional traits) into general syndromes (C-S-R) that represent different evolutionary responses to biotic and abiotic constraints. According to the CSR model, plant species are classified into different strategies based on their survival and reproduction in response to environmental stress and disturbance intensity. Competitors (C) exploit conditions of low stress and low disturbance; stress-tolerants (S) exploit high stress, low disturbance habitats; and ruderals (R) exploit low stress, high-disturbance situations (Grime

1974). There are also intermediate strategies among these three main strategies (Grime 1977) which, together with stress tolerant, commonly occur in plant communities found on older green roofs (Thuring and Dunnett 2019). These strategies can be seen as responses to gradients of environmental stress and disturbances, which are characteristics of an extensive green roof environment (Nagase and Dunnett 2010).

CSR strategies also provide a framework for understanding the temporal dynamics of plant communities. Extensive green roof vegetation can be considered as a form of primary succession, as the bare substrate develops into a plant community through seeding or spontaneous colonization (Brown and Lundholm 2015). Based on a literature review, Grime (2001) suggested that, in general, life strategies of dominant species shift during the course of primary succession from stress-tolerating pioneers to more competitive strategists. This hypothesis has been disputed on various time scales by those who have observed different patterns of primary succession at glacier retreat fronts (Caccianiga et al. 2006), on land along uplifted coasts (Ecke and Rydin 1999), and on mineral substrates of abandoned quarries (Pitz et al. 2018). Thuring and Dunnett (2019) suggested that long-term floristic diversity on extensive green roofs may be facilitated by ensuring a diversity of traits and species at the time of installation. However, little is known about the dynamics of CSR strategies on extensive green roofs, even during the installation and early establishment period, which is crucial for determining the trajectory of vegetation development. The stressful environmental conditions of extensive green roofs may favour stress-tolerant species, depending on the local environmental conditions. In less stressful conditions, such as higher nutrient availability or deeper substrate depth with less drought conditions, ruderal or competitive strategies may dominate the plant community. In this context, the habitat analogous hypothesis can be extended to other (semi-) natural habitats than dry grassland that share similar environmental conditions such as meadows or urban fallow. Generalist species may also be suitable for extensive green roofs (Thuring and Dunnett 2019).

The objective of this study is to analyse, through an experimental approach, the early dynamics of floristic composition and CSR composition of plant communities under different stress situations (substrate depth and initial fertilization) on extensive green roofs, both at the time of installation and after a 4-year period.

3. Materiel and Methods

3.1. Study site and experimental design

The experiment was conducted at Gembloux Agro-Bio-Tech, Belgium (50°33'48" N 4°41'52" E). The climate in the region is a temperate oceanic climate (Cfb - Köppen climate classification) (Service fédéral belge 2022).

The experiment consisted of 32 mini extensive green roof trays with dimensions of 100 cm X 80 cm X 20 cm (hereafter designated as GR). Each GR was composed of a drainage layer (Floraset® FS 50, Zinco©), a filter layer (Filter system SF, Zinco©) and a substrate typically used on European green roofs provided by a green roof manufacturer (lightweight substrate for extensive green roofs 6.6%clay - 20.7%silt -

72.7% sand, Zinco©). Two substrate depth modalities (10 or 15 cm), providing two levels of hydric stress, were crossed with two fertilization modalities (fertilized or not fertilized). Fertilization consisted of a one-time application of 20g of fertilizer for green roofs (Pflanzenfit 4M NPK 23-5-10, Zinco©) at the time of seeding. GR were placed on the ground on an urban mineral zone with a random assignment of substrate X fertilization modalities, without any shade.

According to their habitat, seven native herbaceous species were selected per CSR strategy (**Figure 4-1**). Competitive strategy species (C) were selected from a pool of characteristic meadow species. Ruderal strategy species (R) were selected from a pool of characteristic urban fallow species. Stress-tolerant strategy species (S) were selected from a pool of characteristic dry grassland species. Intermediate strategy species (CSR) were selected from a pool of local native generalist species. The database from Hunt et al. (2004) was used to determine the strategy of each species. For each GR, all seeds of the 28 species were mixed together before being sown by hand. One hundred seeds per square metre per species were seeded in April 2019, followed by a two litres watering per tray.

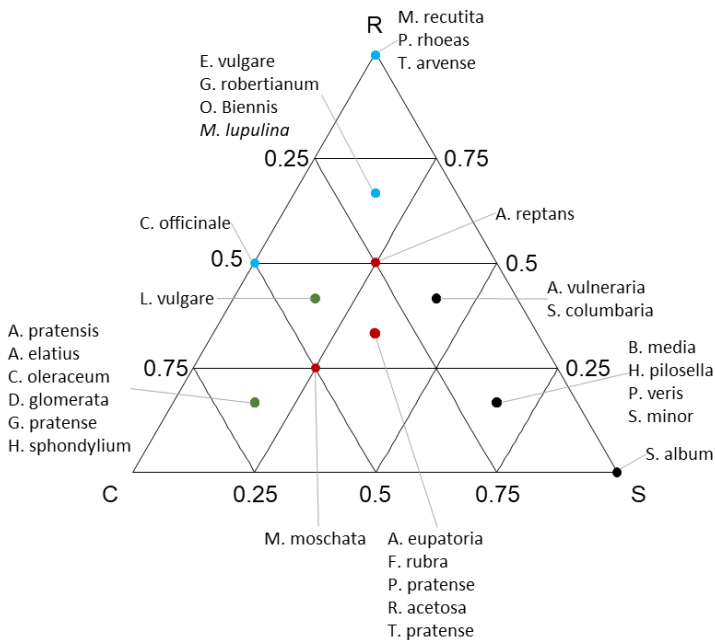


Figure 4-1 : Position of seeded and spontaneous species in the Grime's CSR triangle. Dot colour indicates the strategy of the species retained for species selection: green – C, black - S, Blue - R, red - CSR. The spontaneous species is shown in italics

3.2. Data collection and analysis

For each species, vegetative cover was visually estimated based on a continuous scale in each GR in June 2019 (year1) and in May 2022 (year4). For both years, C-S-

R plant community scores – CSR signatures sensu Hunt et al. (2004) (sum of individual species C-S-R scores weighted by the relative mean cover of species) were calculated for the plant community of each GR using the spreadsheet-based tools from Hunt et al. (2004).

In a first step, floristic composition and CSR strategy were analysed over the entire data set considering together time since GR installation (year1 – year4) and environmental factors (substrate depth and fertilization). The mean relative cover of each species per GR was calculated for year1 and year4 to identify the dominant species and their succession between years.

To study the influence of time since installation (year1 – year4), substrate depth and fertilizer supply on species richness of each GR, we performed a linear mixed model analysis with repeated measures. We used the lmer function (lme4 (Bates et al. 2020)) and the Anova function (car (Fox et al. 2020)). To evaluate the diversity of plant communities of each GR, equitability (evenness) was estimated with the Pielou index (“diversity” and “specnumber”, vegan) (Pielou 1966). To study the influence of time since installation (year1 – year4), substrate depth and fertilizer supply on the Pielou index, we performed a linear mixed model analysis with repeated measures. We used the lmer function (lme4) and the Anova function (car). All residuals were visually examined for heteroscedasticity, and logarithmic transformations were applied as needed to fulfil the model assumptions.

To order the variation of taxonomic species composition according to sampling period (year1 – year 4), substrate depth and fertilizer supply, we performed a global Principal Coordinate Analysis (PCoA) (“cmdscale”, stats) on species abundance (cover) for all mini GR. To identify the species correlated with the axes of this PCoA in a correlation circle, we calculated a Pearson correlation for each species (“cor”, stats).

To study the influence of substrate depth and fertilizer supply on the evolution of CSR strategy between year1 and year4, a two-ways ANOVA (“aov”, stats) was performed on C-S-R scores of GR plant communities. No transformation was necessary to meet the assumptions of statistical analyses.

In a second step, to identify the specific effect of environmental factors independently of time effect, floristic composition and CSR strategy were analysed in relation to environmental factors (substrate depth and fertilization) separately for year1 and year4.

To study the influence of substrate depth and fertilizer supply on taxonomic species composition for each year (year1 and year4), we performed a global Principal Coordinate Analysis (PCoA) (“cmdscale”, stats) on all GR for each year independently. To identify the species correlated with the axes of this PCoA in a correlation circle, we calculated a Pearson correlation for each species (“cor”, stats).

To study the influence of substrate depth and fertilizer supply on the C-S-R scores of plant communities, we performed a Kruskal-Wallis test (“kruskal.test”, car (R Core Team 2022)) for each year independently.

All data analyses were performed in R.4.0.2 (R Core Team 2022).

4. Results

Over the entire experiment, 20 out of 28 seeded species grew in year1 compared to 15 in year4 (**Table 4-1**). The mean plant cover per GR evolved from $62\pm 21\%$ in year1 to $92\pm 23\%$ in year4. The number of species per strategy was rather similar in year1 (C: 5, S: 4, R: 5, CSR: 3). At the end of experiment, the variation in species richness per strategy was limited, but more marked for C and CSR strategies (C: -2, S: +1, R: -1, CSR: -2) (**Table 4-1**).

Table 4-1 : Mean percentage of relative cover per species (+/- sd) per GR in year1 and year4, species code and species CSR strategy. Bold species are dominant species. Number of species per strategy are indicated for both years

Species	Code	CSR strategy	Year1	Year4
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Alo_pra	C	10±4	7±6
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Ant_vul	S	<1	2±6
<i>Echium vulgare</i> L.	Ech_vul	R	3±3	<1
<i>Geranium pratense</i> L.	Ger_pra	C	<1	2±3
<i>Geranium robertianum</i> L.	Ger_rob	R	4±3	<1
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Hie_pil	S	6±4	<1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.	Leu_vul	C	9±4	1±4
<i>Malva moschata</i> L.	Mal_mos	CSR	1±3	<1
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	San_min	S	3±2	2±4
<i>Sedum album</i> L.	Sed_alb	S	<1	44±16
<i>Trifolium pratense</i> L.	Tri_pra	CSR	23±9	15±21
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Cir_ole	C	<1	0
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Dac_glo	C	16±7	0
<i>Festuca rubra</i> L.	Fes_rub	CSR	5±4	0
<i>Matricaria recutita</i> L.	Mat_rec	R	7±5	0
<i>Papaver rhoeas</i> L.	Pap_rho	R	5±3	0
<i>Phleum pratense</i> L.	Phl_pra	CSR	6±3	0
<i>Rumex acetosa</i> L.	Rum_ace	CSR	<1	0
<i>Thlaspi arvense</i> L.	Thl_arv	R	<1	0
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Agr_eup	CSR	0	<1
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	Cyn_off	R	0	<1
<i>Medicago lupulina</i> L.	Med_lup	R	0	25±17
<i>Scabiosa columbaria</i> L.	Sca_col	S	0	<1
<i>Ajuga reptans</i> L.	Aju_rep	CSR	0	0
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.	Arr_ela	C	0	0
<i>Briza media</i> L.	Bri_med	S	0	0
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	Her_sph	C	0	0
<i>Oenothera biennis</i> L.	Oen_bie	R	0	0
<i>Primula veris</i> L.	Pri_ver	S	0	0
			Nb species	
CSR Strategy			Year1	Year4
C			5	3
S			4	5
R			5	4
CSR			5	3

The result of the repeated ANOVA (year, substrate depth and fertiliser supply) on the species richness showed no significant interactions between substrate depth and fertilizer supply (**Annexe 1**). The mean species richness per GR decreased significantly from 12.53 ± 1.52 in year1 to 9.09 ± 3.06 in year2 ($P < 0.001$). Substrate depth ($P = 0.53$) and fertilizer supply ($P = 0.40$) did not significantly influence mean species richness per GR. The result of the repeated ANOVA (year, substrate depth and fertiliser supply) on the Pielou equitability index showed no significant interactions between substrate depth and fertilizer supply (**Annexe 2**). The mean evenness (Pielou equitability index) per GR decreased significantly from 0.88 ± 0.04 in year1 to 0.72 ± 0.14 in year2 ($P < 0.001$). Substrate depth ($P = 0.44$) and fertilizer supply ($P = 0.66$) did not significantly influence the mean Pielou equitability index per GR.

The first and second axes of PCoA (**Figure 4-2**) based on the species composition of GR for year1 and year4 explained 46.84% of global floristic variation (PCoA1 = 39.62%, PCoA2 = 7,22%). The PCoA clearly discriminated GR vegetation from year1 and year4 and indicated more homogeneous vegetation across GR in year1 than in year4. Time since seeding discriminated more GR plant communities than substrate depth or fertilizer supply. However, in year4, substrate depth tended to differentiate plant communities along axis 2.

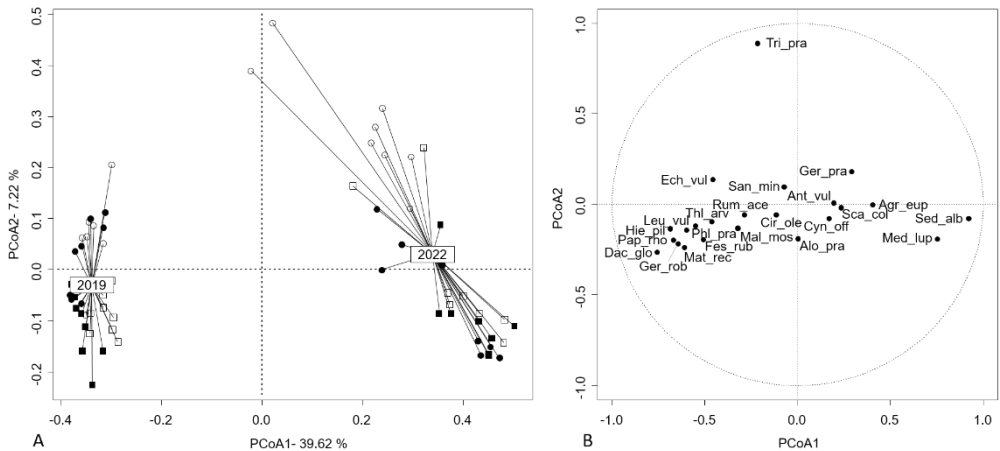


Figure 4-2 : PCoA based on species composition of GR A) Ordispiders are pooled by year. Symbols represent substrate depth (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species. See **Table 4-1** for species name

The plant community was dominated in year1 by *Trifolium pratense* L., a seeded CSR strategy species (mean relative cover = $23 \pm 9\%$) and in year4 by *Sedum album* L., a seeded S strategy species (mean relative cover = $44 \pm 16\%$) and the spontaneous colonizing species *Medicago lupulina* L., a R strategy species (mean relative cover = $25 \pm 17\%$) (**Table 4-1**). The only non-seeded species observed was *M. lupulina*.

Plant community strategy shifted through time, with initial communities co-dominated by C strategy (mean C-score year1: 0.36 ± 0.04) and R strategy (mean R-score year1: 0.38 ± 0.05), with a lower contribution of S strategy (mean S-score year1: 0.25 ± 0.03), to communities largely dominated by S strategy four years later (mean S-score year4: 0.59 ± 0.12). This was due to a strong increase in S strategy ($+136.4 \pm 63.9\%$), a strong decrease in C strategy (year4: 0.15 ± 0.06 , $-54.4 \pm 17.8\%$) and a decrease in R strategy (year4: 0.26 ± 0.08 , $-30.4 \pm 25.4\%$) (**Table 4-2**).

Changes in plant communities strategy were modulated by substrate depth. Increase in S strategy was significantly higher in more stressing 10 cm depth substrate ($+165.1 \pm 66.7\%$) than in less stressing 15 cm depth substrate ($+107.8 \pm 50.2\%$) ($P=0.005$). Decrease in C strategy was significantly lower in lower stressing 15 cm substrate ($-46.1 \pm 18.4\%$) than in higher stressing 10 cm substrate ($-68.7 \pm 8.2\%$) ($P<0.001$). Level of fertilization also significantly influenced the evolution of S and C strategies in plant communities. Increase in S strategy was significantly higher in fertilized GR ($+162.2 \pm 68.4\%$) than in non-fertilized GR ($+110.7 \pm 50.93\%$) ($P=0.011$). Decrease in C strategy was significantly lower in fertilized GR ($-62.7 \pm 15.1\%$) than in non-fertilized GR ($-52.1 \pm 19.8\%$) ($P=0.03$) (**Table 4-2**).

Table 4-2 : Percentage of the evolution of CSR strategy between year1 and year4 and results of two-ways ANOVA testing the influence of substrate depth (10 and 15 cm) and fertilizer supply (0 : without ; 1 : with) on the evolution of CSR strategies (%) between year1 and year4. Positive values indicated an increase and negative values a decrease. P-values of ANOVA analysis are indicated, bold values indicated significant influence

Strategy	Evolution between year1 and year4	Interaction	Substrate depth			Fertilizer supply		
		P	10	15	P	0	1	P
C	-54.4 ± 17.8	0.23	-68.7 ± 8.2	-46.1 ± 18.4	<0.001	-52.1 ± 19.8	-62.7 ± 15.1	0.030
S	136.4 ± 63.9	0.47	165.1 ± 66.7	107.8 ± 50.2	0.005	110.7 ± 50.93	162.2 ± 68.4	0.011
R	-30.4 ± 25.4	0.44	-38.5 ± 23.4	-22.3 ± 26.2	0.073	-24.4 ± 25.1	-36.4 ± 25.8	0.182

To remove the time effect and analyse in detail the influence of each factor at the time of installation and after 4 years, we ran a PCOA on species composition and analysed the effect of substrate depth and fertilisation on CSR strategies for each year independently.

In year1, the first and second axes of PCoA (**Figure 4-3**) based on the species composition of GR plant communities explained 30.85% of global floristic variation (PCoA1 = 19.81%, PCoA2 = 11.04%). The PCoA showed that substrate depth and fertilizer supply influenced the plant community composition. Axis 1 differentiated plant communities according to fertilization with non-fertilized GR on negative coordinates and fertilized GR on positive coordinates. Axis 2 differentiated plant communities according to substrate depth with 15 cm depth substrate on negative coordinates and 10 cm depth substrate on positive coordinates. *Leucanthemum vulgare* Lamk. and *Papaver rhoeas* L. were correlated to the first axis with fertilization supply.

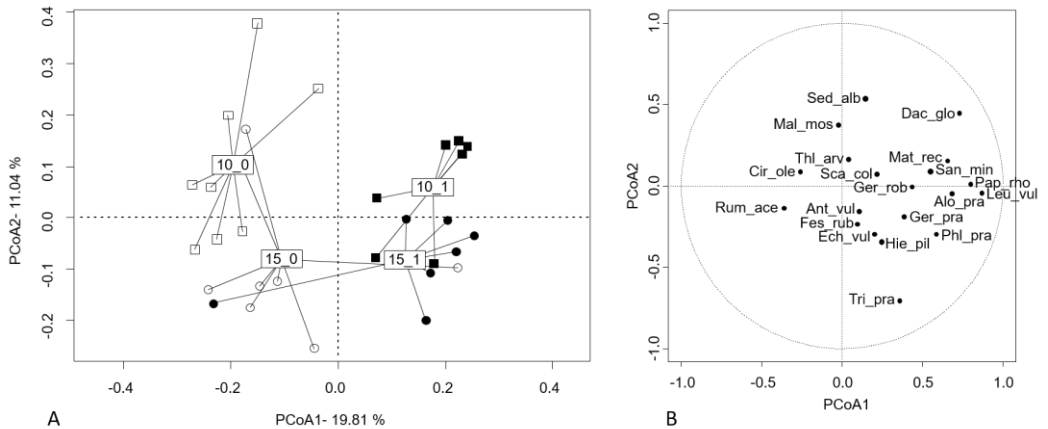


Figure 4-3 : PCoA based on year1 species composition of GR A) Ordspiders are pooled by environmental conditions. Symbols represent substrate depth (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species.

See **Table 4-1** for species name

In year4, the first and second axes of PCoA (**Figure 4-4**) based on species composition of GR plant communities explained 41.01% of global floristic variation (PCoA1 = 26.06%, PCoA2 = 14.97%). The PCoA showed a differentiation of GR plant communities with 15 cm substrate depth and no fertilization from the other modalities along the first axis. Correlation circle of species indicated that the three species *Trifolium pratense* L. (CSR), *Sedum album* L. (S) and *Medicago lupulina* L. (R) were most correlated to axes. T. pratense was correlated to GR with high substrate depth and no fertilization while *S. album* and *M. lupulina* were correlated to other GR modalities.

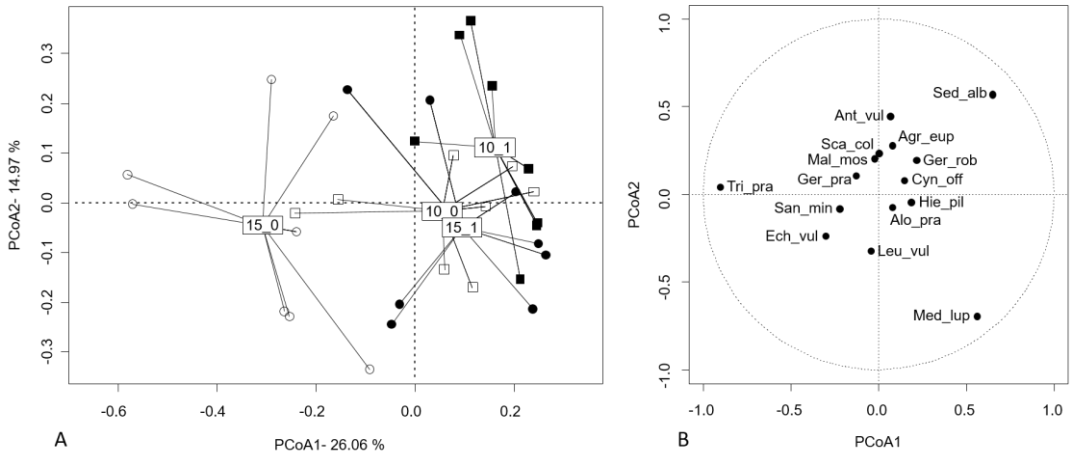


Figure 4-4 : PCoA based on year4 species composition of GR A) Ordispiders are pooled by environmental conditions. Symbols represented substrate depth modalities (square = 10 cm; circle = 15 cm) and fertilizer supply (white = without; black = with). B) Correlation circle of species. See **Table 4-1** for species name

In year1, fertilizer supply was the only environmental factor affecting the CSR strategy of GR plant communities, with a significant influence on S and R scores. Mean plant community S-score was significantly higher in non-fertilized GR (0.27 ± 0.03) than in fertilized GR (0.24 ± 0.03) ($P=0.015$), although the relative difference was limited (8%). Mean plant community R-score was significantly higher (12%) in fertilized GR (0.41 ± 0.05) than in non-fertilized GR (0.36 ± 0.04) ($P=0.002$). Substrate depth did not influence CSR strategies of GR plant communities at the time of plant communities installation (year1) (**Table 4-3**).

In contrast, in year4, substrate depth significantly influenced means scores of C, S, and R strategies for GR plant communities. Mean S score was significantly higher (21%) for plant communities on 10 cm substrate depth (0.66 ± 0.08) than on 15 cm substrate depth (0.52 ± 0.10) ($P < 0.001$). The opposite pattern was observed for C and R strategies. Mean C score was significantly lower (42%) for plant communities on 10 cm depth substrate (0.11 ± 0.03) than on 15 cm depth substrate (0.19 ± 0.06) ($P < 0.001$). Mean R score was also significantly lower (21%) for plant communities on 10 cm depth substrate (0.23 ± 0.07) than on 15 cm depth substrate (0.29 ± 0.08) ($P=0.03$) (**Table 4-3**).

Table 4-3 : Results of Kruskal-Wallis tests testing the influence of substrate depth (10 and 15 cm) and fertilizer supply (0 : without ; 1 : with) on CSR strategies scores of year1 and year4 plant community. P-values of Kruskal-Wallis tests are indicated, bold values indicated significant influence

Year1	Substrate depth			Fertilizer supply		
	10	15	P	0	1	P
C	0.36 ±0.04	0.36 ±0.04	0.57	0.38 ±0.04	0.35 ±0.03	0.08
S	0.26 ±0.04	0.25 ±0.03	0.46	0.27 ±0.03	0.24 ±0.03	0.015
R	0.38 ±0.05	0.39 ±0.05	0.98	0.36 ±0.04	0.41 ±0.05	0.004
Year4	10	15	P	0	1	P
C	0.11 ±0.03	0.19 ±0.06	<0.001	0.18 ±0.07	0.13 ±0.04	0.03
S	0.66 ±0.08	0.52 ±0.10	<0.001	0.56 ±0.11	0.62 ±0.12	0.33
R	0.23 ±0.07	0.29 ±0.08	0.03	0.26 ±0.07	0.25 ±0.09	0.88

5. Discussion

In this experimentally controlled study, we demonstrated that plant communities on extensive green roofs are subject to strong selection during their first steps of establishment both in terms of floristic and functional composition.

Over four years, the floristic composition of experimental green roof trays evolved drastically with a decrease in species richness and equitability and a change in species dominance. At the end of the experiment, GR were largely dominated by the succulent, native, *Sedum album* L. and the spontaneously colonizing species *Medicago lupulina* L., independently of the substrate depth or fertilization modalities. *Sedum* species are the main species used on extensive green roofs due to their ability to tolerate harsh environmental conditions (Vanstockem, Somers, and Hermy 2019) and can facilitate the development of others species (Heim and Lundholm 2014b; Butler and Orians 2011). In this study, we observed that native *Sedum* species can exhibit a dominant cover in the plant community, while the plant community composition often evolves over time (Aloisio et al. 2019; Köhler 2006; K. Ksiazek-Mikenas et al. 2021). Overall, the differences in floristic composition were higher between years than between different experimental environmental conditions, as observed by Rivière et al. (2022) in an in situ extensive green roof. However, the variation in floristic composition among the GR increased with time, but this increase was not directly related to environmental conditions. While environmental conditions, such as substrate depth and fertiliser supply, initially had a discernible effect on the species composition of plant communities in year1, with different plant communities identified for the combination of substrate X fertilization environments, the relationship became less clear in year4. The decrease in species richness and the dominance of *S. album* led to a high variability in the composition of other species

between experimental green roof trays, resulting in a reduced influence of the experimental environmental conditions. The change in species richness over time and the dominance of a few species with the effects of microclimate are often observed on extensive green roofs (Bates, Sadler, and Mackay 2013; Brown and Lundholm 2015; Thuring and Dunnett 2019). These changes are generally more pronounced during the initial years following the installation of green roofs (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008).

Changes in flora composition and differences in plant communities among the experimental environmental conditions were related to changes and differences in functional composition. Although our experimental GR were sown with a set of species representative of different CSR strategies and, hence, different traits, they rapidly evolved towards dominance of S strategy. At the time of vegetation installation, on first year, plant communities were co-dominated by C and R strategies with a lower but still significant proportion of S strategy, as observed by Lundholm et al. (2014) and by Buffam and Michell (2015). In contrast, after four years, stress tolerant strategy dominated the functional composition of plant communities, across all depth and fertilization conditions. This increase in the S strategy component over time can be attributed to the increase and dominance of *Sedum album* L. The other strategies, particularly the C strategy, declined over time across all environmental conditions. Our results contrast with the observation by Lundholm et al. (2014) that the growth of ruderals may be predominant over stress-tolerant species in the first four years following the establishment of vegetation on experimental extensive green roofs. However, an increase in S strategy has been observed on mature green roofs associated to ruderal species, maintained mainly by repeated replenishment from dispersal (Catalano et al. 2016; Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018; Thuring and Dunnett 2019). The decline of C strategy is often observed in the succession of plant community on green roofs (Buffam and Mitchell 2015; Catalano et al. 2016; Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018; Thuring and Dunnett 2019). The evolution over time of R strategy in plant community on green roofs remains less clear. In this study, the R strategy decreased over time, as observed over a long period of time by Thuring and Dunnett (2019). Conversely, Ksiazek-Mikenas and Köhler (2018) reported an increase of R strategy over time. A decrease in R strategy in our study can be explained by a lack of disturbance on the studied green roof and/or plant responses to more intense competition with intra- or interspecific neighbors (Dunnett 2015; J. Lundholm et al. 2014; Thuring and Dunnett 2019).

Besides temporal patterns, changes in functional composition were modulated by environmental conditions. At the installation of vegetation in the first year, the dominant factor discriminating the functional CSR composition of communities was fertilization supply, with a lower contribution of S strategy on fertilized GR and a higher contribution of R strategy on fertilized soil. Those patterns are expected under the CSR strategy model as, under natural conditions, S species are characteristics of low nutrient conditions while R species can benefit from nutrient boosts linked to disturbances (Grime 1977). After four years, we observed a shift in the effect of the two environmental factors (substrate depth and fertilization) on the functional plant

community composition. The effect of fertilization on S and R strategies was not detected anymore which can be due to homogenization of nutrient conditions among GR in the absence of repeated fertilization during plant communities development. It has been observed that most of the nutrient content of substrate decreases during the first year following the installation of green roofs (Lim 2023). In contrast, substrate depth emerged as the primary factor determining the distribution of CSR strategy in the community (Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018). Specifically, the proportion of stress-tolerant strategy was higher in communities facing more stressful conditions, such as low substrate depth. In contrast, in less stressful conditions characterized by deeper substrate depth or fertilization supply, the proportion of competitive strategy was higher than in more stressful environments.

In conclusion, our study supports the general pattern that stress tolerant species, particularly *Sedum* species, tend to dominate plant communities on extensive green roofs. We showed that, even with an initial diversified mix of functional types, a shift toward stress tolerant species may occur very rapidly in the first step of plant community establishment. Therefore, native species selection for implementing analogous habitat on extensive green roofs, in a temperate climate, should focus primarily on natural habitats composed of stress-tolerant species, such as pioneer environments, dry grasslands or xeric habitats. However, we also demonstrated that micro-environmental variations, specifically small differences in substrate depth, influenced significantly the functional strategy of plant communities in the first step of establishment. Hence, in more heterogeneous situations with higher micro-environmental variations, a mix of different functional types in the initial mix of species may be favourable to vegetation success, as environmental heterogeneity will naturally direct the vegetation towards the best suited assemblages, in dynamic process (Thuring and Dunnett 2019).

Chapitre 5

**Plant traits influence runoff on
extensive green roofs only during
low precipitation events**



The present chapter is a draft research paper

Lucie Rivière, Alexis Doncel, Aurore Degré, Yves Brostaux, Grégory Mahy

1. Abstract

Green roofs (GR) are Best Management Practices for effective water management in urban environments. Vegetation traits influence GR capacity to decrease urban water runoff, but the impact of GR vegetation may depend on interactions with substrates, and meteorological conditions such as precipitation and temperature regimes.

This study aimed to investigate experimentally the influence of plant functional traits on GR runoff, considering a range of field precipitation and temperature regimes.

We used 40 experimental green roofs (1m²) with two substrates differing in texture and bulk density. Nineteen native plant species were selected according to functional traits potentially influencing water flow: vegetation height, Specific Leaf Area (SLA), aboveground biomass, leaf surface area, and root type. One species was planted per green roof and each substrate had one unvegetated roof. Precipitation, temperature and substrate humidity were monitored. Realised plant traits were measured monthly. All measurements were collected over 8 months in 2021-2022.

On average, vegetated GR retained half of the precipitation during the experimental period. Higher precipitation quantity, higher substrate humidity and lower temperature led to higher runoff quantity. Vegetation traits, including vegetation height and aerial biomass, influenced water runoff, especially during low precipitation events but to a lesser extent than substrate humidity and rainfall quantity. However, during more intense precipitation events, runoff was only influenced by precipitation, temperature and substrate humidity. Substrate type played a crucial role in determining the effect of vegetation presence on runoff. Substrate type also influenced runoff velocity but not the precipitation threshold to initiate runoff.

Our findings highlight that the influence of plant trait variation on regulating water runoff depends on substrate type, precipitation and temperature regime.

2. Introduction

Urban expansion is a major driver of land use change, and is often characterized by soil sealing with impervious surfaces such as concrete and asphalt. This process can lead to increased superficial runoff (Arnold and Gibbons 1996; Barnes, Morgan, and Roberge 2000). To mitigate the negative impacts of soil sealing and increased runoff, various Best Management Practices (BMPs) have been developed. BMPs are solutions that aim to better manage water in urban environments by storing more water in urban ecosystems and reducing runoff flux (Carter and Jackson 2007). Green roofs are one type of BMPs that has been shown to be effective in managing water flows in cities (Czemieli Berndtsson 2010).

Green roofs involve covering rooftops with vegetation and plant growth substrate, which provide a number of ecosystemic services, including the management of water flows (Czemieli Berndtsson 2010). Schematically, the substrate of green roofs holds water that is then transpired or evaporated by the plants (Nagase and Dunnett 2012). In addition to holding and transpiring water, the substrate and vegetation of green roofs act as a physical barrier, slowing the flow of water and reducing the amount of runoff (Brandão et al. 2017).

Water flow on extensive green roofs is influenced by the composition of vegetation and plant functional traits (Lundholm et al. 2010; Nagase and Dunnett 2012). An effect functional trait is defined by Violle et al. (2007) «as morpho-physio-phenological traits which impact fitness indirectly via their effects on individual performance [...] influencing environmental conditions; community or ecosystem properties». Water retention capacity of green roofs has been correlated to vegetation height (Lundholm, Tran, and Gebert 2015) which modulates the physical barrier formed by vegetation intercepting precipitations (Clark 1940).

Plant cover also influences the interception of precipitation. As plant cover increases, it creates a physical barrier that reduces the amount of water reaching the substrate (Belmonte Serrato and Romero Diaz 1998; Nagase and Dunnett 2012). Leaf characteristics can also influence evapotranspiration (Taiz et al. 2014). Specific leaf area (SLA), the ratio of leaf area to leaf mass, is correlated with plant transpiration (Volder and Dvorak 2014; Wright et al. 1993). Leaf size (Geller and Smith 1982; Smith and Geller 1980) and leaf hairiness (Balducchi et al. 1983) are plant traits also linked to transpiration. In addition to leaf characteristics, aerial biomass can influence evapotranspiration rate (Lundholm et al. 2010). Increases in aerial biomass lead to an increase in the exchange surface between the leaf and air through the stomata (Wolf and Lundholm 2008) and enhance the physical barrier that intercepts precipitation (Domingo et al. 1998). The type of root system influences runoff by creating preferential water flow paths (Nagase and Dunnett 2012; Zhang et al. 2018).

Substrate characteristics interact with vegetation characteristics to regulate water flow on green roofs. The water holding capacity of the substrate is influenced by its texture, porosity, and depth (Czemieli Berndtsson 2010; Nimmo 1997). In the case of extensive green roofs (EGRs), which are characterized by shallow substrate depths, considering the water holding capacity of the substrate is important to ensure support for vegetation without causing hydric stress. Substrate selection can help to ensure the success of the green roof in promoting water management and vegetation growth.

Besides the effect of plant traits and substrate, green roof runoff depends highly on variation of meteorological factors, including precipitation intensity (MacMillan 2004) and temperature (Czemieli Berndtsson 2010). Hence, we can hypothesize that effect of plant-substrate complex on runoff will be modulated by precipitation and temperature regimes. However, few studies specifically examined the effect of vegetation traits and ranked them in relation to precipitation events. Understanding the specific contributions of vegetation traits to water runoff regulation on green roofs and their relative importance compared to other influencing factors is important for optimizing green roof design and species selection.

The aim of this study was to examine the effect of individual plant traits on runoff of extensive green roofs, with two main research questions: Which plant functional traits influence water runoff through an extensive green roof system? What is their relative importance in relation to substrate type and the precipitation/temperature regime?

3. Materials and Methods

3.1. Study site and experimental design

40 mini extensive green roofs were constructed with galvanised steel to the dimensions of 100 cm X 100 cm X 25 cm. Mini green roofs were composed of a drainage layer with a filter layer (Fixodrain®XD 20, Zinco®) which can store up to 3L/m² and evacuate 0.52L/(s.m) on a 2% slope and a substrate layer of 15 cm. Each mini green roof was inclined by 2° and opened at the bottom of one side with a gutter in order to collect the water runoff from the substrate in a bucket.

We used two substrates differing in physical characteristics (**Figure 5-1**). The first one is the commercial lightweight substrate for extensive green roofs composed of a mixture of recycled tiles, bricks, and ceramic (Zinco®), characterised by a dry bulk density of 1.0g/cm³ and a maximum humidity of 62.3%, hereafter designated as substrate 1. The second one is a home-made substrate composed of recycled bricks (Tradecowall®), organic matter (La Plaine Chassart®) and sand, characterised by a dry bulk density of 1.2g/cm³ a maximum humidity of 54.7%, hereafter designated as substrate 2.

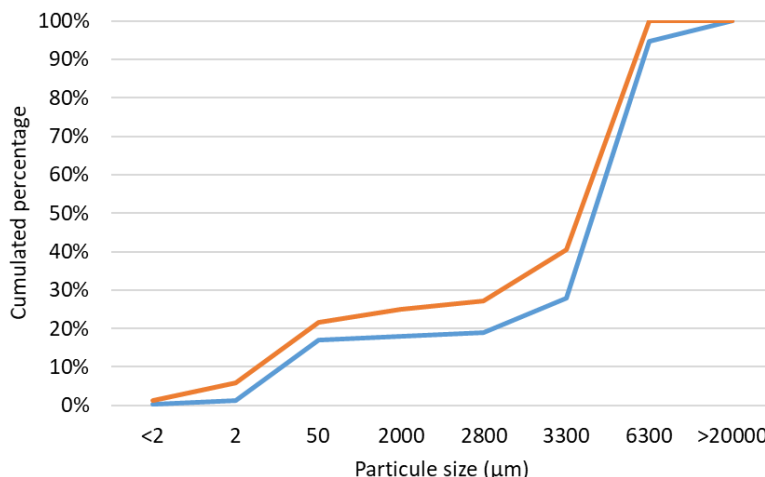


Figure 5-1 : Cumulated percentage of particle size for substrate 1 (orange) and substrate 2 (blue)

Plant species for green roof vegetation were selected based on their functional trait values referenced in the literature. Vegetation height, Specific Leaf Area (SLA), aboveground biomass, leaf surface area and root type were selected for their expected effect on water runoff. A list of 109 native species that can withstand the conditions of an extensive green roof was compiled, and their functional trait values were searched in the scientific LEDA and TRY databases (Kattge et al. 2020; Kleyer et al. 2008). A PCA analysis (**Annexe 3**) was conducted to select 19 species (**Figure 5-2**) that span the range of functional trait value combinations.

Vegetation on each mini green roof was composed of a single species. In March 2021, we planted 6, 9 or 15 plants per mini green roof, depending on the size of the species, in order to homogenise the vegetation cover between mini green roofs (**Figure 5-2**). Species and substrate types were crossed and, for each substrate, there was one mini green roof without vegetation. Substrate-species combinations were randomly distributed across the experimental design (**Figure 5-2**).



		Substrate	
1	Substrate 1	2	Substrate 2
		Species	
1	9 <i>Achillea millefolium</i> L.	11	15 <i>Jasione montana</i> L.
2	15 <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	12	6 <i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.
3	6 <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	13	9 <i>Lotus corniculatus</i> L.
4	9 <i>Centaurea scabiosa</i> L.	14	6 <i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.
5	9 <i>Centranthus ruber</i> (L.) DC.	15	9 <i>Polypodium vulgare</i> L.
6	15 <i>Draba aizoides</i> L.	16	15 <i>Prunella vulgaris</i> L.
7	9 <i>Erysimum cheiri</i> (L.) Crantz	17	9 <i>Pulmonaria officinalis</i> L.
8	9 <i>Geranium sanguineum</i> L.	18	6 <i>Scabiosa columbaria</i> L.
9	9 <i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	19	6 <i>Verbascum thapsus</i> L.
10	9 <i>Helleborus foetidus</i> L.	20	Without vegetation

Figure 5-2 : Disposition of mini green roofs and their composition of substrate and species. The number of plants is indicated.

Mini green roofs were placed on a concrete surface in Gembloux Agro-Bio-Tech, Belgium (50°33'48" N 4°41'52" E). The climate in the region is a temperate oceanic climate (Cfb - Köppen climate classification) (Service fédéral belge 2022) with 10.5°C of mean annual temperature and 852.4mm of total annual rainfall, based on data from 1991-2020 (IRM 2021). The year 2021 was characterized by high precipitation and the most humid summer ever recorded (IRM 2021). In the studied months of 2021, a total of 260.85 mm of rainfall occurred. The year 2022 was characterized by a dry spring (IRM 2022). In the studied months of 2022, a total of 112.95 mm of rainfall was recorded.

3.2. *Experimental measures*

During May, June, September, October 2021, January, February, May and June 2022, we estimated for each mini green roof the quantity of runoff water from the buckets with a graduated cylinder ($1L \pm 0.02L$) on a three-day period (hereafter designated as 3d).

To measure substrate humidity, TEROS 11 sensors (Meter group®) were placed in 12 mini green roofs. We selected five species with a high variation in plant traits between species: *Anthoxanthum odoratum* L., *Draba aizoides* L., *Erysimum cheiri* (L.) Crantz., *Onobrychis vicifolia* Scop., *Verbascum Thapsus* L.. For the two substrates, one sensor was placed in each mini green roof with these five species and in the mini green roof without vegetation. Sensors were calibrated for each substrate (**Annexe 4**). Sensors measured data every hour during the studied period, only data at the beginning of each 3d (initial substrate humidity hereafter designated as *humin*) and at the end (final substrate humidity hereafter designated as *humfin*) were used.

To measure rainfall and temperature, two weather stations (Bresser® Weather Center 5-in-1) were set up on either side of the experimental area and data were taken every 30 minutes. For each 3d, total precipitation (hereafter designated as *prec3d*) and mean temperature (hereafter designated as *temp3d*) were measured.

In each mini green roof, the realized functional traits of plant species were measured once per month: the mean vegetation height of each plant and the plant cover. Plant cover was measured with Canopeo app (Patrignani and Ochsner 2015). Aerial biomass-proxy was calculated as vegetation cover*height. Specific leaf area (SLA), a destructive measure of plant traits, was measured once for each mini green roof in June 2021. One leaf was scanned per green roof with Epson Perfection™ V550 Photo, area measured with ImageJ (O'Neal, Landis, and Isaacs 2002), dried in a laboratory dryer (Memmert UFE 600) and weighted (Mettler Toledo XA105 dualrange, 0.0001g). SLA was calculated as the ratio between leaf area and leaf dry mass.

3.3. *Analyses*

In order to estimate '*humfin*' for mini green roofs without sensors, we modeled the effect of *humin*, vegetation parameters (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover) and weather parameters (*prec3d*, *temp3d*) on *humfin* with stepwise multiple linear regressions for each substrate with data from mini green roofs with sensors. If necessary, variables were transformed in order to linearised the marginal

regression between the variables and *humfin*. We selected the best model for each substrate to estimate *humfin* of mini green roofs without sensors (lower AIC, **Annexe 5**). *Humin* are considered to be equal to *humfin* of the previous 3d and will be used for further analyses.

We used stepwise multiple linear regressions to test the effect of vegetation functional traits, (vegetation height, SLA, cover*height, plant cover), weather parameters (*prec3d*, *temp3d*), and *humin* on total runoff over 3d. Analyses were realised for each substrate independently. If necessary, variables were transformed in order to linearised the marginal regression between the variable and the runoff. Data from all mini green roofs with runoff was used for these multiple regressions. We selected the best model (lower AIC, **Annexe 6**). These regressions were applied to all 3d (hereafter designated as *prec_{all}*), 3d with low precipitation (*prec3d* below the first quartile of precipitation distribution over the entire period <4.25 mm, hereafter designated as *prec_{low}*) and 3d with high precipitation (*prec3d* above the third quartile of precipitation distribution over the entire period >17.92mm, hereafter designated as *prec_{high}*).

To test the effect of the presence of vegetation for each 3d, One Sample t-tests were realised to compare the runoff from mini green roofs with vegetation to unplanted mini green roofs.

The runoff dynamic can be characterised in relation to precipitation quantity as runoff starts at a specific threshold of precipitation, the initial abstraction (**Figure 5-3**). To study this dynamic, we used segmented regressions (“segmented”, segmented package in R) with all the data collected during the study period. A segmented regression was built for each mini green roof. Segmented regressions were composed of a first horizontal regression with a runoff of zero and a second regression starting at the initial abstraction. For each segmented regression, two parameters were studied: the initial abstraction quantity, as indicated by the break-point of the segmented regression; and the slope of the regression after the break-point. The influence of substrate type on these two parameters was tested with a One-way Anova. All the statistical analyses were performed with R v.4.0.2 (R Core Team 2022).

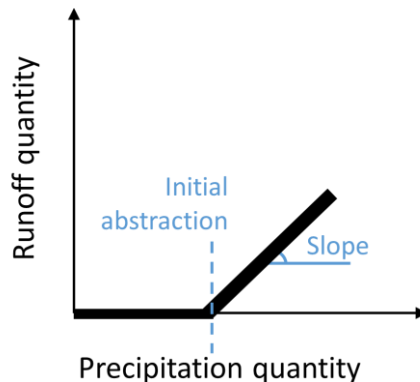


Figure 5-3 : Segmented regression with the break-point indicating the precipitation threshold required for the runoff and the slope of the second part of the regression

4. Results

4.1. General description

During the whole studied period a total of 373.81mm precipitation was recorded with, over 3d, an average of 8.13 ± 9.89 mm, a maximum of 37.08mm and a minimum of 0.13mm without considering 3d without precipitation (**Figure 5-4**).

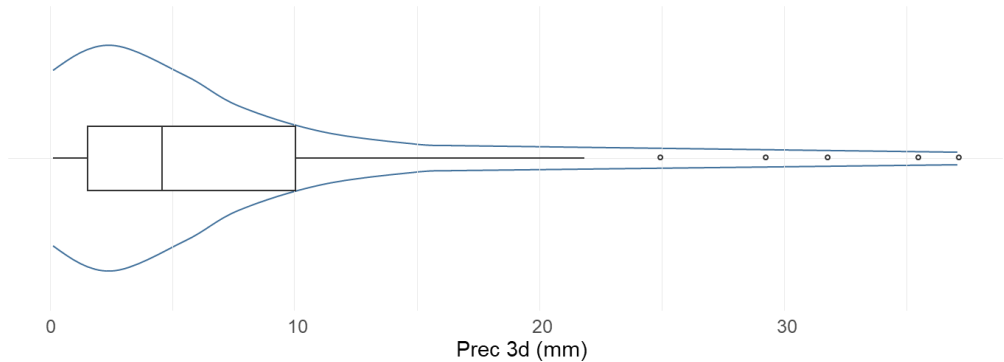


Figure 5-4 : Boxplot and violinplot of prec3d (total precipitation over 3 days period)

Globally, over eight months, 54.15% of the precipitation was captured by the mini green roofs. On average, over 3d period, $75.49 \pm 29.85\%$ of precipitation was captured on average (**Annexe 7**). 18 of the 46 3d with precipitation (mean $prec3d = 1.91 \pm 1.67$ mm) had no runoff.

During the studied period, green roof with vegetation had a mean \pm sd vegetation cover of $14.20 \pm 15.33\%$ (min=0.1%; max=83%), a mean vegetation height of 12.5 ± 13.9 cm (min=0.4cm; max=87.9cm), and a mean SLA of 157.95 ± 33.50 g/cm² (min=97.36g/cm²; max=249.94g/cm²).

The presence of vegetation reduced significantly (One sample t.test) the runoff for 10 3d over 28 for substrate 1 (35.7%) and for 16 periods for substrate 2 (57.1%). The presence of vegetation increased significantly (One sample t.test) the runoff for 10 3d over 28 for substrate 1 (35.7%) and for 4 periods for substrate 2 (14.3%). The presence of vegetation did not significantly (One sample t.test) influence the runoff for 8 3d over 28 for both substrates (28.6%) (**Figure 5-5**).

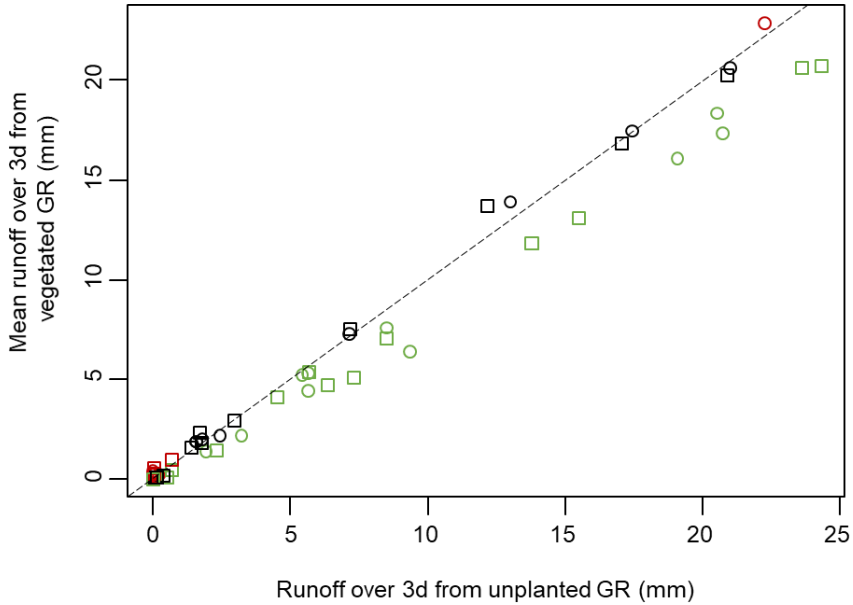


Figure 5-5 : Mean runoff (mm) from vegetated mini green roofs in relation to runoff from unplanted mini green roofs. Significant differences from One sample t.test are colored, green values when mean runoff is higher for unplanted green roofs and red values for higher vegetated green roofs. Circle dots represent substrate 1 and square dots represent substrate 2.

4.2. Model for estimating final substrate humidity over 3d

For both substrate types, *prec3d* and *humin* influenced significantly *humfin*, considering only the 12 mini green roofs with sensors. Only for substrate 1, *temp3d* influenced significantly *humfin* (Table 5-1). For each 3d of mini green roofs without sensors, we estimated *humin* with *humfin* of the previous 3d. For substrate 1, $humfin = 0.071 + 0.743 * humin - 0.014 * temp3d + 0.035 * prec3d$ (*humfin* max = 0.62m³/m³). For substrate 2, $humfin = 0.119 + 0.752 * humin + 0.026 * prec3d$ (*humfin* max=0.54m³/m³).

Table 5-1 : Multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing final substrate humidity (*humfin*) over 3 days for each substrate. Coefficient, P value and R² from marginal regression are indicated.

		Coefficient	P	R ²
Substrate 1	Humin	0.743	<0.0001	0.95
	Temp3d	-0.014	0.002	0.59
	Prec3d	0.035	<0.0001	0.43
Substrate 2	Humin	0.752	<0.0001	0.98
	Prec3d	0.026	<0.0001	0.38

4.3. Parameters influencing runoff over 3d

For both substrates and for every precipitation regime, *prec3d* and *humin* significantly influenced the runoff quantity over a three-day period. For *prec_{all}*, *cover*height* significantly influenced the runoff quantity over a three-day period on both substrates. For *prec_{low}*, *cover*height* and vegetation height significantly influenced the runoff quantity over a three-day period on both substrates. For *prec_{high}*, no vegetation trait significantly influenced the runoff quantity over a three-day period on both substrates (Table 5-2, Figure 5-6).

Table 5-2 : Multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, *cover*height* and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing significantly runoff quantity over 3 days for each substrate for all precipitation (*prec_{all}*), low (*prec_{low}*), below the first quartile) and high (*prec_{high}*, above the third quartile) precipitations. Coefficient, P value and R² from marginal regression are indicated.

	prec _{all}			prec _{low}			prec _{high}		
	Coefficient	P	R ²	Coefficient	P	R ²	Coefficient	P	R ²
Substrate 1									
Prec3d	0.71	<0.001	0.93	0.39	<0.001	0.56	0.97	<0.001	0.95
Temp3d				-0.06	<0.001	0.09	-0.07	<0.001	0.73
Humin	18.9	<0.001	0.40	9.53	<0.001	0.65	45.9	<0.001	0.71
Cover*height	-0.31	<0.001	0.26	-0.03	0.027	0.28			
Height				-0.13	0.007	0.05			
Substrate 2									
Prec3d	0.66	<0.001	0.89	1.66	<0.001	0.62	0.72	<0.001	0.91
Temp3d	-0.11	<0.001	0.47				-0.16	<0.001	0.66
Humin	15.44	<0.001	0.43	36.8	<0.001	0.59	23.30	<0.001	0.77
Cover*height	-0.05	0.003	0.19	-0.17	<0.001	0.23			
Height				-0.14	0.002	0.04			

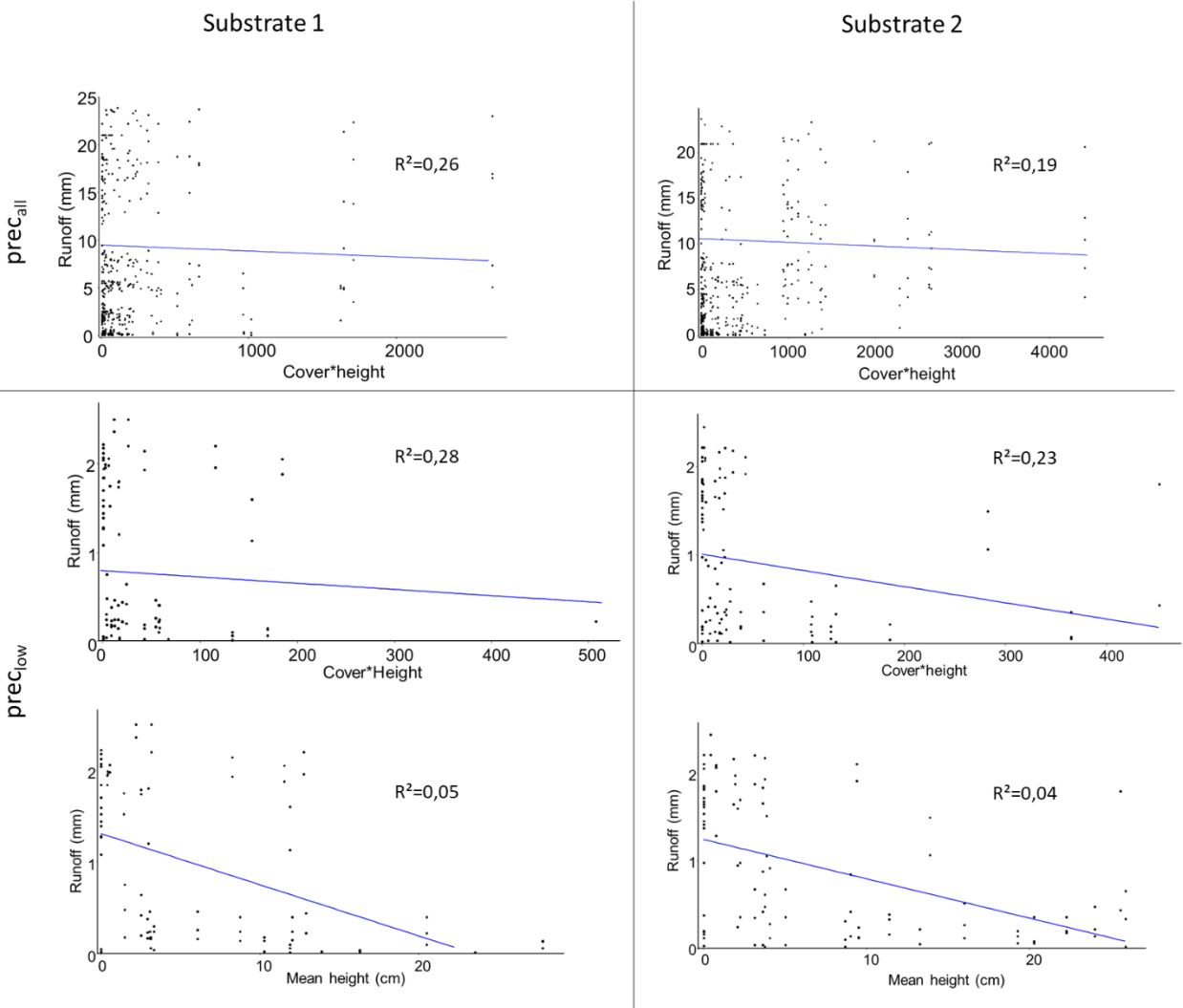


Figure 5-6 : Marginal regressions between runoff and plant functional traits from multiple regression stepwise for two substrates and for $prec_{all}$ (all precipitation) and $prec_{low}$ (below the first quartile of precipitations quantity)

4.4. Runoff dynamic

The substrate type influenced significantly the slope of the segmented regression between the runoff of 3d and the $prec3d$ ($P < 0.0001$) and was higher for the substrate 1 (0.72 ± 0.03) than the substrate 2 (0.65 ± 0.04) while the precipitation quantity at the break-point was not influenced by the substrate type ($P = 0.60$) (**Figure 5-7**). The mean initial abstraction was 4.67 ± 0.68 mm (**Annexe 8**).

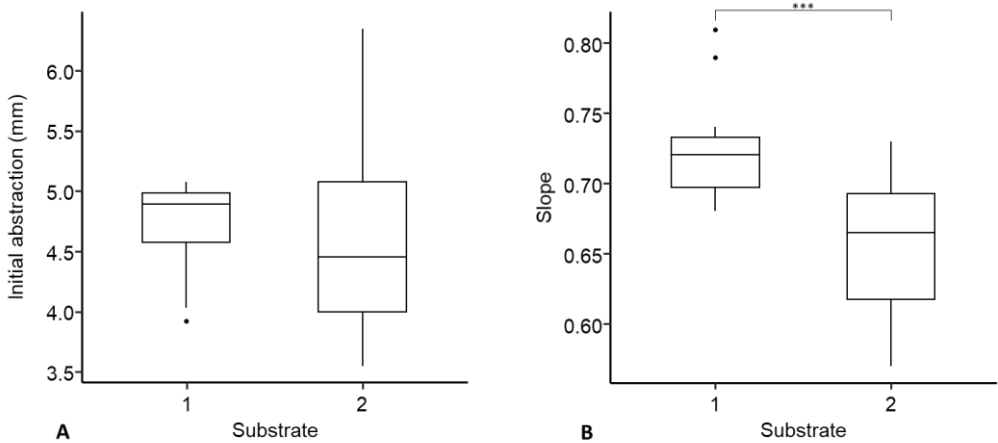


Figure 5-7 : Box plot of segmented regressions parameters of runoff according to precipitation from each mini green roofs. A) Initial abstraction for each substrate. B) Slope of the linear regression between the runoff and the precipitation once the runoff started for each substrate. Significant difference between substrate is indicated.

5. Discussion

This study highlights that the presence of green roofs can retain half of the natural precipitation quantity throughout the year-long study period, encompassing the evolution of the vegetation in a temperate climate on an annual cycle. Over three-day periods, 75% of precipitation was retained on average. This water retention percentage was in the same range as values often observed in other studies (Brandão et al. 2017; Volder and Dvorak 2014). Regardless of the climate, the global water retention capacity of green roofs is estimated to be around 60-70% (Brandão et al. 2017) but this value is influenced by green roof parameters such as substrate composition (Czemiel Berndtsson 2010; Getter, Rowe, and Andresen 2007), vegetation composition and development (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008; MacIvor et al. 2018), as well as meteorological parameters (Czemiel Berndtsson 2010; MacMillan 2004).

When the precipitation quantity is low, such as in our case with an average of 1.91mm, the water retention reached 100%. This represented 40% of the three-day periods studied. Similar results were observed in other studies for small events of rainfall, for less than 10mm (Getter, Rowe, and Andresen 2007; VanWoert et al. 2005; Volder and Dvorak 2014) or for one third of their rainfall event (Brandão et al. 2017).

Both initial substrate humidity and precipitation quantity were identified as factors influencing the water runoff for the two substrates and across all intensity levels of precipitation events. Precipitation quantity is often mentioned as a main factor influencing water runoff (Stovin et al. 2015; Volder and Dvorak 2014). Stovin et al. (2015) mentioned that the previous rainfall event, interpreted in this study by initial substrate humidity, mainly influenced water runoff. In contrast, Volder and Dvorak (2014) observed this effect only for green roofs without vegetation.

Vegetation traits were found to have an influence on runoff only during low precipitation levels (<4.25mm). During higher precipitation events (>17.92mm), the water runoff was only influenced by meteorological parameters (total precipitation and mean temperature) and by substrate humidity. This level of precipitation is still low, and these events occurred within short return periods. For example, over 3 days, a rainfall with a 2-year return period resulted in a total precipitation quantity of 51.8 mm across the studied city (IRM 2012).

In this study conducted under a natural precipitation regime, vegetation height and approximation of aerial biomass were the only functional traits of vegetation that influenced runoff water. Vegetation height has already been identified as a vegetation trait reducing runoff (Brandão et al. 2017; Dunnett, Nagase, and Hallam 2008; Nagase and Dunnett 2012). Higher vegetation increases interception and evapotranspiration (Nagase and Dunnett 2012). A greater aerial biomass proxy also increases rainfall interception. An increase in aerial biomass also leads to higher evapotranspiration rates (Lundholm et al. 2010; Wolf and Lundholm 2008). Individual traits of vegetation are rarely studied alone; studies often experiment the influence of vegetation forms on runoff water (Brandão et al. 2017; Lundholm et al. 2010; Stovin et al. 2015). Morphological characteristics, as functional traits, are specific to each vegetation growth form and influence the water fluxes in green roofs (Wolf and Lundholm 2008). A better knowledge of the effect of vegetation traits allows to optimise the water regulation service through a better selection of species, broadening the pool of species used on extensive green roofs from typical sedum species that have a weak impact on decreasing runoff (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008).

The simple presence of vegetation on green roofs did not always lead to a reduction in water runoff. In our study, the type of substrate played a crucial role in determining the effect of the vegetation presence on the runoff. However, the increase in runoff for green roofs with vegetation is mainly observed for very low runoff (<2l) except for one event. When runoff was higher, the presence of vegetation reduced the runoff quantity or at least had no effect on the runoff quantity.

We finally observed that the substrate type influenced the runoff velocity but not the rain quantity needed to start the runoff. This threshold for having a runoff was also observed by Villarreal and Bengtsson (2005) between 6 and 12 mm of rainfall.

The substrates utilized in our study had similar granulometry, and low dry bulk density due to their composition of coarse porous materials. The absence of any substrate effect on the initial abstraction may be attributed to this similar composition. However, the absence of analyses concerning the internal porosity of the coarse aggregates limits our ability to explain the variation in runoff velocity between the two substrates, potentially attributed to their differing compositions of coarse elements (Morgan, Celik, and Retzlaff 2013).

Vegetation, as analysed in this study, is just one component that characterises green roofs. The other layers, such as substrate and drainage, also influence runoff, and the heterogeneity of these structures could modify overall runoff. The drainage layer used in this experiment is the same for all the mini green roofs. A different drainage layer with other properties may change the retention capacity, affecting the runoff quantity and potentially the results of the experiment.

In conclusion, on average, the presence of an extensive green roof can capture 75% of precipitation over a three-day period. This capture is principally influenced by precipitation quantity, temperature, and substrate humidity. Only when precipitation is less than 4.25 mm, vegetation height and aerial biomass influenced the runoff quantity. The substrate type modified the runoff velocity and the effect of the vegetation presence. It is important to consider a range of factors such as weather conditions, substrate type, and vegetation traits (height and aerial biomass) in optimizing the reduction of water runoff from extensive green roofs. A comprehensive approach that integrates these elements would improve the performance of green roofs.

Chapitre 6

Idiosyncratic effect of plant traits on green roof runoff depending on precipitation regimes and history



The present chapter is a draft research paper

1. Abstract

Plant functional traits of extensive green roofs, along with other components such as substrate and drainage layers, influence water flow. However, the rainfall intensity plays a crucial role in shaping this interaction.

This study tested experimentally the influence of plant functional traits on GR runoff under different levels of precipitation.

We used 24 experimental GR (0.24m²) with eight plant combinations of two species. Plant combinations differed in root type and aerial biomass. Simulated rains, with return periods of two years and 20 years, were applied during 160 and 300 seconds. At the end of the experiment, vegetation height, cover, leaf area, dry aerial biomass and root biomass were measured. Substrate humidity was measured every hour.

Vegetated GR retained 90% of the precipitation quantity for shorter precipitation events and 30-40% for higher precipitation events. Root type, aerial biomass and vegetation height were identified as vegetation traits influencing water runoff quantity only for more intense precipitation events with higher runoff.

This study pointed out the idiosyncratic pattern of plant traits on water runoff for different precipitation regimes.

2. Introduction

Green roofs have emerged as solutions for urban water management due to their ability to manage water flows and contribute to the reduction of runoff (Czemieli Berndtsson 2010). Substrate and vegetation play complementary key roles in regulating green roof runoff. Substrate holds water and acts as a barrier slowing the runoff (Brandão et al. 2017). Plant evapotranspiration contributes to water loss and vegetation plays a key role in intercepting precipitation (Nagase and Dunnett 2012). Both interact in their impacts on runoff.

Plant community functional traits are one of green roof characteristics influencing the regulation of water flow. Vegetation height (Lundholm, Tran, and Gebert 2015), plant cover (Nagase and Dunnett 2012), aerial biomass (Lundholm et al. 2010), leaf area (Geller and Smith 1982; Smith and Geller 1980) and root system (Nagase and Dunnett 2012; Zhang et al. 2018) are functional traits influencing the quantity of water runoff by modifying evapotranspiration rate, precipitation interception and substrate holding capacity. Beyond substrate properties and vegetation characteristics, substrate humidity (Czemieli Berndtsson 2010), rainfall intensity, and rainfall duration (MacMillan 2004) play important roles in water flow regulation. This interdependence of multiple variables underscores the complexity of understanding and managing runoff from green roofs.

The objective of this experiment is to study experimentally the influence of plant community functional traits on runoff from extensive green roofs under different levels of precipitation.

3. Materials and methods

3.1. Study site and experimental design

The experiment consisted of 24 mini extensive green roofs of 40 cm X 60 cm X 20 cm. Mini green roofs were composed of a 15 cm substrate depth and a drainage layer with a filter layer (Fixodrain®XD 20, Zinco®). The substrate was composed of recycled bricks (Tradecowall®), organic matter (La Plaine Chassart®) and sand with a dry bulk density of 1.2g/cm³. Mini green roofs were inclined by 2° and each mini green roof had a water drainage hole connected to a graduated cylinder (1L ± 0.02L).

We composed a two-species plant combination based on contrasted expected values of two important plant traits for water regulation: dry aerial biomass and root type. Each trait presented 2 modalities: High or Low expected aerial biomass, and Tap or Fibrous root. TRY traits database (Kattge et al. 2020) was used to determine the root type and the expected dry aerial biomass for a list of 57 local species from dry grassland tested for their ability to thrive on extensive green roofs. Species with an expected aerial biomass lower than 100 g were considered as Low aerial biomass species and species with an expected aerial biomass higher than 100 g were considered as High aerial biomass species. For each combination of the trait modalities (high - low biomass X fibrous root - tap root), four species were selected to create two groups (A and B) of two species (**Table 6-1**). Each group was repeated three times. Twelve plants were planted per mini green roof. The arrangement of modalities in the greenhouse was randomized.

Table 6-1 : Eight plant combinations. Characteristics of plant combinations, species compositions and expected plant traits: High biomass: upper-case; Low biomass: lower-case; Fibrous root: f; Tap root: t

Community	Trait	Species 1	Trait	Species 2
t1 t2	t1	<i>Galium verum</i> L.	t2	<i>Jasione montana</i> L.
t3 t4	t3	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill	t4	<i>Hypericum perforatum</i> L.
f1 f2	f1	<i>Sedum album</i> L.	f2	<i>Bellis perennis</i> L.
f3 f4	f3	<i>Origanum vulgare</i> L.	f4	<i>Veronica chamaedrys</i> L.
T1 T2	T1	<i>Verbascum thapsus</i> L.	T2	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.
T3 T4	T3	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	T4	<i>Echium vulgare</i> L.
F1 F2	F1	<i>Polypodium vulgare</i> L.	F2	<i>Centranthus ruber</i> (L.)DC.
F3 F4	F3	<i>Melica ciliata</i> L.	F4	<i>Hellebore foetidus</i> L.

3.2. Simulated rain

We used a rainfall simulator consisting of a same box as mini green roofs, drilled with holes of 2mm diameter every 5 cm.

Types of simulated rains were selected according to their return period: 2 or 20 years. To select rainfall quantity, intensity–duration–frequency (IDF) curves of rainfall from Gembloux (IRM 2012) were used for two durations: 160 and 300 seconds (**Table 6-2**). These four precipitation types were applied on “dry” (last precipitation since one week) and “humid” (last precipitation since three days) substrates. For each situation, runoff water was collected.

Table 6-2 : Precipitation quantity and short form used in the text for each return period and duration of precipitation events

	2 years	20 years
160 sec	2y160s 7.4mm	20y160s 15.0mm
300 sec	2y300s 8.5mm	20y300s 17.1mm

3.3. Realized plant traits

Vegetation height, vegetation cover, leaf area, dry aerial biomass and root biomass were measured at the end of the experiment (**Annexe 9**). Plant cover for each mini green roof was measured with Canopeo app (Patrignani and Ochsner 2015). Leaf area was estimated on a surface of 14.5X9.5cm, scanned with Epson Perfection™ V550 Photo and measured with ImageJ (O’Neal, Landis, and Isaacs 2002). Aerial and root biomass were measured over the whole mini green roof and weighted after drying (Memmert UFE 600).

To measure substrate humidity, TEROS 11 sensors (Meter group®) were placed in all mini green roofs. Sensors were calibrated (**Annexe 4**). Sensors measured data every hour during the studied period.

3.4. Data analyses

To test if realized dry aerial biomass was different between expected high and low biomass communities, a One-way Anova (“aov”, stats) was performed. Tukey post-hoc test was performed when necessary (“emmeans”, emmeans (Lenth 2020)).

To test if substrate humidity at the beginning of the precipitation event (initial substrate humidity) was different between expected “dry” and “humid” substrates, an ANCOVA with precipitation quantity as covariable (“anova_test”, rstatix) was realised.

To test the effect of different precipitation events (return period, precipitation time and substrate humidity) on runoff quantity, a one-way Anova (“aov”, stats) was performed for each modality of root type. Tukey post-hoc test was performed when necessary with Bonferroni adjustment (“emmeans”, emmeans (Lenth 2020)).

To test the effect of root type on runoff quantity, a One-way Anova (“aov”, stats) was performed for each precipitation event.

We used stepwise multiple regressions (“step”, stats) to identify the best model relating functional traits (vegetation height, aerial biomass, root biomass, vegetation cover and leaf area) and initial substrate humidity to runoff quantity for precipitation events with enough runoff (>2mm).

For plant functional influencing runoff from both substrate modality, we performed an ANCOVA (“anova_test”, rstatix) to compare the slope of the two marginal regressions representing the relation between the plant functional trait and runoff.

All the statistical analyses were performed with R v.4.0.2 (R Core Team 2022).

4. Results

4.1. Realised functional traits

Realized dry aerial biomass was statistically ($F=4.818$, $P=0.004$) different between plant communities but was not statistically different between expected “high” and “low” dry aerial biomass communities. Only the F1F2 combination had a statistically higher dry aerial biomass than other combinations (**Table 6-3**). Hence, for the following analysis, “high” or “low” biomass classes are not compared to each other but dry aerial biomass is studied as a continuous trait.

Table 6-3 : Result of the one-way ANOVA testing the influence of community type on dry aerial biomass (g). P and F values are indicated, bold value indicated significant differences. Characteristics of plant combinations: High biomass: upper-case; Low biomass: lower-case; Fibrous root: f; Tap root: t

F		P	
4.818		0.004	
f1 f2	f3 f4	t1 t2	t3 t4
45.5±4.9	58.84±0.5	70.62±0.5	49.2±1.9
a	a	a	a
F1 F2	F3 F4	T1 T2	T3 T4
210.7±116.7	81.2±3.0	85.9±15.8	61.7±19.3
b	a	a	a

The mean final vegetation height per mini green roof was comprised of between 4.94 cm and 50.44 cm with an average of 26.08 ± 10.54 cm. The total leaf area per mini green roof was comprised of between 292.80cm² and 9001.0 cm² with an average of 3173.8 ± 2509.5 cm². The total fresh aerial biomass per mini green roof was comprised of between 78.24 g and 637.15 g with an average of 258.93 ± 175.64 g. The total dry aerial biomass per mini green roof was comprised of between 40.17 g and 283.18 g with an average of 82.95 ± 61.13 g. The total dry root biomass per mini green roof was comprised of between 7.34 g and 67.88 g with an average of 21.43 ± 14.69 g. The total vegetation cover per mini green roof was comprised of between 32.10 % and 83.70% with an average of 61.87 ± 12.81 % (**Figure 6-1**).

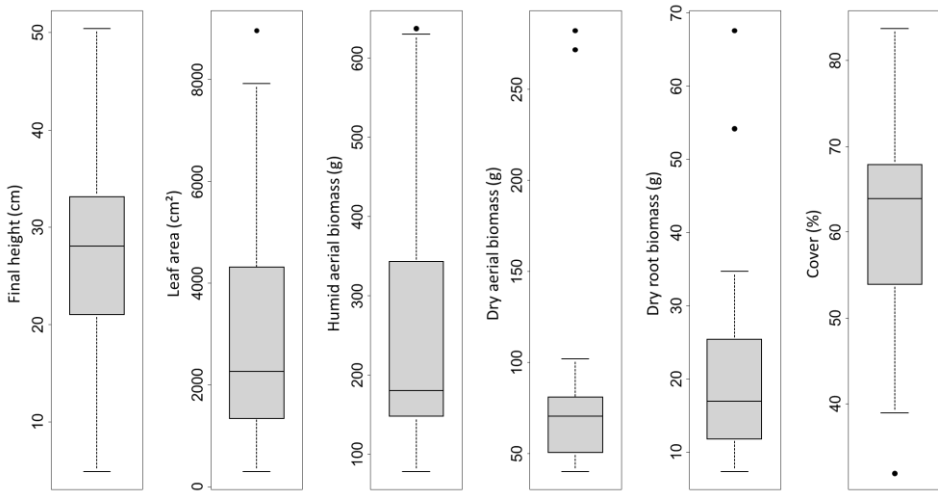


Figure 6-1 : Boxplots of each vegetation functional trait measured at the end of the experiment

4.2. Runoff variation

After adjustment for precipitation quantity, initial substrate humidity was statistically lower for “dry” substrate than for “humid” substrate (ANCOVA, $F=4.201$, $P=0.042$).

For both substrate humidity levels (dry or humid), total runoff increased with increasing precipitation. Only for 20y300s precipitation, all the mini green roofs had runoff (**Figure 6-2**).

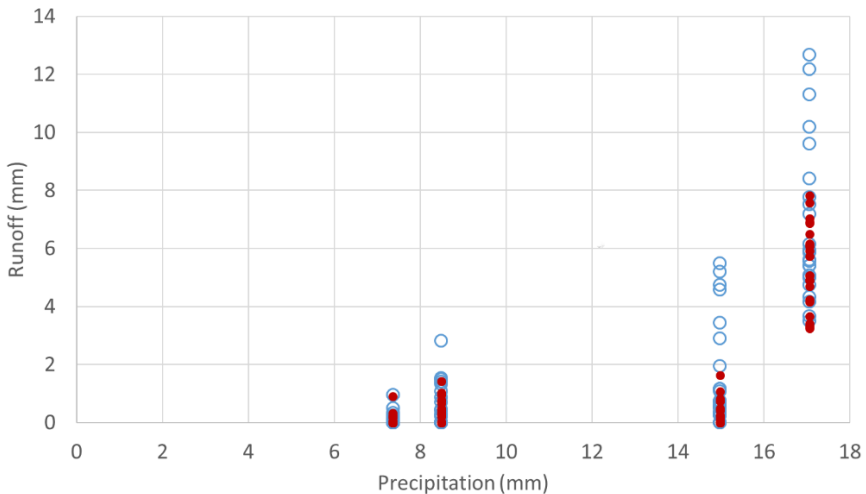


Figure 6-2 : Runoff quantity from each precipitation event for both substrate humidity conditions. Red dots indicated dry substrate conditions and blue dots indicated humid substrate conditions

4.2.1. Influence of root type on runoff

Mean runoff was significantly different between precipitation events both for fibrous (ANOVA 1: $F = 41.39$, $P < 0.001$) and tap roots plant combinations (ANOVA 1: $F = 122.8$, $P < 0.001$). Post-hoc mean comparisons (Tukey tests), indicated, for both root types, a significantly higher mean runoff only for higher precipitation events (20y300s, humid and dry substrates) as compared to lower precipitation events, lower precipitation events displaying non-significant mean runoff differences (**Table 6-4**). Runoff quantities for precipitation event <20y300s were low (<2mm) and corresponded on average to 1.1% - 10.0% of the precipitation quantity. In contrast, runoff for 20y300s precipitation event corresponded on average to 31.2 % - 39.8% of the precipitation.

For humid substrate and the three higher precipitation events (2y300s, 20y160s and 20y300s), mean runoff differences between fibrous and tap root communities were marked with low P-value for Anova tests and higher runoff for fibrous root than for tap root: 2y300s: fibrous = 0.81 ± 0.90 mm – tap = 0.24 ± 0.40 mm ($F = 4.21$, $P = 0.055$); 20y160s: fibrous = 2.42 ± 2.18 mm – tap = 0.67 ± 0.58 mm ($F = 6.28$, $P = 0.013$) and 20y300s: fibrous = 7.75 ± 3.29 mm – tap = 5.83 ± 1.38 mm ($F = 3.27$, $P = 0.076$) (**Table 6-4**)(**Annexe 10**).

Table 6-4 : Mean runoff (mm) and result from one-way ANOVA testing the influence of root type on runoff for each precipitation event. P and F values are indicated. Letters indicated significant differences by column

Precipitation events		Precipitation (mm)	Substrate humidity	Mean runoff (mm)	Root type			
Return period (year)	Time (sec)				Fibrous	Tap	F	P
2	160	7.4	Dry	0.08 ± 0.20	0.05 ± 0.10 a	0.12 ± 0.27 a	0.70	0.408
2	160	7.4	Humid	0.11 ± 0.22	0.08 ± 0.16 a	0.14 ± 0.27 a	0.40	0.532
2	300	8.5	Dry	0.41 ± 0.41	0.42 ± 0.45 a	0.39 ± 0.38 a	0.04	0.840
2	300	8.5	Humid	0.53 ± 0.74	0.81 ± 0.90 ab	0.24 ± 0.40 a	4.21	0.055
20	160	15.0	Dry	0.31 ± 0.43	0.34 ± 0.50 a	0.27 ± 0.35 a	0.17	0.671
20	160	15.0	Humid	1.54 ± 2.80	2.42 ± 2.18 b	0.67 ± 0.58 a	6.82	0.013
20	300	17.1	Dry	5.31 ± 1.40	5.16 ± 1.44 c	5.47 ± 1.41 b	0.44	0.597
20	300	17.1	Humid	6.79 ± 2.66	7.75 ± 3.29 d	5.83 ± 1.38 b	3.27	0.076

4.2.2. Influence of continuous vegetation traits on runoff

For precipitation with consequent runoff (>2mm - 20y300s precipitation events), influence of continuous vegetation traits on runoff quantity was tested with stepwise multiple regression to select the best model (lower AIC, **Annexe 11**). Runoff from precipitation on dry substrate decreased with initial substrate humidity ($R^2=0.75$), with final mean vegetation height ($R^2=0.77$) and with aerial biomass ($R^2=0.51$). Runoff for precipitation on humid substrate increased with initial substrate humidity ($R^2=96$) and decreased with final mean vegetation height ($R^2=0.60$) (**Table 6-5**).

The slope of marginal regressions between runoff and final mean height was statically (ANCOVA, $F=7.248$, $P=0.01$) different between 20y300s on dry (slope = -0.0077) and on humid (slope = -0.038) substrates.

Table 6-5 : Multiple stepwise regression of plant traits (vegetation height, aerial biomass, root biomass, cover and leaf area) and initial substrate humidity influencing the runoff from 20y300s precipitations on dry and humid substrates. Coefficient, P value and R^2 for marginal regression are indicated.

Precipitation events		Substrate humidity	Initial substrate humidity			Final mean height			Aerial biomass		
Return period (year)	Time (sec)		Coefficient	P	R^2	Coefficient	P	R^2	Coefficient	P	R^2
20	300	Dry	-1.40	0.005	0.75	-0.01	0.037	0.77	-0.05	0.04	0.51
20	300	Humid	3.06	<0.001	0.96	-0.02	0.016	0.60			

5. Discussion

Vegetation is considered a key compartment of the green roof ecosystem for water regulation (Brandão et al. 2017; Czemieli Berndtsson 2010; Nagase and Dunnett 2012), and, manipulating vegetation functional traits is advocated for optimizing green roof water retention (Lundholm et al. 2010; Nagase and Dunnett 2012). However, our study illustrates how vegetation trait impacts on green roof runoff depend strongly on precipitation regimes and precipitation history (dry or humid substrates), and cannot be generalized for all situations.

In our experiment, with low duration precipitations, runoff was significant only for higher precipitation regimes. Precipitations with a two years return period induced low runoff with more than 90% of precipitation retained in experimental green roofs. In contrast, higher precipitations with 20 years return period induced significant runoff reaching 30-40% of precipitation. The influence of precipitation intensity on green roof water retention has often been observed under natural precipitation. For smaller precipitation events (<10mm), Volder and Dvorak (2014), Getter et al. (2007), and VanWoert et al. (2005) found that vegetated green roofs retained 82% to 100% of the precipitation quantity, and for higher precipitation events (>10mm), the retention rate ranged from 30% to 70% of the precipitation quantity.

High water retention of green roofs, for all vegetation combinations at low precipitation regimes, indicated that variation of vegetation traits plays only a marginal role in water regulation in these conditions. In contrast, vegetation traits influenced runoff at higher precipitation regimes.

Root type influenced runoff quantity for precipitation with a 20 years return period on humid substrate. Plant combinations with tap roots displayed lower runoff than plant communities with fibrous roots. Fibrous roots can have a higher root density (MacIvor et al. 2018) than tap root systems and can reduce the available space to stock water in substrate, especially in humid substrates. Previous studies demonstrated the effect of root density on green roof runoff (MacIvor et al. 2018; Nagase and Dunnett

2012). In contrast to other studies (Zhang et al. 2018), we did not detect an effect of root biomass on runoff.

Aerial vegetation traits also influenced runoff in our experiment for higher precipitation regimes and both 'dry' and 'humid' substrates. Increase in vegetation height decreased significantly runoff for both dry and humid substrate, with an effect five times higher on humid than dry substrate. Vegetation height was not correlated to other traits measured in this study (biomass, leaf area, cover), suggesting an independent effect. Vegetation height has already been reported to influence green roof runoff (Brandão et al. 2017; Dunnett et al. 2008; Nagase and Dunnett 2012). Vegetation height can directly influence precipitation interception resulting in a delay in runoff, but interception is also related to leaf areas and vegetation architectural complexity (Geller and Smith 1982; Lundholm et al. 2010; Smith and Geller 1980). Increase in aerial biomass and vegetation cover also decreased runoff, respectively for dry and humid substrates. Both traits can play a role in precipitation interception, vegetation evapotranspiration and substrate evaporation (Lundholm et al. 2010; Nagase and Dunnett 2012; Wolf and Lundholm 2008).

The link between vegetation trait variation and runoff variation may be high, as exemplified by a 1/2 decrease in runoff for higher vegetation (40 cm: 1L) as compared to smaller vegetation (10cm: 2L) in humid substrate condition. Hence, using plant traits to design green roof plant communities may be a promising perspective to increase green roof water regulation efficiency. However, care should be taken to the large idiosyncratic pattern exemplified in our study with different effects of vegetation traits for different precipitation regimes and history. In addition, we demonstrated that plant traits databases may be poor predictors of realized plant traits, which can impede the use of plant traits for pragmatic and efficient green roof design by practitioners.

Chapitre 7

Discussion



Sylvain Boisson

1. Habitat analogue et toiture verte extensive

1.1. A quoi ressemble une toiture verte analogue ?

Le concept de l'habitat analogue délimite le cadre de cette thèse et fournit une base pour la sélection des espèces de toitures vertes extensives en utilisant leur taxonomie ou leurs traits fonctionnels. À travers les différents chapitres, nous avons pu constater les subtilités de l'utilisation de ce concept et les facteurs à considérer pour optimiser les services de soutien à la biodiversité et de contribution à l'hydrologie des toitures vertes extensives.

Le chapitre 2 confirme que les espèces de pelouses sèches, identifiées grâce à l'hypothèse de l'habitat analogue, peuvent constituer les principales composantes des communautés végétales des toitures vertes extensives lors de leur installation. Les espèces dominantes telles que *Anthoxanthum odoratum* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Echium vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sedum album* L., *Sedum rupestre* L. sont des espèces représentatives de la gamme des milieux de pelouses sèches (**Figure 7-1**). Cependant, le chapitre 4 complète cette hypothèse en démontrant l'importance de considérer les stratégies CSR des espèces afin d'affiner la sélection et met en évidence que les espèces de stratégie S semblent plus adaptées à se développer dans les conditions abiotiques des toitures vertes extensives. Les espèces de stratégie R ne développent pas un couvert important au cours du temps. L'analogie des toitures vertes ne peut donc pas être étendue à d'autres milieux urbains tels que les friches.

Les chapitres 2, 3 et 4 nous donnent un aperçu global du résultat d'une toiture verte extensive conçue comme un habitat analogue de milieux (semi-) naturels. Dans tous les cas, quelques espèces dominent le couvert de la communauté tandis que certaines espèces semées ne se développent pas et que les autres espèces semées ou spontanées sont présentes de façon éparse. Les communautés végétales sont principalement dominées par des espèces tolérantes au stress, alors que la banque de graines est majoritairement constituée d'espèces spontanées rudérales. Les communautés végétales d'une toiture verte sont dynamiques. Elles évoluent au cours du temps et en fonction des conditions microenvironnementales présentes à l'échelle de la toiture.



Figure 7-1 : Illustrations des espèces dominantes : *Anthoxanthum odoratum* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Echium vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sedum album* L., *Sedum rupestre* L.

1.2. Evolution temporelle des communautés végétales

Les chapitres 2 et 4 ont mis en évidence que la dynamique temporelle jouait un rôle plus important dans la composition taxonomique et fonctionnelle que les conditions microenvironnementales d'une toiture verte extensive.

1.2.1. Evolution taxonomique des communautés végétales

Une augmentation de la richesse spécifique au cours du temps a pu être constatée sur la toiture in situ dans le chapitre 2, mais cette tendance ne s'est pas confirmée dans les mésocosmes du chapitre 4. Seule l'augmentation du nombre d'espèces spontanées au cours du temps est commune entre les deux études, le nombre d'espèces semées ayant augmenté au cours du temps sur la toiture in situ analogue aux pelouses sèches et diminué dans les expérimentations de communautés végétales mixtes CSR. Cette différence sera abordée dans la partie **1.2.3**. La colonisation des espèces spontanées se fait principalement par des espèces anémochores ou zoochores (oiseaux ou personnes visitant la toiture) (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008). L'augmentation de la richesse en espèces spontanées au cours du temps, couplée à la diminution du nombre d'espèces semées, est souvent observée dans les communautés végétales des toitures vertes (Bates, Sadler, and Mackay 2013; Madre et al. 2014; Olly et al. 2011; Piana and Carlisle 2014; Thuring and Dunnett 2019).

Ces espèces spontanées dominent la banque de graines, mais très peu le couvert. Ce dernier est majoritairement composé d'espèces semées. Toutefois, la différence de composition entre le couvert végétal et la banque de graines tend à s'estomper au cours du temps. Les espèces de pelouses sèches semées présentes dans la banque de graines n'ont pas reconstitué leur stock de graines équivalent au semis initial. Dès lors, la réserve en graines s'épuise au cours du temps. Ce comportement est similaire dans leur milieu naturel. Les espèces de pelouses sèches ne disposent pas d'une banque de graines permanente et investissent davantage de ressources dans la survie individuelle que dans la production de graines (Bisteau and Mahy 2005; Bossuyt, Butaye, and Honnay 2006; Davies and Waite 1998; Eriksson and Eriksson 1997). Ainsi, la survie de ces espèces au cours du temps dépend principalement de la survie des individus matures et de la régénération directe à partir des productions annuelles de graines. À l'inverse, les espèces rudérales allouent leurs ressources à la production d'un grand nombre de graines et très peu dans le développement d'un large couvert végétal (Šerá and Šerý 2004), dominant ainsi la banque de graines des toitures vertes mais très peu leur couvert.

La colonisation des espèces spontanées sur une toiture verte permet de diversifier les communautés végétales en intégrant des espèces qui supportent les conditions spécifiques d'une toiture verte extensive (Olly et al. 2011). Ces espèces sont principalement des espèces locales et dépendent de l'environnement à proximité de la toiture. Dans cette thèse, la dynamique des communautés végétales a été étudiée sur un seul site. La dynamique de colonisation des espèces spontanées pourrait donc être différente d'une situation à l'autre suivant le contexte paysager. Cependant, le chapitre 4 révèle qu'un semi diversifié comprenant des espèces de stratégies C, S et R ne se maintient pas au cours du temps, peu importe les conditions de profondeur ou de

fertilisation du substrat. Bien que les espèces spontanées soient majoritairement des espèces de stratégie R, elles ne maintiennent pas un couvert important au cours du temps. De manière globale, le couvert des communautés végétales des toitures vertes extensives resterait dominé par des espèces de stratégie S, typiques des milieux stressants, indépendamment de la colonisation d'espèces spontanées et du contexte paysager.

1.2.2. Evolution de la composition fonctionnelle des communautés végétales

Parallèlement à la composition taxonomique, la composition fonctionnelle, et donc les stratégies CSR, évoluent aussi au cours du temps. La stratégie de tolérance au stress (S) devient dominante dans la composition de la communauté végétale que ce soit pour le chapitre 2 ou 4, et ce même au départ d'un semi diversifié. Cependant, l'évolution des deux autres stratégies C et R diffère entre ces deux chapitres. En effet, la stratégie C augmente au cours du temps sur la toiture in situ dans le chapitre 2 mais la tendance inverse s'observe dans les mésocosmes du chapitre 4. L'évolution de la stratégie R est moins évidente.

Selon Grime (1988), l'évolution des stratégies CSR d'une succession primaire est caractérisée par une dominance de la stratégie S dans un premier temps et qui sera ensuite remplacée par la stratégie C. Cette tendance est discutée. En effet, la littérature ne s'accorde pas sur l'évolution des stratégies CSR de la communauté végétale des toitures vertes (Brown and Lundholm 2015; Catalano et al. 2016; Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018; Thuring and Dunnett 2019). Ces divergences ont pu être observées entre le chapitre 2 et le chapitre 4 de cette thèse. In situ dans le chapitre 2, à partir d'un semi d'espèces de pelouses sèches, l'évolution des stratégies CSR est cohérente avec la dynamique de succession primaire développée par Grime (1988). Tandis que les mésocosmes du chapitre 4, avec au départ un semi de composition fonctionnelle diversifiée des stratégies C, S et R, ne sont pas caractérisés par cette tendance. Ces deux chapitres se concentrent sur le même laps de temps de quatre ans qui correspond aux premiers stades de la succession primaire, l'installation et l'évolution des premières années. D'autres études se concentrent sur un pas de temps plus long pour étudier cette dynamique d'évolution des stratégies CSR des toitures vertes extensives (Catalano et al. 2016; Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018). De manière générale, la dominance de la stratégie S est démontrée par plusieurs études (Catalano et al. 2016; Thuring and Dunnett 2019; Van Mechelen et al. 2014). La présence d'espèces de stratégies R peut s'expliquer par la dispersion répétée de propagules (Buffam and Mitchell 2015; Catalano et al. 2016; Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018; Thuring and Dunnett 2019), et sa diminution peut être expliquée par l'absence de perturbations (Kelly Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018). Bien que les espèces spontanées soient bien souvent des espèces rudérales et que celles-ci dominent la banque de graines, elles ne deviennent pas dominantes dans le couvert de la végétation au cours du temps.

1.2.3. Influence des systèmes expérimentaux sur les dynamiques temporelles des communautés végétales

Les différences de dynamique dans la composition taxonomique ou fonctionnelle des communautés végétales entre les chapitres 2 et 4 peuvent s'expliquer notamment par la sélection des espèces lors du semi initial. En effet, in situ dans le chapitre 2, la gamme d'espèces de départ est limitée, car seules les espèces caractéristiques des pelouses sèches sont sélectionnées. Toutefois, dans les mésocosmes du chapitre 4, les espèces proviennent d'une gamme plus large d'habitats et de stratégies. Cette différence peut donc expliquer la perte d'espèces observée au cours du temps dans le chapitre 4 ainsi que les variations de dynamique des stratégies CSR.

De plus, bien que l'utilisation des mésocosmes permette d'étudier des paramètres difficilement mesurables sur les toitures vertes en situation réelle, certaines limites à ces systèmes sont observables. Les différences observées entre les chapitres 2 et 4 pourraient découler, non seulement, des différentes communautés végétales semées, mais aussi de l'utilisation de systèmes expérimentaux différents. En effet, la dynamique de végétation et les flux d'eau des mésocosmes peuvent être différents par rapport à une situation réelle, car le volume de sol est réduit et s'assèche plus rapidement. La dynamique végétale sur le long terme pourrait être influencée par la taille des mésocosmes et par leur disposition au sol qui facilite la colonisation d'espèces spontanées.

Les variations interannuelles ont été observées et sont notamment expliquées par les conditions météorologiques. In situ dans le chapitre 2, le couvert de la végétation n'a pas évolué de manière linéaire au cours du temps, avec un pic observé lors de la deuxième année. Dans cette thèse, ces variations de développement de couverts sont notamment influencées par les variations météorologiques qui peuvent limiter le développement de la végétation. Par exemple, la sécheresse printanière observée en 2022 (IRM 2022) a conduit à un développement plus limité de la végétation cette année-là. Les phénomènes de sécheresses printanières et de fortes précipitations devenant de plus en plus fréquents en Europe tempérée en raison du réchauffement climatique (Seneviratne et al. 2021), l'évolution d'une toiture verte au cours du temps dépendra donc des conditions météorologiques au printemps, mais aussi du développement végétal des années précédentes. Dans ce contexte, il est essentiel de sélectionner une large gamme d'espèces et de favoriser les espèces tolérantes au stress afin de garantir la survie et le développement d'au moins une partie des espèces qui assureront un développement végétal lors des années les plus sèches, telle que l'a été l'année 2022.

Pour diversifier les toitures vertes extensives, il est essentiel d'utiliser les traits fonctionnels pour identifier les espèces potentielles adaptées à ces milieux. Cette approche complète l'hypothèse de l'habitat analogue, car il n'est pas réalisable de tester individuellement toutes les espèces des habitats analogues. La sélection des habitats analogues et de leurs espèces devrait donc favoriser les espèces de stratégies S parmi les espèces des milieux pionniers, des pelouses sèches et des milieux xériques.

1.3. Evolution des communautés végétales selon les conditions micro environnementales

Bien que moins prononcée que la dynamique temporelle dans les gammes de conditions explorées dans cette thèse, l'influence des conditions microenvironnementales à l'échelle d'une toiture verte extensive modifie également la composition fonctionnelle et taxonomique des communautés végétales.

Cependant, l'effet des conditions microenvironnementales n'est pas constant dans le temps et dépend du facteur qui les induit.

L'expérience en mésocosmes du [chapitre 4](#) met en évidence que l'effet de l'apport de fertilisant est plus marqué sur les communautés végétales lors de la première année d'installation qu'après 4 ans de développement. Les variations liées à la fertilisation s'estompent au cours du temps, en raison de la perte des éléments, ce qui entraîne une réduction des différences de conditions microenvironnementales entre les modalités. Les communautés végétales qui s'étaient différenciées la première année selon le niveau de fertilisation tendent à se ressembler au cours du temps. Cette tendance est renforcée par la perte en espèces observée au cours du temps.

Les variations de profondeurs de substrat étudiées en mésocosmes dans le [chapitre 4](#) et in situ dans le [chapitre 2](#) combinées aux variations d'ensoleillement, influencent la composition taxonomique et fonctionnelle tout au long du développement de la végétation.

In situ, les zones les plus stressantes (faible profondeur de substrat et ensoleillement important) ont un couvert végétal moins développé et composé principalement d'espèces xérophiles, comparées aux zones les moins stressantes (grande profondeur de substrat et ensoleillement faible) qui ont un couvert plus important et composé d'espèces mésophiles ([chapitre 2](#)). Les zones les plus stressantes ont donc une plus grande proportion de sol nu. La proportion de sol nu pourrait influencer la densité de la banque de graines (Vanstockem, Somers, and Hermy 2019) mais l'étude de la banque de graines in situ du [chapitre 3](#) ne confirme pas cette hypothèse.

En mésocosmes, le succès des stratégies CSR est également influencé par la profondeur du substrat ([chapitre 4](#)). Les espèces tolérantes au stress (S) ont un couvert relatif plus important dans les zones plus stressantes, où la profondeur de substrat est plus faible.

In situ, les conditions microenvironnementales influencent également l'évolution des propriétés du substrat par l'intermédiaire des variations de développement de la végétation ([chapitre 2](#)). Ces différenciations de substrat pourraient accentuer le développement de communautés végétales distinctes selon les conditions microenvironnementales. En modulant les conditions microenvironnementales d'une toiture verte, il serait possible de créer des communautés végétales hétérogènes à l'échelle de la toiture, favorisant ainsi le développement d'espèces et de stratégies spécifiques à différentes zones de la toiture (Bates, Sadler, and Mackay 2013; Thuring and Dunnett 2019). Par exemple, en variant les profondeurs de substrat, des microclimats différents et des zones ombragées pourraient être créés.

1.4. Constituer des communautés végétales

La composition des communautés végétales dépend donc de nombreux facteurs tels que les conditions abiotiques et la dynamique temporelle, comme mis en avant dans cette thèse. Plusieurs filtres peuvent influencer cette composition. Le filtre à la dispersion joue un rôle très important. En milieu urbain, le pool d'espèces adaptées aux toitures vertes n'est pas toujours présent dans le paysage. Grâce au semi d'espèces sélectionnées sur base de l'hypothèse de l'habitat analogue, ce filtre peut être levé. Le filtre à la dispersion influence plutôt la composition en espèces spontanées.

Le filtre biotique n'a pas été abordé dans cette thèse, mais les interactions entre espèces modifient également la composition des communautés végétales. Sur les toitures vertes extensives, le comportement de facilitation peut être observé. Bien souvent, le sedum agit comme une espèce nurse et facilite l'installation d'autres espèces dans son environnement immédiat (Butler and Orians 2011). Le couvert en sedum des toitures vertes étant assez développé, ce comportement de facilitation peut être important et structurer la dynamique spatiale des communautés végétales. D'autres interactions interspécifiques pourraient être observées. La présence d'espèces de la famille des fabacées, telles que *Anthyllis vulneraria* L., *Medicago lupulina* L., *Vicia sativa* L., *Trifolium pratense* L. et *Trifolium arvense* L., pourrait influencer l'installation d'autres espèces. Les fabacées ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique grâce à la symbiose de bactéries Rhizobium. La présence de nodosité sur les racines des fabacées permet d'attester de cette symbiose. D'autres espèces peuvent donc profiter de cette accumulation de l'azote pour se développer, surtout dans un contexte de substrat pauvre de toitures vertes. Dans cette thèse, le couvert de ces espèces de fabacées peut atteindre 20% et, parmi ces cinq espèces, trois sont des espèces spontanées qui dépendent donc du contexte paysager. Le rôle des fabacées dans le développement des communautés végétales de toiture verte extensive a été très peu étudié (Dusza et al. 2017).

2. Contribution des communautés végétales à la régulation hydrologique

2.1. Effet de la présence des toitures vertes

Les chapitres 5 et 6 mettent en évidence l'effet de la présence des toitures vertes dans la réduction des quantités d'eau écoulées à des échelles différentes. Sur le long terme, les résultats du chapitre 5 indiquent que la moitié des précipitations sont retenues dans le système sur une période d'un an. Sur une échelle de 3 jours, ce pourcentage est en moyenne de 75% (chapitre 5) et peut atteindre 90 à 100% pour les plus faibles précipitations sur de courtes durées (chapitres 5 et 6). Ces valeurs, bien que dépendantes d'autres variables explorées par la suite dans cette thèse, soulignent l'intérêt des toitures vertes extensives dans la réduction de l'eau de ruissellement après une précipitation, limitant ainsi le volume d'eau évacué dans les canalisations urbaines.

2.2. Influence des traits fonctionnels de la végétation analogue sur l'hydrologie d'une toiture verte

Diversifier les espèces des toitures vertes, comme présenté dans la première partie de cette thèse, permet aussi de diversifier les traits fonctionnels des espèces végétales. Le chapitre 5 étudie si les traits fonctionnels de la végétation influencent la réduction de l'eau écoulee au travers du système, et à quelle échelle, comparé à l'effet du substrat et des paramètres météorologiques. Cette expérience sous pluie naturelle permet d'étudier ces interactions sous différentes gammes de précipitations. Le chapitre 6 complète l'étude de l'influence des traits fonctionnels de la végétation sur l'écoulement de l'eau, en testant différentes intensités de précipitations contrôlées.

Les résultats du chapitre 5 indiquent que l'écoulement de l'eau dépend principalement des conditions météorologiques (précipitation et température) et de la dernière précipitation (étudiée au travers de l'humidité du substrat). Les traits fonctionnels de végétation n'interviennent que lors de faibles précipitations (<4.25mm) (chapitre 5) et seulement quand les quantités d'eau écoulées dépassent 2 mm (chapitre 6). Dans ces gammes de valeurs, seules la hauteur de végétation, la biomasse aérienne (chapitres 5 et 6) et le type de racine (chapitre 6) ont été identifiées comme des traits fonctionnels influençant la quantité d'eau écoulee, mais dans une moindre mesure que les paramètres précédemment cités.

Pendant des épisodes de faibles précipitations (<4mm), qui correspondent à 25% des événements de précipitations sur un an dans la zone étudiée, la quantité d'eau écoulee peut être réduite jusqu'à 50% si la hauteur de végétation est triplée ou la biomasse aérienne quadruplée (chapitre 5). Lorsque les précipitations sont plus intenses mais sur de courtes durées (17mm pendant 5 min), la quantité d'eau écoulee peut être réduite jusqu'à 50% si la hauteur est quadruplée. L'utilisation d'espèces aux racines pivotantes permet de retenir 65% de l'eau précipitée contre 55% pour les espèces aux racines fibreuses (chapitre 6). Ces valeurs dépendent donc du régime de précipitation, mais aussi de l'humidité du substrat au moment de la précipitation. Ce dernier paramètre est principalement influencé par les précipitations précédentes.

L'effet relatif de la variation des traits reste faible comparé à l'effet des conditions météorologiques.

L'écologie fonctionnelle abordée dans cette partie, bien que complétant l'étude taxonomique, présente aussi quelques limites. Le chapitre 6 met en évidence que l'utilisation des valeurs moyennes des traits fonctionnels des espèces, obtenues de bases de données, ne garantit pas toujours d'obtenir la composition fonctionnelle attendue au sein des communautés végétales. Les bases de données des traits fonctionnels des espèces végétales compilent les valeurs observées dans la littérature scientifique. La plasticité phénotypique des espèces ne permet pas toujours d'observer les valeurs de traits attendues dans la littérature. Les conditions stressantes d'une toiture verte extensive, n'assurant pas les conditions optimales au développement de la végétation, pourraient modifier les valeurs de traits fonctionnels des individus, une croissance plus lente entraînant une biomasse aérienne moins développée par exemple. Cette limite est à considérer lors du choix des espèces et pourrait limiter l'utilisation des traits fonctionnels dans le design des toitures vertes.

Pour les chapitres 5 et 6, les traits fonctionnels mesurables à l'échelle de l'individu ont été utilisés dans les analyses en exploitant leurs moyennes. Les variations de valeurs des traits à l'échelle des unités expérimentales n'ont donc pas été considérées. La complexité architecturale de chaque communauté végétale n'a pas été prise en compte alors que celle-ci peut aussi modifier la dynamique d'écoulement de l'eau (Lundholm et al. 2010). D'autres expériences portant sur les effets de la complexité architecturale et des variations de valeurs de traits fonctionnels au sein de la communauté végétale sur l'écoulement de l'eau pourraient compléter la compréhension de l'influence des traits fonctionnels sur les flux d'eau.

2.3. Quel est le rôle réel de la végétation des toitures vertes dans le cycle hydrologique ?

La présence de toitures vertes peut réduire de manière significative les quantités d'eau écoulées. Toutefois, dans cette thèse, seul le rôle de la végétation a été étudié.

L'ensemble des expérimentations menées dans cette thèse utilisent la même couche de drainage Fixodrain® XD 20 Zinco®, qui peut stocker jusque 3L/m² et évacue 0.52L/(s.m) sur une pente de 2%. L'utilisation d'une couche de drainage aux paramètres différents pourrait modifier l'écoulement de l'eau en retenant plus ou moins d'eau dans le système, ce qui modifierait par conséquent la teneur en eau du substrat et donc potentiellement le développement végétal. Aussi, l'utilisation mésocosmes en système plus petit avec des parois plus exposées auront tendance à s'assécher plus vite. L'utilisation d'un volume de sol plus faible peut induire des flux hydriques différents de ceux observés sur une toiture verte en situation réelle sur un toit.

L'influence de la variation des caractéristiques de la végétation sur le ruissellement de l'eau reste limitée aux petites pluies distantes les unes des autres. La recherche sur le rôle des toitures vertes extensives dans le cycle hydrologique devrait aussi considérer l'étude du retour de l'eau dans l'atmosphère grâce à l'évapotranspiration. En effet, l'enjeu de maintenir le cycle hydrologique complet en ville est important

face à la perte de la végétation en centre urbain (Richards and Belcher 2020) et l'augmentation des épisodes de sécheresse en ville causés par le changement climatique (Dodman et al. 2022). De plus, dans le cadre de l'association de panneaux photovoltaïques sur les toitures vertes, la végétation, grâce à l'action de l'évapotranspiration, améliore l'efficacité de la production électrique (Schindler et al. 2016).

2.4. Interaction substrat-végétation-eau

La sélection du substrat et des conditions microenvironnementales lors de la mise en place d'une toiture est importante car, en plus de modifier la composition spécifique des communautés végétales, le développement plus important du couvert dans certaines zones de la toiture pourrait réduire la quantité d'eau écoulée. La sélection appropriée des espèces pour les toitures extensives doit donc considérer un ensemble de facteurs tels que leurs habitats naturels d'origine, leur stratégie CSR et leurs traits fonctionnels individuels, couplés aux conditions microenvironnementales observées à l'échelle de la toiture. Cette sélection optimisée est d'autant plus importante compte tenu des changements climatiques attendus, caractérisés par des précipitations plus intenses et des périodes de sécheresse plus fréquentes en Europe tempérée (Seneviratne et al. 2021).

La composition du substrat est un facteur sous-jacent à l'ensemble des dynamiques évoquées précédemment. La texture, la proportion en nutriment, le type de matériaux utilisés ou encore l'évolution au cours du temps des propriétés du substrat modifient le développement de la végétation et l'écoulement de l'eau. Etant donné que la végétation influence également l'écoulement en eau, il est difficile de distinguer l'effet de chaque compartiment et de délier cette interaction eau-substrat-végétation. Les [chapitres 5 et 6](#) étudient ces éléments au travers de différentes expériences qui permettent d'isoler l'effet de chaque facteur indépendamment. Ces chapitres mettent en avant que l'influence des traits fonctionnels de la végétation est limitée à une gamme de faibles précipitations et dépend de l'humidité du substrat, liée notamment à sa composition. Il est, par conséquent, important de prendre en considération ces éléments avant d'extrapoler les conclusions à d'autres situations.

Les deux substrats utilisés ne présentent pas de différences notables, que ce soit du point de vue de leur analyse granulométrique ou de leur influence sur le ruissellement de l'eau ([chapitre 5](#)). Dans ce chapitre, nous étudions un substrat commercial classique pour toitures vertes extensives et un substrat créé par nos soins qui est composé de matériaux locaux recyclés locaux. Les éléments grossiers de ce substrat sont un mélange de briques et de céramiques concassées issus de la destruction de bâtiment, fourni par Tradecowall®. Il est donc possible de créer un substrat basé sur le recyclage de matériaux locaux pour construire des toitures vertes extensives biodiversifiées.

3. Les toitures vertes diversifiées grâce à l'hypothèse de l'habitat analogue et aux traits fonctionnels, une solution face au marché des toitures vertes monospécifiques ? Apport de la thèse et recommandations

Actuellement, la plupart des entreprises spécialisées dans la construction et l'installation de toitures vertes proposent des solutions « clés en main » telles que des tapis de *sedum* ou autres produits similaires pour les toitures vertes extensives. Ces solutions ne sont pas adaptées ni au climat local ni au contexte biogéographique. Les espèces proposées sont essentiellement des espèces exotiques, et l'utilisation d'espèces locales est rare (Sutton et al. 2012). Bien que ces solutions permettent d'obtenir un aspect vert et végétalisé dès l'installation de la toiture, les services écosystémiques qu'elles fournissent, largement mis en avant par ces entreprises, sont dérisoires et négligeables (Farrell et al. 2022; Thuring and Grant 2015). La mise en place de toitures vertes est victime de greenwashing (Galecka-Drozda et al. 2021; Perini and Novi 2014) et l'installation de toitures vertes composées d'espèces locales et de communautés végétales diversifiées, réfléchies en fonction des conditions de la toiture et de l'environnement immédiat, qui rendent effectivement les services attendus mais dont l'aspect visuel varie au cours du temps, pourrait pâtir de ce marché de toitures juste « vertes ».

3.1. Sélection des espèces

Cette thèse apporte des éléments de recommandations pour le design de toitures vertes extensives diversifiées en lien aux services de support à la biodiversité et de la régulation hydrologique. A partir de 5-10 centimètres de profondeur de substrat, il est possible de créer des toitures vertes diversifiées. La sélection des espèces à l'installation est un point central et doit être adaptée selon la zone biogéographique et les services écosystémiques désirés. Une sélection optimale des espèces semées au départ a pour objectif de créer des communautés végétales les plus résilientes et résistantes possibles face aux différents stress rencontrés sur une toiture verte extensive.

Selon les habitats présents dans la région biogéographique, les espèces recommandées sont des espèces qui supportent les conditions sèches et stressantes d'une toiture verte extensive comme par exemple les espèces des milieux pionniers, des pelouses sèches ou encore des milieux xériques. Les espèces de la stratégie S sont à favoriser car elles représentent une part importante dans la constitution des communautés végétales des toitures vertes extensives.

Pour la zone d'étude de cette thèse, nous avons pu mettre en évidence une série d'espèces qui peuvent constituer les éléments principaux des communautés végétales : *Anthoxanthum odoratum* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Echium vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sedum album* L., *Sedum rupestre* L. (**Figure 7-1**). D'autres espèces telles que *Briza media* L., *Daucus carota* L., *Dianthus*

carthusianorum L., *Medicago lupulina* L., *Papaver argemone* L., *Sanguisorba minor* Scop., *Scabiosa columbaria* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, *Sonchus oleraceus* L., *Trifolium arvense* L., *Trifolium pratense* L., *Verbascum* sp. et *Vicia sativa* L. sont des espèces compagnes et complètent les communautés végétales. Parmi ces espèces semées, seule une fraction de la diversité floristique des pelouses sèches a été testée dans les différentes études de cette thèse. En effet, ces milieux présentent l'une des diversités floristiques locales les plus riches d'Europe tempérée (Piqueray et al. 2007). Seulement, la disponibilité commerciale des graines de ces espèces est limitée, et a restreint la possibilité de sélection d'espèces pour les études menées dans cette thèse. D'autres espèces floristiques de ces milieux pourraient donc être des candidats potentiels pour diversifier la composition des communautés végétales de toitures vertes extensives. Pour cela, il est important que ces graines soient disponibles sur le marché.

Aussi, une meilleure connaissance de l'effet des traits de végétation permet d'améliorer le service de régulation de l'eau en effectuant une meilleure sélection d'espèces, favorisant les espèces avec une plus grande hauteur de végétation et développant une plus grande biomasse aérienne. Cette sélection élargit ainsi la gamme d'espèces utilisées sur les toits verts extensifs au-delà des espèces de *sedum* typiques qui ont un faible impact sur la réduction du ruissellement (Dunnett, Nagase, and Hallam 2008). Cependant, les traits de la végétation jouent un rôle assez limité dans la réduction de la quantité d'eau ruisselée.

La sélection des espèces doit également considérer les conditions microenvironnementales de la toiture verte. Selon le microclimat observé, des espèces différentes peuvent se développer sur diverses zones de la toiture, créant des communautés végétales hétérogènes (Bates, Sadler, and Mackay 2013; Thuring and Dunnett 2019), et diversifiant la composition taxonomique et fonctionnelle globale à l'échelle de la toiture verte extensive mise en place. Dans les zones les plus ombragées, des espèces de pelouses sèches mésophiles peuvent se développer, tandis que dans les zones les plus ensoleillées, les espèces de pelouses sèches xérophiles sont à privilégier.

3.2. Gestion

Ces toitures vertes diversifiées n'ont besoin que de très peu d'entretien. Sur l'expérience menée in situ, l'intervention s'est limitée à l'arrachage des débris de végétation une seule fois après les quatre années d'étude. Aucun arrosage ou sursemis n'a été effectué. Les conditions abiotiques limitant fortement le développement de la végétation, les toitures vertes extensives ne demandent pas d'interventions supplémentaires. Toutefois, une fois par an, il peut être nécessaire de vérifier les installations pour éviter l'obstruction des zones d'évacuation de l'eau.

Selon la visibilité de la toiture par rapport à l'environnement urbain, un certain aspect esthétique peut être recherché. L'aspect visuel des toitures vertes développées dans cette thèse évolue au cours du temps et est lié aux conditions météorologiques. Ces toitures vertes, composées de communautés végétales diversifiées, offrent une palette de couleurs lors de la floraison qui évolue mois après mois. La diversité des

hauteurs de végétation et des espèces apporte un aspect plus naturel que les toitures vertes couvertes de tapis de sedum. Il est important de noter que ces toitures vertes diversifiées ne restent parfois pas vertes toute l'année, notamment en hiver (**Figure 7-2**). Aussi, en cas de sécheresse lors du développement végétal, certaines espèces peuvent ne pas se développer cette année-là. Néanmoins, ces espèces sont résilientes, il est tout à fait possible qu'après le retour des précipitations, la toiture reprenne des couleurs (**Figure 7-3**).

Il est fréquent d'observer une perte d'espèces semées au cours du temps dans les communautés végétales établies (Bates, Sadler, and Mackay 2013; Dunnett, Nagase, and Hallam 2008; Madre et al. 2014; Thuring and Dunnett 2019). Si une série d'espèces désirées disparaît au cours du temps, des sursemis ponctuels peuvent être réalisés afin de compenser cette disparition. Les espèces déjà en place sur la toiture telles que les sedum pourraient également faciliter l'établissement et la germination de ce nouveau semis (Callaway and Walker 1997).

Dans le chapitre 3, nous avons pu observer la présence d'espèces exotiques envahissantes telles que le *Buddleja davidii* Franch. Il est important de surveiller et de contrôler le développement de ces espèces invasives par un arrachage annuel ou biennuel (Monty et al. 2019; Tallent-Halsell and Watt 2009).



Figure 7-2 : Illustration de la toiture in situ en hiver (février 2022)



Figure 7-3 : Evolution d'une zone ombragée de la toiture in situ après un épisode de sécheresse printanier

3.3. *Etudes futures*

Cette thèse ouvre des portes pour les recherches futures au sujet des toitures vertes extensives.

Au niveau des communautés végétales, l'étude des dynamiques interspécifiques telles que le phénomène de facilitation pourrait permettre d'affiner les propositions de mise en place des communautés végétales, en proposant par exemple des semis différés, un premier semi d'espèces nurses suivi d'un autre semi d'espèces facilitées.

L'étude de la taille des parcelles n'a pas été abordée dans cette thèse. Des zones de toitures vertes plus petites pourraient être soumises à des variations de conditions environnementales plus extrêmes.

Au niveau de l'étude du substrat, cette thèse ouvre la porte à la création de substrats basés sur le recyclage de matériaux locaux. L'étude de ces substrats au niveau de leur comportement hydrologique et de l'évolution temporelle de leurs paramètres physicochimiques pourrait permettre de proposer une gamme de substrats adaptés aux différentes situations rencontrées.

Finalement, l'évapotranspiration des toitures vertes devrait être un point d'étude car ce sujet est rarement abordé dans ce cadre.

L'étude de toitures vertes en situation réelle reste rare. Bien que l'étude en mésocosme offre une meilleure compréhension des effets de certains paramètres, le suivi de toitures vertes in situ est essentiel pour connaître leurs effets en situation réelle. La mise en place de toitures vertes dédiées à la recherche pourrait permettre d'étudier les dynamiques et l'évolution temporelle de leurs différents composants sur le long terme. Ces toitures pourraient notamment être utiles pour analyser de manière plus précise et sur le long terme les flux hydriques. L'installation d'un système de mesure de l'eau ruisselée, de l'eau précipitée, ainsi que des capteurs d'humidité dans le substrat permettrait d'évaluer les quantités d'eau évapotranspirées.

Références



- Agulhon, M., F. Choay, C. Maurice, Y. Lequin, and M. Roncayolo. 1998. *La ville de l'âge industriel - Le cycle haussmannien*. Seuil. Paris. <https://www.eyrolles.com/BTP/Livre/la-ville-de-l-age-industriel-le-cycle-haussmannien-9782020343114/>.
- Albrecht, Harald, Elisabeth Eder, Thomas Langbehn, and Clara Tschiersch. 2011. 'The Soil Seed Bank and Its Relationship to the Established Vegetation in Urban Wastelands'. *Landscape and Urban Planning* 100 (1–2): 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.11.011>.
- Aloisio, Jason M., Matthew I. Palmer, Amy R. Tuininga, and James D. Lewis. 2019. 'Plant Colonization of Green Roofs Is Affected by Composition of Established Native Plant Communities'. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2018.00238>.
- Anderson, Malcolm, John Lambrinos, and Erin Schroll. 2010. 'The Potential Value of Mosses for Stormwater Management in Urban Environments'. *Urban Ecosystems* 13 (September): 319–32. <https://doi.org/10.1007/s11252-010-0121-z>.
- Arnold, Chester L., and C. James Gibbons. 1996. 'Impervious Surface Coverage: The Emergence of a Key Environmental Indicator'. *Journal of the American Planning Association* 62 (2): 243–58. <https://doi.org/10.1080/01944369608975688>.
- Arrif, Teddy, Nathalie Blanc, and Philippe Clergeau. 2011. 'Trame verte urbaine, un rapport Nature – Urbain entre géographie et écologie'. *Cybergeo: European Journal of Geography*, December. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.24862>.
- Baldocchi, D. D., S. B. Verma, N. J. Rosenberg, B. L. Blad, A. Garay, and J. E. Specht. 1983. 'Leaf Pubescence Effects on the Mass and Energy Exchange Between Soybean Canopies and the Atmosphere¹'. *Agronomy Journal* 75 (3): 537–43. <https://doi.org/10.2134/agronj1983.00021962007500030028x>.
- Barbour, Michael, and Jack Burk. 1987. 'Chapter 9 Methods of Sampling the Plant Community'. In *Terrestrial Plant Ecology*, Third edition, 31.
- Barnes, Kent, John Morgan, and Martin Roberge. 2000. *IMPERVIOUS SURFACES AND THE QUALITY OF NATURAL AND BUILT ENVIRONMENTS*.
- Basto, Sofía, Ken Thompson, J. Philip Grime, Jason D. Fridley, Sara Calhim, Andrew P. Askew, and Mark Rees. 2018. 'Severe Effects of Long-Term Drought on Calcareous Grassland Seed Banks'. *Npj Climate and Atmospheric Science* 1 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41612-017-0007-3>.
- Bates, Douglas, Martin Macchler, Ben Bolker, and Steven Walker. 2020. 'Linear Mixed-Effects Models Using "Eigen" and S4'. Package 'lme4'. 2020. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>.
- Bates, Jon P. Sadler, and Rae Mackay. 2013. 'Vegetation Development over Four Years on Two Green Roofs in the UK'. *Urban Forestry & Urban Greening* 12 (1): 98–108. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2012.12.003>.
- Bekker, R. M., J. P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson, and J. H. Willems. 1998. 'Seed Size, Shape and Vertical

- Distribution in the Soil: Indicators of Seed Longevity'. *Functional Ecology* 12 (5): 834–42. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00252.x>.
- Belmonte Serrato, F., and A. Romero Diaz. 1998. 'A Simple Technique for Measuring Rainfall Interception by Small Shrub: "Interception Flow Collection Box"'. *Hydrological Processes* 12 (3): 471–81. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(19980315\)12:3<471::AID-HYP586>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(19980315)12:3<471::AID-HYP586>3.0.CO;2-E).
- Bertness, Mark D., and Ragan Callaway. 1994. 'Positive Interactions in Communities'. *Trends in Ecology & Evolution* 9 (5): 191–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4).
- Bisteau, Emmanuelle, and Grégory Mahy. 2005. 'A Landscape Approach for the Study of Calcareous Grassland Plant Communities'. *BASE*, January. <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=1488>.
- Bossuyt, B., J. Butaye, and O. Honnay. 2006. 'Seed Bank Composition of Open and Overgrown Calcareous Grassland Soils—a Case Study from Southern Belgium'. *Journal of Environmental Management* 79 (4): 364–71. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.08.005>.
- Bouzouidja, Ryad, Gustave Rousseau, Violaine Galzin, Rémy Claverie, David Lacroix, and Geoffroy Séré. 2018. 'Green Roof Ageing or Isolatic Technosol's Pedogenesis?' *Journal of Soils and Sediments* 18 (2): 418–25. <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1513-3>.
- Bradbury, Catlin. 2021. 'Functional Difference in Plant Communities as a Driver of Green Roof Ecosystem Services'. Halifax, Nova Scotia: Saint Mary. <http://library2.smu.ca/xmlui/handle/01/29518>.
- Brandão, Carolina, Maria do Rosário Cameira, Fernanda Valente, Ricardo Cruz de Carvalho, and Teresa A. Paço. 2017. 'Wet Season Hydrological Performance of Green Roofs Using Native Species under Mediterranean Climate'. *Ecological Engineering* 102 (May): 596–611. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.02.025>.
- Brown, Charlotte, and Jeremy Lundholm. 2015. 'Microclimate and Substrate Depth Influence Green Roof Plant Community Dynamics'. *Landscape and Urban Planning* 143 (November): 134–42. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.07.009>.
- Buffam, Ishi, and Mark Mitchell. 2015. 'Nutrient Cycling in Green Roof Ecosystems'. In , 107–37. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14983-7_5.
- Butler, Colleen, and Colin M Orians. 2009. 'Session 3.3: Natives vs. Non-Natives, The Debate on the Merits of Each Continues'. *Conference Proceedings*, 1–14.
- Butler, Colleen, and Colin M. Orians. 2011. 'Sedum Cools Soil and Can Improve Neighboring Plant Performance during Water Deficit on a Green Roof'. *Ecological Engineering* 37 (11): 1796–1803. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.06.025>.
- Caccianiga, Marco, Alessandra Luzzaro, Simon Pierce, Roberta M. Ceriani, and Bruno Cerabolini. 2006. 'The Functional Basis of a Primary Succession

- Resolved by CSR Classification'. *Oikos* 112 (1): 10–20. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x>.
- Callaghan, Benz. 2018. 'Green Roofs Social and Aesthetic Aspects'. In *Nature Based Strategies: Social, Economic and Environmental*. Vol. 4.2.
- Callaway, Ragan M., and Lawrence R. Walker. 1997. 'Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities'. *Ecology* 78 (7): 1958–65. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2).
- Calviño, A.A., J. Tavella, H.M. Beccacece, E.L. Estallo, D. Fabián, M.L. Moreno, A. Salvo, and M.S. Fenoglio. 2023. 'The Native - Exotic Plant Choice in Green Roof Design: Using a Multicriteria Decision Framework to Select Plant Tolerant Species That Foster Beneficial Arthropods'. *Ecological Engineering* 187. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106871>.
- Carter, Timothy, and C. Rhett Jackson. 2007. 'Vegetated Roofs for Stormwater Management at Multiple Spatial Scales'. *Landscape and Urban Planning* 80 (1): 84–94. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.005>.
- Catalano, Chiara, Corrado Marcenò, Vito Armando Laudicina, and Riccardo Guarino. 2016. 'Thirty Years Unmanaged Green Roofs: Ecological Research and Design Implications'. *Landscape and Urban Planning* 149 (May): 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.01.003>.
- Chenot, Julie, Élie Gaget, Cannelle Moinardeau, Baptiste Regnery, Elise Buisson, and Thierry Dutoit. 2017. 'Substrate Composition and Depth Affect Soil Moisture Behavior and Plant-Soil Relationship on Mediterranean Extensive Green Roofs'. In . <https://doi.org/10.3390/w9110817>.
- Christoffoleti, P.J., and R.S.X. Caetano. 1998. 'Soil Seed Banks'. *Scientia Agricola* 55 (spe): 74–78. <https://doi.org/10.1590/S0103-90161998000500013>.
- Clark, Orin Ray. 1940. 'Interception of Rainfall by Prairie Grasses, Weeds, and Certain Crop Plants'. *Ecological Monographs* 10 (2): 243–77. <https://doi.org/10.2307/1948607>.
- Cormier, Laure, and Nathalie Carcaud. 2009. 'Les Trames Vertes : Discours et/Matérialité, Quelles Réalités?' *Projets de Paysage* 2 (June). <https://doi.org/10.4000/paysage.28650>.
- Czemiel Berndtsson, Justyna. 2010. 'Green Roof Performance towards Management of Runoff Water Quantity and Quality: A Review'. *Ecological Engineering* 36 (4): 351–60. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.12.014>.
- Davies, A., and Stephen Waite. 1998. 'The Persistence of Calcerous Grassland Species in the Soil Seed Bank under Developing and Established Scrub'. *Plant Ecology* 136 (May): 27–39. <https://doi.org/10.1023/A:1009759227900>.
- Delescaille, L.-M., G. Bottin, and J. Taymans. 2021. 'Les Habitats Pastoraux'. In *Les Habitats d'Intérêt Communautaire de Wallonie*, Publication du Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (SPW-DGARNE), Série « Faune – Flore – Habitat »:147. Gembloux.
- Delescaille, Louis-Marie, and S. Delaite. 2011. 'L'Atlas Floristique de Wallonie: Où En Est-On?' *Adoxa*, no. 68: 17–19.

- Díaz, Sandra, Alicia Acosta, and Marcelo Cabido. 1992. 'Morphological Analysis of Herbaceous Communities under Different Grazing Regimes'. *J. Veg. Sci.* 3 (January): 689–96.
- Díaz, Sandra, and Marcelo Cabido. 2001. 'Vive La Différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes'. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646–55. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Dodman, D., B. Hayward, M. Pelling, V. Castan Broto, W. Chow, E. Chu, R. Dawson, et al. 2022. 'Cities, Settlements and Key Infrastructure. In: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change', 906. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.008>.
- Domingo, F., G. Sánchez, M. J. Moro, A. J. Brenner, and J. Puigdefábregas. 1998. 'Measurement and Modelling of Rainfall Interception by Three Semi-Arid Canopies'. *Agricultural and Forest Meteorology* 91 (3): 275–92. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(98\)00068-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(98)00068-9).
- Drake, Paige, Hughstin Grimshaw-Surette, Amy Heim, and Jeremy Lundholm. 2018. 'Mosses Inhibit Germination of Vascular Plants on an Extensive Green Roof'. *Ecological Engineering* 117 (July): 111–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.04.002>.
- Duckworth, Jennifer C., Martin Kent, and Paul M. Ramsay. 2000. 'Plant Functional Types: An Alternative to Taxonomic Plant Community Description in Biogeography?' *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 24 (4): 515–42. <https://doi.org/10.1177/030913330002400403>.
- Dufrêne, Marc, and Louis-Marie Delescaille. 2007. 'Synthèse Du Rapportage Sur Les Critères d'état de Conservation (Régions Biogéographiques) Des Habitats Natura 2000 Pour La Période 2001-2007'. SPW/DGRNE/CRNFB. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/145411>.
- Dunnett, Nigel. 2015. 'Ruderal Green Roofs'. In *Green Roof Ecosystems*, edited by Richard K. Sutton, 233–55. Ecological Studies. Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14983-7_10.
- Dunnett, Nigel, Ayako Nagase, Rosemary Booth, and Philip Grime. 2008. 'Influence of Vegetation Composition on Runoff in Two Simulated Green Roof Experiments'. *Urban Ecosystems* 11 (4): 385–98. <https://doi.org/10.1007/s11252-008-0064-9>.
- Dunnett, Nigel, Ayako Nagase, and Adrian Hallam. 2008. 'The Dynamics of Planted and Colonising Species on a Green Roof over Six Growing Seasons 2001-2006: Influence of Substrate Depth'. *Urban Ecosystems* 11 (December): 373–84. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0042-7>.
- Durhman, Angela K., D. Bradley Rowe, and Clayton L. Rugh. 2007. 'Effect of Substrate Depth on Initial Growth, Coverage, and Survival of 25 Succulent Green Roof Plant Taxa'. *HortScience* 42 (3): 588–95. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.42.3.588>.

- Dusza, Yann. 2017. 'Toitures végétalisées et services écosystémiques: favoriser la multifonctionnalité via les interactions sols-plantes et la diversité végétale'. *Ecologie, Environnement, Paris VI: Pierre et Marie Curie*.
- Dusza, Yann, Sébastien Barot, Yvan Kraepiel, Jean-Christophe Lata, Luc Abbadie, and Xavier Raynaud. 2017. 'Multifunctionality Is Affected by Interactions between Green Roof Plant Species, Substrate Depth, and Substrate Type'. *Ecology and Evolution* 7 (7): 2357–69. <https://doi.org/10.1002/ece3.2691>.
- Dutoit, Thierry, and D. Alard. 1996. 'Chapitre Second. Mécanisme d'une Succession Végétale Secondaire En Pelouse Calcicole : Une Approche Historique'. In *Dynamique et Gestion Des Pelouses Calcaires de Haute-Normandie*, 91–108. Hors Collection. Mont-Saint-Aignan: Presses universitaires de Rouen et du Havre. <http://books.openedition.org/purh/8094>.
- Ecke, Frauke, and Håkan Rydin. 1999. 'Succession on a Land Uplift Coast in Relation to Plant Strategy Theory'. *Annales Botanici Fennici* 37 (November).
- Ejrnæs, Rasmus, and Hans Henrik Bruun. 2000. 'Gradient Analysis of Dry Grassland Vegetation in Denmark'. *Journal of Vegetation Science* 11 (4): 573–84. <https://doi.org/10.2307/3246587>.
- Eriksson, Åsa, and Ove Eriksson. 1997. 'Seedling Recruitment in Semi-Natural Pastures: The Effects of Disturbance, Seed Size, Phenology and Seed Bank'. *Nordic Journal of Botany* 17: 469–82. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00344.x>.
- European Commission. 2013a. 'Technical Information on Green Infrastructure (GI)'. 155 final. SWD. Brussels. https://www.parlament.gv.at/dokument/XXIV/EU/113614/imfname_10401917.pdf.
- . 2013b. 'COMMUNICATION FROM THE COMMISSION TO THE EUROPEAN PARLIAMENT, THE COUNCIL, THE EUROPEAN ECONOMIC AND SOCIAL COMMITTEE AND THE COMMITTEE OF THE REGIONS - Green Infrastructure (GI) — Enhancing Europe's Natural Capital'. <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:2013:0249:FIN:EN:PD F>.
- Farrell, C., S.J. Livesley, S.K. Arndt, L. Beaumont, H. Burley, D. Ellsworth, M. Esperon-Rodriguez, et al. 2022. 'Can We Integrate Ecological Approaches to Improve Plant Selection for Green Infrastructure?' *Urban Forestry and Urban Greening* 76. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127732>.
- FLL. 2008. 'Guidelines for the Planning, Construction, and Maintenance of Green Roofs'. Bonn. https://commons.bcit.ca/greenroof/files/2019/01/FLL_greenroofguidelines_2018.pdf.
- Fox, John, Sanford Weisberg, Brad Price, Daniel Adler, Douglas Bates, Gabriel Baud-Bovy, Ben Bolker, et al. 2020. *Companion to Applied Regression* (version 3.0-8). <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>.

- Gałecka-Drozda, Anna, Agnieszka Wilkaniec, Magdalena Szczepańska, and Dariusz Świerk. 2021. 'Potential Nature-Based Solutions and Greenwashing to Generate Green Spaces: Developers' Claims versus Reality in New Housing Offers'. *Urban Forestry & Urban Greening* 65 (November): 127345. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127345>.
- Garnier, Eric, Marie-Laure Navas, and Karl Grigulis. 2016. *Plant Functional Diversity Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>.
- Geller, G. N., and W. K. Smith. 1982. 'Influence of Leaf Size, Orientation, and Arrangement on Temperature and Transpiration in Three High-Elevation, Large-Leafed Herbs'. *Oecologia* 53 (2): 227–34. <https://doi.org/10.1007/BF00545668>.
- Getter, Kristin L., and D. Bradley Rowe. 2006. 'The Role of Extensive Green Roofs in Sustainable Development'. *HortScience* 41 (5): 1276–85. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.41.5.1276>.
- Getter, Kristin L., D. Bradley Rowe, and Jeffrey A. Andresen. 2007. 'Quantifying the Effect of Slope on Extensive Green Roof Stormwater Retention'. *Ecological Engineering* 31 (4): 225–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2007.06.004>.
- Gioannini, Rachel, Malik Al-Ajlouni, Richard Kile, Dawn VanLeeuwen, and Rolston St. Hilaire. 2018. 'Plant Communities Suitable for Green Roofs in Arid Regions'. *Sustainability* 10 (6): 1755. <https://doi.org/10.3390/su10061755>.
- Gonsalves, S., O. Starry, A. Szallies, and S. Brenneisen. 2022. 'The Effect of Urban Green Roof Design on Beetle Biodiversity'. *Urban Ecosystems* 25 (1): 205–19. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01145-z>.
- Grime, J. P. 1974. 'Vegetation Classification by Reference to Strategies'. *Nature* 250 (5461): 26–31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>.
- . 1977. 'Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory'. *The American Naturalist* 111 (982): 1169–94.
- . 1988. 'The C-S-R Model of Primary Plant Strategies — Origins, Implications and Tests'. In *Plant Evolutionary Biology*, edited by Leslie D. Gottlieb and Subodh K. Jain, 371–93. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_14.
- . 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester, United Kingdom: Jhon Wiley and sons.
- Guo, B., S. Arndt, R. Miller, N. Lu, and C. Farrell. 2021. 'Are Succulence or Trait Combinations Related to Plant Survival on Hot and Dry Green Roofs?' *Urban Forestry and Urban Greening* 64. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127248>.
- Halloy, S. 1990. 'A Morphological Classification of Plants, with Special Reference to the New Zealand Alpine Flora'. *Journal of Vegetation Science* 1 (3): 291–304. <https://doi.org/10.2307/3235704>.
- Heim, Amy, and Jeremy Lundholm. 2014a. 'The Effects of Substrate Depth Heterogeneity on Plant Species Coexistence on an Extensive Green Roof'.

- Ecological Engineering* 68 (July): 184–88.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.023>.
- . 2014b. ‘Species Interactions in Green Roof Vegetation Suggest Complementary Planting Mixtures’. *Landscape and Urban Planning* 130 (October): 125–33. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.07.007>.
- Heim, Amy, Jeremy Lundholm, and Leanne Philip. 2014. ‘The Impact of Mosses on the Growth of Neighbouring Vascular Plants, Substrate Temperature and Evapotranspiration on an Extensive Green Roof’. *Urban Ecosystems* 17 (4): 1119–33. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0367-y>.
- Hobbs, Richard J., Salvatore Arico, James Aronson, Jill S. Baron, Peter Bridgewater, Viki A. Cramer, Paul R. Epstein, et al. 2006. ‘Novel Ecosystems: Theoretical and Management Aspects of the New Ecological World Order’. *Global Ecology and Biogeography* 15 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00212.x>.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J. P. Grime, and K. Thompson. 1999. ‘Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem’. *Oikos* 85 (2): 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>.
- Holt, R.D. 2016. ‘Green Roofs May Cast Shadows’. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 62 (1–2): 15–22. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1118844>.
- Hunt, R., J. G. Hodgson, K. Thompson, P. Bungener, N. P. Dunnett, and A. P. Askew. 2004. ‘A New Practical Tool for Deriving a Functional Signature for Herbaceous Vegetation’. *Applied Vegetation Science* 7 (2): 163–70.
- IRM. 2012. ‘Statistiques Des Précipitations Extrêmes Des Communes Belges - Gembloux’.
https://www.meteo.be/resources/climatology/climateCity/pdf/IDF_table_IN_S92142_fr.pdf.
- . 2020. ‘Bilan Climatologique Annuel’. Institut Royal Météorologique de Belgique.
https://www.meteo.be/resources/climatology/pdf/bilan_climatologique_annuel_2020.pdf.
- . 2021. ‘Bilan Climatologique Annuel’. Institut Royal Météorologique de Belgique.
https://www.meteo.be/resources/climatology/pdf/bilan_climatique_annuel_2021.pdf.
- . 2022. ‘Bilan Climatologique Saisonnier - Printemps’. Institut Royal Météorologique de Belgique.
https://www.meteo.be/resources/climatology/pdf/bilan_climatique_saisonnier_2022_S2.pdf.
- Jacobs, J., M. Berg, N. Beenaerts, and T. Artois. 2022. ‘Biodiversity of Collembola on Green Roofs: A Case Study of Three Cities in Belgium’. *Ecological Engineering* 177. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106572>.
- John, Jesse, Jeremy Lundholm, and Gavin Kernaghan. 2014. ‘Colonization of Green Roof Plants by Mycorrhizal and Root Endophytic Fungi’. *Ecological*

- Engineering* 71 (October): 651–59.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.08.012>.
- Kadas, Gyongyver. 2006. 'Rare Invertebrates Colonizing Green Roofs in London'. *Urban Habitats* 4 (1): 21.
- Kalamees, Rein, and Martin Zobel. 2002. 'The Role of the Seed Bank in Gap Regeneration in a Calcareous Grassland Community'. *Ecology* 83 (4): 1017–25. <https://doi.org/10.2307/3071910>.
- Kasmin, H., V. R. Stovin, and E. A. Hathway. 2010. 'Towards a Generic Rainfall-Runoff Model for Green Roofs'. *Water Science and Technology* 62 (4): 898–905. <https://doi.org/10.2166/wst.2010.352>.
- Kattge, Jens, Gerhard Bönisch, Sandra Díaz, Sandra Lavorel, Iain Colin Prentice, Paul Leadley, Susanne Tautenhahn, et al. 2020. 'TRY Plant Trait Database – Enhanced Coverage and Open Access'. *Global Change Biology* 26 (1): 119–88. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>.
- Keddy, P. A. 1992. 'A Pragmatic Approach to Functional Ecology'. *Functional Ecology* 6 (6): 621–26. <https://doi.org/10.2307/2389954>.
- Kingsbury, Noel. 2008. 'An Investigation into the Performance of Species in Ecologically Based Ornamental Herbaceous Vegetation, with Particular Reference to Competition in Productive Environments.' University of Sheffield.
- Kinlock, N.L., B.Y. Schindler, and J. Gurevitch. 2016. 'Biological Invasions in the Context of Green Roofs'. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 62 (1–2): 32–43. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1028143>.
- Kleyer, M., R. M. Bekker, I. C. Knevel, J. P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, et al. 2008. 'The LEDA Traitbase: A Database of Life-History Traits of the Northwest European Flora'. *Journal of Ecology* 96 (6): 1266–74. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>.
- Koc, Carlos Bartesaghi, Paul Osmond, and Alain Peters. 2016. 'A Green Infrastructure Typology Matrix to Support Urban Microclimate Studies'. In *Procedia Engineering*, 169:183–90. No longer published by Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2016.10.022>.
- Köhler, Manfred. 2006. 'Long-Term Vegetation Research on Two Extensive Green Roofs in Berlin'. *Urban Habitats* 4 (January).
- Köhler, Manfred, and Philipp H. Poll. 2010. 'Long-Term Performance of Selected Old Berlin Greenroofs in Comparison to Younger Extensive Greenroofs in Berlin'. *Ecological Engineering*, Carbon, nutrient and metal retention in wetlands in a restoration context, 36 (5): 722–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.12.019>.
- Kolk, Henk-Jan van der, Petra van den Berg, Gerard Korthals, and T. Martijn Bezemer. 2020. 'Shading Enhances Plant Species Richness and Diversity on an Extensive Green Roof'. *Urban Ecosystems* 23 (5): 935–43. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00980-w>.

- Köppen, W. 1923. *Die Klimate der Erde: Grundriss der Klimakunde. Die Klimate der Erde*. Walter de Gruyter & Co. Berlin: De Gruyter. <https://doi.org/10.1515/9783111491530>.
- Körner, Ch. 1994. 'Scaling from Species to Vegetation: The Usefulness of Functional Groups'. In *Biodiversity and Ecosystem Function*, edited by Ernst-Detlef Schulze and Harold A. Mooney, 117–40. Praktische Zahnmedizin Odontostomatologie Pratique Practical Dental Medicine. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_6.
- Kotze, D. Johan, Kirsi Kuoppamäki, Juhamatti Niemikapee, Marja Mesimäki, Ville Vaurola, and Susanna Lehvavirta. 2020. 'A Revised Terminology for Vegetated Rooftops Based on Function and Vegetation'. *Urban Forestry & Urban Greening* 49 (March): 126644. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126644>.
- Kowarik, Ingo. 2011. 'Novel Urban Ecosystems, Biodiversity, and Conservation'. *Environmental Pollution*, Selected papers from the conference Urban Environmental Pollution: Overcoming Obstacles to Sustainability and Quality of Life (UEP2010), 20-23 June 2010, Boston, USA, 159 (8): 1974–83. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.02.022>.
- Kratschmer, Sophie, Monika Kriechbaum, and Bärbel Pachinger. 2018. 'Buzzing on Top: Linking Wild Bee Diversity, Abundance and Traits with Green Roof Qualities'. *Urban Ecosystems* 21 (3): 429–46. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0726-6>.
- Ksiazek-Mikenas, K., V.B. Chaudhary, D.J. Larkin, and K.A. Skogen. 2021. 'A Habitat Analog Approach Establishes Native Plant Communities on Green Roofs'. *Ecosphere* 12 (9). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3754>.
- Ksiazek-Mikenas, Kelly, and Manfred Köhler. 2018. 'Traits for Stress-Tolerance Are Associated with Long-Term Plant Survival on Green Roofs'. *Journal of Urban Ecology* 4 (1). <https://doi.org/10.1093/jue/juy016>.
- Lakanen, R., and E Erviö. 1971. 'A Comparison of Eight Extractants for the Determination of Plant Available Micronutrients in Soils.' *Acta Agrar Fenn* 232: 123–223.
- Lake, P. S., N. Bond, and P. Reich. 2007. 'Linking Ecological Theory with Stream Restoration'. *Freshwater Biology* 52 (4): 597–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01709.x>.
- Laliberté, Etienne, P. Legendre, and Bill Shipley. 2014. 'FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology'. *R Package Version 1* (January): 0–12.
- Lambinon, Jacques, Léon Delvosalle, and Jacques Duvigneaud. 2012. *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines*. 6ème. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. 'Plant Functional Classifications: From General Groups to Specific Groups Based on Response

- to Disturbance'. *Trends in Ecology & Evolution* 12 (12): 474–78. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6).
- Lenth, Russell. 2020. 'Estimated Marginal Means, Aka Least-Squares Means'. Package 'Emmeans'. 2020. <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/emmeans.pdf>.
- Li, Dan, Elie Bou-Zeid, and Michael Oppenheimer. 2014. 'The Effectiveness of Cool and Green Roofs as Urban Heat Island Mitigation Strategies'. *Environmental Research Letters* 9 (5): 055002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/5/055002>.
- Li, Melody, Sarah Steele, and Ishi Buffam. 2020. 'Effects of Heterogeneity in Solar Exposure and Soil Moisture on the Distribution of Green Roof Plant Functional Groups'. *Journal of Living Architecture* 7 (January). <https://doi.org/10.46534/jliv.2020.07.02.040>.
- Lim, H. S. 2023. 'What Happens to Nitrogen and Phosphorus Nutrient Contributions from Green Roofs as They Age? A Review'. *Environmental Advances* 12 (July): 100366. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2023.100366>.
- Loehle, Craig. 1988. 'Problems with the Triangular Model for Representing Plant Strategies'. *Ecology* 69 (1): 284–86. <https://doi.org/10.2307/1943184>.
- Lönnqvist, J., H.M. Hanslin, B.G. Johannessen, T.M. Muthanna, M. Viklander, and G. Blecken. 2021. 'Temperatures and Precipitation Affect Vegetation Dynamics on Scandinavian Extensive Green Roofs'. *International Journal of Biometeorology* 65 (6): 837–49. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-02060-2>.
- Lönnqvist, Joel, Godecke-Tobias Blecken, and Maria Viklander. 2021. 'Vegetation Cover and Plant Diversity on Cold Climate Green Roofs'. *Journal of Urban Ecology* 7 (1): juaa035. <https://doi.org/10.1093/jue/juaa035>.
- Louis-lucas, T., C. Clauzel, F. Mayrand, P. Clergeau, and N. Machon. 2022. 'Role of Green Roofs in Urban Connectivity, an Exploratory Approach Using Landscape Graphs in the City of Paris, France'. *Urban Forestry and Urban Greening* 78. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127765>.
- Lu, Jian, Jian-gang Yuan, Jun-zhi Yang, and Zhong-yi Yang. 2014. 'Responses of Morphology and Drought Tolerance of Sedum Lineare to Watering Regime in Green Roof System: A Root Perspective'. *Urban Forestry & Urban Greening* 13 (4): 682–88. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2014.08.003>.
- Lundholm, Jeremy, Amy Heim, Stephanie Tran, and Tyler Smith. 2014. 'Leaf and Life History Traits Predict Plant Growth in a Green Roof Ecosystem'. Edited by Andrew Hector. *PLoS ONE* 9 (6): e101395. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101395>.
- Lundholm, Jeremy T. 2006. 'Green Roofs and Facades: A Habitat Template Approach'. *Urban Habitats* 4 (1): 87–101.
- Lundholm, Jeremy T., and Paul J. Richardson. 2010. 'MINI-REVIEW: Habitat Analogues for Reconciliation Ecology in Urban and Industrial Environments: Habitat Analogues'. *Journal of Applied Ecology* 47 (5): 966–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01857.x>.

- Lundholm, Jeremy T, and Emily A Walker. 2018. 'Evaluating the Habitat-Template Approach Applied to Green Roofs', no. 1.
- Lundholm, J. Scott MacIvor, Zachary MacDougall, and Melissa Ranalli. 2010. 'Plant Species and Functional Group Combinations Affect Green Roof Ecosystem Functions'. *PLOS ONE* 5 (3): e9677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009677>.
- Lundholm, and Steven W. Peck. 2008. 'Introduction: Frontiers of Green Roof Ecology'. *Urban Ecosystems* 11 (4): 335–37. <https://doi.org/10.1007/s11252-008-0070-y>.
- Lundholm, Stephanie Tran, and Luke Gebert. 2015. 'Plant Functional Traits Predict Green Roof Ecosystem Services'. *Environmental Science & Technology* 49 (4): 2366–74. <https://doi.org/10.1021/es505426z>.
- Lundholm, Brett M. Weddle, and J. Scott MacIvor. 2014. 'Snow Depth and Vegetation Type Affect Green Roof Thermal Performance in Winter'. *Energy and Buildings* 84 (December): 299–307. <https://doi.org/10.1016/j.enbuild.2014.07.093>.
- MacIvor, J. Scott, and Jeremy Lundholm. 2011. 'Performance Evaluation of Native Plants Suited to Extensive Green Roof Conditions in a Maritime Climate'. *Ecological Engineering* 37 (3): 407–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.10.004>.
- MacIvor, J. Scott, Nicholas Sookhan, Carlos A. Arnillas, Anushree Bhatt, Shameek Das, Simone-Louise E. Yasui, Garland Xie, and Marc W. Cadotte. 2018. 'Manipulating Plant Phylogenetic Diversity for Green Roof Ecosystem Service Delivery'. *Evolutionary Applications* 11 (10): 2014–24. <https://doi.org/10.1111/eva.12703>.
- MacMillan, Glenn. 2004. 'YORK UNIVERSITY ROOFTOP GARDEN STORMWATER QUANTITY AND QUALITY PERFORMANCE MONITORING REPORT'. In . Portland.
- MacMullan, Ed, Sarah Reich, Tom Puttman, and Kelly Rodgers. 2008. 'Cost-Benefit Evaluation of Ecoroofs'. In , 1–10. [https://doi.org/10.1061/41009\(333\)87](https://doi.org/10.1061/41009(333)87).
- Madre, Frédéric, Alan Vergnes, Nathalie Machon, and Philippe Clergeau. 2014. 'Green Roofs as Habitats for Wild Plant Species in Urban Landscapes: First Insights from a Large-Scale Sampling'. *Landscape and Urban Planning* 122 (February): 100–107. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.11.012>.
- McCallum, Kimberly P., Andrew J. Lowe, Martin F. Breed, and David C. Paton. 2018. 'Spatially Designed Revegetation-Why the Spatial Arrangement of Plants Should Be as Important to Revegetation as They Are to Natural Systems: Spatially Designed Revegetation'. *Restoration Ecology* 26 (3): 446–55. <https://doi.org/10.1111/rec.12690>.
- Mehdi, Lotfi, Christiane Weber, Francesca Di Pietro, and Wissal Selmi. 2012. 'Évolution de la place du végétal dans la ville, de l'espace vert a la trame verte'. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, no. Volume 12 Numéro 2 (September). <https://doi.org/10.4000/vertigo.12670>.

- Merlin Pierre. 1988. *Dictionnaire de l'urbanisme et de l'aménagement*. Grands dictionnaires. Paris: Presses universitaires de France.
- Milberg, Per, and Torbjörn S. Persson. 1994. 'Soil Seed Bank and Species Recruitment in Road Verge Grassland Vegetation'. *Annales Botanici Fennici* 31 (3): 155–62.
- Mitchell, M.E., T. Emilsson, and I. Buffam. 2021. 'Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Variation along a Green Roof Chronosequence: Implications for Green Roof Ecosystem Development'. *Ecological Engineering* 164. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106211>.
- Monty, Arnaud, Alexis Jorion, Carline Pitz, Charly Geron, and Grégory Mahy. 2019. 'Alien Invasive Plants in Belgian Limestone Quarries'. *BASE*, no. 3: 160–64. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.17984>.
- Moody, Seth S., and David J. Sailor. 2013. 'Development and Application of a Building Energy Performance Metric for Green Roof Systems'. *Energy and Buildings* 60 (May): 262–69. <https://doi.org/10.1016/j.enbuild.2013.02.002>.
- Morgan, Susan, Serdar Celik, and William Retzlaff. 2013. 'Green Roof Storm-Water Runoff Quantity and Quality'. *Journal of Environmental Engineering* 139 (4): 471–78. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)EE.1943-7870.0000589](https://doi.org/10.1061/(ASCE)EE.1943-7870.0000589).
- Nagase, Ayako, and Nigel Dunnett. 2010. 'Drought Tolerance in Different Vegetation Types for Extensive Green Roofs: Effects of Watering and Diversity'. *Landscape and Urban Planning* 97 (4): 318–27. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.07.005>.
- . 2011. 'The Relationship between Percentage of Organic Matter in Substrate and Plant Growth in Extensive Green Roofs'. *Landscape and Urban Planning* 103 (2): 230–36. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.07.012>.
- . 2012. 'Amount of Water Runoff from Different Vegetation Types on Extensive Green Roofs: Effects of Plant Species, Diversity and Plant Structure'. *Landscape and Urban Planning* 104 (3): 356–63. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.001>.
- Nelson, D.w., and L.e. Sommers. 1983. 'Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter'. In *Methods of Soil Analysis*, 539–79. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c29>.
- Nguyen Dang, H.-A., R. Legg, A. Khan, S. Wilkinson, N. Ibbett, and A.-T. Doan. 2022. 'Social Impact of Green Roofs'. *Frontiers in Built Environment* 8. <https://doi.org/10.3389/fbuil.2022.1047335>.
- Nimmo, John R. 1997. 'Modeling Structural Influences on Soil Water Retention'. *Soil Science Society of America Journal* 61 (3): 712–19. <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100030002x>.
- Oberndorfer, Erica, Jeremy Lundholm, Brad Bass, Reid R. Coffman, Hitesh Doshi, Nigel Dunnett, Stuart Gaffin, Manfred Köhler, Karen K. Y. Liu, and Bradley Rowe. 2007. 'Green Roofs as Urban Ecosystems: Ecological Structures, Functions, and Services'. *BioScience* 57 (10): 823–33. <https://doi.org/10.1641/B571005>.

- Olly, Luke M., Adam J. Bates, Jon P. Sadler, and Rae Mackay. 2011. 'An Initial Experimental Assessment of the Influence of Substrate Depth on Floral Assemblage for Extensive Green Roofs'. *Urban Forestry & Urban Greening* 10 (4): 311–16. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2011.07.005>.
- O'Neal, Matthew E., Douglas A. Landis, and Rufus Isaacs. 2002. 'An Inexpensive, Accurate Method for Measuring Leaf Area and Defoliation through Digital Image Analysis'. *Journal of Economic Entomology* 95 (6): 1190–94. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.6.1190>.
- Patrignani, Andres, and Tyson Ochsner. 2015. 'Canopeo: A Powerful New Tool for Measuring Fractional Green Canopy Cover'. *Agronomy Journal* 107 (November). <https://doi.org/10.2134/agronj15.0150>.
- Perini, Katia, and Fausto Novi. 2014. 'SUSTAINABLE DESIGN PRACTICE AND GREEN-WASH EFFECT : The Case of Vegetated Architecture'. In , 593–604. The Architectural Science Association & Genova University Press.
- Perrier, X., A. Flori, and F. Bonnot. 2003. 'Data Analysis Methods'. In *Genetic Diversity of Cultivated Tropical Plants*, by P. Hamon, M. Seguin, X. Perrier, and J.C. Glaszmann, Eds, Science Publishers:43–76. Enfield. https://books.google.com/books/about/Genetic_Diversity_of_Cultivated_Tropical.html?hl=fr&id=P2vpuUJnTfgC.
- Peters, Robert Henry. 1991. *A Critique for Ecology*. Cambridge University Press.
- Piana, Max R, and Stephanie C Carlisle. 2014. 'Green Roofs Over Time: A Spatially Explicit Method for Studying Green Roof Vegetative Dynamics and Performance'. *Cities and the Environment (CATE)* 7 (2): 19.
- Pielou, E. C. 1966. 'The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections'. *Journal of Theoretical Biology* 13 (December): 131–44. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0).
- Pierce, Simon, Guido Brusa, Ilda Vagge, and Bruno E. L. Cerabolini. 2013. 'Allocating CSR Plant Functional Types: The Use of Leaf Economics and Size Traits to Classify Woody and Herbaceous Vascular Plants'. Edited by Ken Thompson. *Functional Ecology* 27 (4): 1002–10. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>.
- Pierce, Simon, Daniel Negreiros, Bruno E. L. Cerabolini, Jens Kattge, Sandra Díaz, Michael Kleyer, Bill Shipley, et al. 2017. 'A Global Method for Calculating Plant CSR Ecological Strategies Applied across Biomes World-Wide'. Edited by Jennifer Baltzer. *Functional Ecology* 31 (2): 444–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>.
- Piqueray, Julien, Emmanuelle Bisteau, Gaëtan Bottin, and Grégory Mahy. 2007. 'PLANT COMMUNITIES AND SPECIES RICHNESS OF THE CALCAREOUS GRASSLANDS IN SOUTHEAST BELGIUM'. *BELGIAN JOURNAL OF BOTANY* 140 (2): 157–73.
- Pitz, Carline. 2018. 'Restauration écologique en carrière, habitats analogues et résistances aux invasions végétales'. Université de Liège. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/229449>.

- Pitz, Carline, Julien Piqueray, Arnaud Monty, and Grégory Mahy. 2018. 'Naturally Recruited Herbaceous Vegetation in Abandoned Belgian Limestone Quarries: Towards Habitats of Conservation Interest Analogues?' *Folia Geobotanica* 53 (March). <https://doi.org/10.1007/s12224-018-9313-8>.
- Pocheville, Arnaud. 2011. 'La Niche Ecologique: Histoire et Controverses Récentes'. In , 897–933. <https://doi.org/10.3917/edmat.heams.2011.02.0793>.
- R Core Team. 2022. 'R: A Language and Environment for Statistical Computing.' R. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.
- Richards, Daniel R., and Richard N. Belcher. 2020. 'Global Changes in Urban Vegetation Cover'. *Remote Sensing* 12 (1): 23. <https://doi.org/10.3390/rs12010023>.
- Rivière, Lucie, Anna Delruelle, Julie Reniers, Sylvain Boisson, and Grégory Mahy. 2022. 'Disentangling Dynamics of Green Roof Vegetation Analogue to Dry Grassland Over 3 Years: Plant and Substrate Response to Microenvironmental Variations'. *Journal of Living Architecture* 9 (2): 17. <https://doi.org/10.46534/jliv.2022.09.02.001>.
- Roulston, Terrell, Amy Heim, and Jeremy Lundholm. 2020. 'Heterogeneous Substrate Depth Supports Greater Functional Diversity with Comparable Stormwater Retention and Substrate Temperature Services to Sedum-Dominant Green Roofs'. *Journal of Living Architecture* 7 (2): 19–39. <https://doi.org/10.46534/jliv.2020.07.02.019>.
- Rowe, D., Kristin Getter, and Angela Durhman. 2012. 'Effect of Green Roof Media Depth on Crassulacean Plant Succession over Seven Years'. *Landscape and Urban Planning* 104 (March): 310–19. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.010>.
- Schindler, Bracha Y., Lior Blank, Shay Levy, Gyongyver Kadas, David Pearlmuter, and Leon Blaustein. 2016. 'Integration of Photovoltaic Panels and Green Roofs: Review and Predictions of Effects on Electricity Production and Plant Communities'. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 62 (1–2): 68–73. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1048617>.
- Schröder, R., and K. Kiehl. 2020. 'Extensive Roof Greening with Native Sandy Dry Grassland Species: Effects of Different Greening Methods on Vegetation Development over Four Years'. *Ecological Engineering* 145. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105728>.
- Seneviratne, S.I., Xuebin Zhang, M. Adnan, W. Badi, C. Dereczynski, A. Di Luca, and S. Ghosh. 2021. 'Chapter 11: Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate'. In *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1st ed., 1513–1766. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>.

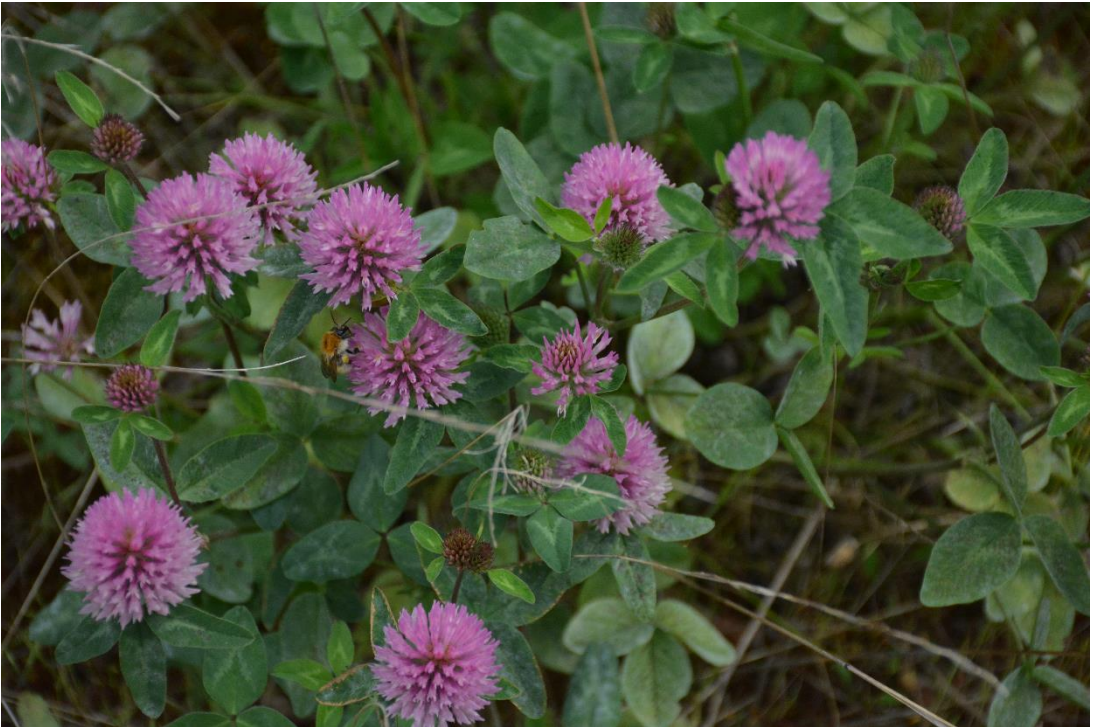
- Šerá, Božena, and Michal Šerý. 2004. 'Number and Weight of Seeds and Reproductive Strategies of Herbaceous Plants'. *Folia Geobotanica* 39 (1): 27–40. <https://doi.org/10.1007/BF02803262>.
- Service fédéral belge. 2019. 'Climat.be: Le climat en Belgique'. 17 April 2019. <https://www.climat.be/fr-be/changements-climatiques/en-belgique/climat-en-belgique/>.
- . 2022. 'Le Climat En Belgique'. Climat.Be. 2022. <https://climat.be/en-belgique/climat-et-emissions/climat>.
- Shahmohammad, Mohsen, Majid Hosseinzadeh, Bruce Dvorak, Farzaneh Bordbar, Hamid Shahmohammadmirab, and Nasrin Aghamohammadi. 2022. 'Sustainable Green Roofs: A Comprehensive Review of Influential Factors'. *Environmental Science and Pollution Research International* 29 (52): 78228–54. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-23405-x>.
- Smith, W. K., and G. N. Geller. 1980. 'Leaf and Environmental Parameters Influencing Transpiration: Theory and Field Measurements'. *Oecologia* 46 (3): 308–13. <https://doi.org/10.1007/BF00346257>.
- Springer, U., and J. Klee. 1954. 'Prüfung Der Leistungsfähigkeit von Einigen Wichtigeren Verfahren Zur Bestimmung Des Kohlenstoffs Mittels Chromschwefelsäure Sowie Vorschlag Einer Neuen Schnellmethode'. *Zeitschrift Für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*. 64 (109).
- Stovin, Virginia, Simon Poë, Simon De-Ville, and Christian Berretta. 2015. 'The Influence of Substrate and Vegetation Configuration on Green Roof Hydrological Performance'. *Ecological Engineering* 85 (December): 159–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.09.076>.
- Studlar, Susan Moyle, and Jerilynn E. Peck. 2009. 'Extensive Green Roofs and Mosses: Reflections from a Pilot Study in Terra Alta, West Virginia'. *Evansia* 26 (2): 52–63. <https://doi.org/10.1639/0747-9859-26.2.52>.
- Sutton, Richard K., John A. Harrington, Lee Skabelund, Peter MacDonagh, Reid R. Coffman, and Gord Koch. 2012. 'PRAIRIE-BASED GREEN ROOFS: LITERATURE, TEMPLATES, AND ANALOGS'. *Journal of Green Building* 7 (1): 143–72. <https://doi.org/10.3992/jgb.7.1.143>.
- Sutton, Richard K., and John Lambrinos. 2015. 'Green Roof Ecosystems: Summary and Synthesis'. In *Green Roof Ecosystems*, edited by Richard K. Sutton, 423–40. Ecological Studies. Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14983-7_17.
- Taiz, L., E. Zeiger, I. Moller, and A. Murphy. 2014. *Plant Physiology and Development, Sixth Edition*. Sixth edition. Sinauer Associates. <http://6e.plantphys.net/>.
- Tallent-Halsell, Nita G., and Michael S. Watt. 2009. 'The Invasive Buddleja Davidii (Butterfly Bush)'. *The Botanical Review* 75 (3): 292–325. <https://doi.org/10.1007/s12229-009-9033-0>.
- Thompson, Ken, J. P. Bakker, and R. M. Bekker. 1997. *The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Vol. 7. Seed Science Research 3. Cambridge: Cambridge University Press.

- https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0960258500003676/type/journal_article.
- Thuring, Christine E., and Nigel Dunnett. 2014. 'Vegetation Composition of Old Extensive Green Roofs (from 1980s Germany)'. *Ecological Processes* 3 (1): 4. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-3-4>.
- Thuring, Christine E., and Nigel P. Dunnett. 2019. 'Persistence, Loss and Gain: Characterising Mature Green Roof Vegetation by Functional Composition'. *Landscape and Urban Planning* 185 (May): 228–36. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.10.026>.
- Thuring, and Gary Grant. 2015. 'The Biodiversity of Temperate Extensive Green Roofs: A Review of Research and Practice'. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, December. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1091190>.
- Van Mechelen, Carmen, Thierry Dutoit, Jens Kattge, and Martin Hermy. 2014. 'Plant Trait Analysis Delivers an Extensive List of Potential Green Roof Species for Mediterranean France'. *Ecological Engineering* 67 (June): 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.043>.
- Van Mechelen, Carmen, Koenraad Van Meerbeek, Thierry Dutoit, and Martin Hermy. 2015. 'Functional Diversity as a Framework for Novel Ecosystem Design: The Example of Extensive Green Roofs'. *Landscape and Urban Planning* 136 (April): 165–73. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.11.022>.
- Vandooren, O. 2006. 'Les Toitures Vertes'. CSTC. https://www.cstc.be/homepage/download.cfm?lang=fr&dtype=agenda&doc=Toitures_vertes_CCW_CSTC.pdf.
- Vandvik, Vigdis, Kari Klanderud, Eric Meineri, Inger E. Måren, and Joachim Töpper. 2016. 'Seed Banks Are Biodiversity Reservoirs: Species–Area Relationships above versus below Ground'. *Oikos* 125 (2): 218–28. <https://doi.org/10.1111/oik.02022>.
- Vanstockem, Jan, Christiaan Ceusters, Karen Van Dyck, Ben Somers, and Martin Hermy. 2018. 'Is There More than Meets the Eye? Seed Bank Analysis of a Typical Novel Ecosystem, the Extensive Green Roof'. *Applied Vegetation Science* 21 (3): 419–30. <https://doi.org/10.1111/avsc.12383>.
- Vanstockem, Jan, Ben Somers, and Martin Hermy. 2019. 'Weeds and Gaps on Extensive Green Roofs: Ecological Insights and Recommendations for Design and Maintenance'. *Urban Forestry & Urban Greening* 46 (October): 126484. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.126484>.
- VanWoert, Nicholas D., D. Bradley Rowe, Jeffrey A. Andresen, Clayton L. Rugh, R. Thomas Fernandez, and Lan Xiao. 2005. 'Green Roof Stormwater Retention'. *Journal of Environment Quality* 34 (3): 1036. <https://doi.org/10.2134/jeq2004.0364>.
- Villarreal, Edgar L. 2007. 'Runoff Detention Effect of a Sedum Green-Roof'. *Hydrology Research* 38 (1): 99–105. <https://doi.org/10.2166/nh.2007.031>.
- Villarreal, Edgar L., and Lars Bengtsson. 2005. 'Response of a Sedum Green-Roof to Individual Rain Events'. *Ecological Engineering* 25 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.11.008>.

- Violle, Cyrille, Marie-Laure Navas, Denis Vile, Elena Kazakou, Claire Fortunel, Irène Hummel, and Eric Garnier. 2007. 'Let the Concept of Trait Be Functional!' *Oikos* 116 (5): 882–92. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Volder, Astrid, and Bruce Dvorak. 2014. 'Event Size, Substrate Water Content and Vegetation Affect Storm Water Retention Efficiency of an Un-Irrigated Extensive Green Roof System in Central Texas'. *Sustainable Cities and Society* 10 (February): 59–64. <https://doi.org/10.1016/j.scs.2013.05.005>.
- Voyde, Emily, Elizabeth Fassman, and Robyn Simcock. 2010. 'Hydrology of an Extensive Living Roof under Sub-Tropical Climate Conditions in Auckland, New Zealand'. *Journal of Hydrology* 394 (3): 384–95. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.09.013>.
- Walker, Lawrence, and Roger del Moral. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Restoration Ecology - RESTOR ECOL.* Vol. 12. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615078>.
- Walker, Sara Louise. 2011. 'Building Mounted Wind Turbines and Their Suitability for the Urban Scale—A Review of Methods of Estimating Urban Wind Resource'. *Energy and Buildings* 43 (8): 1852–62. <https://doi.org/10.1016/j.enbuild.2011.03.032>.
- Wang, L., H. Wang, Y. Wang, Y. Che, Z. Ge, and L. Mao. 2022. 'The Relationship between Green Roofs and Urban Biodiversity: A Systematic Review'. *Biodiversity and Conservation* 31 (7): 1771–96. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02436-3>.
- Weiher, Evan R., Angela van der Werf, Katherine Thompson, M. L. Roderick, Eric Garnier, and Ove E. Eriksson. 1999. 'Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology'. In . <https://doi.org/10.2307/3237076>.
- Willems, J.h., and L.p.m. Bik. 1998. 'Restoration of High Species Density in Calcareous Grassland: The Role of Seed Rain and Soil Seed Bank'. *Applied Vegetation Science* 1 (1): 91–100. <https://doi.org/10.2307/1479088>.
- Williams, Nicholas S. G., Jeremy Lundholm, and J. Scott MacIvor. 2014. 'FORUM: Do Green Roofs Help Urban Biodiversity Conservation?' *Journal of Applied Ecology* 51 (6): 1643–49. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12333>.
- Wolf, Derek, and Jeremy T. Lundholm. 2008. 'Water Uptake in Green Roof Microcosms: Effects of Plant Species and Water Availability'. *Ecological Engineering* 33 (2): 179–86. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.02.008>.
- Woodward, F. Ian, and Wolfgang Cramer. 1996. 'Plant Functional Types and Climatic Change: Introduction'. *Journal of Vegetation Science* 7 (3): 306–8. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1996.tb00489.x>.
- Wright, Graeme C., Kerry T. Hubick, Graham D. Farquhar, and R. C. Nageswara Rao. 1993. '17 - Genetic and Environmental Variation in Transpiration Efficiency and Its Correlation with Carbon Isotope Discrimination and Specific Leaf Area in Peanut'. In *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, edited by James R. Ehleringer, Anthony E. Hall, and Graham D. Farquhar, 247–67.

- San Diego: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-091801-3.50025-8>.
- Yan, J., S. Zhang, J. Zhang, S. Zhang, C. Zhang, H. Yang, R. Wang, and L. Wei. 2022. 'Stormwater Retention Performance of Green Roofs with Various Configurations in Different Climatic Zones'. *Journal of Environmental Management* 319. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115447>.
- Yee, E.G., H.S. Callahan, K.L. Griffin, M.I. Palmer, and S. Lee. 2022. 'Seasonal Patterns of Native Plant Cover and Leaf Trait Variation on New York City Green Roofs'. *Urban Ecosystems* 25 (1): 229–40. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01134-2>.
- Zhang, Zheng, Christopher Szota, Tim D. Fletcher, Nicholas S. G. Williams, Joerg Werdin, and Claire Farrell. 2018. 'Influence of Plant Composition and Water Use Strategies on Green Roof Stormwater Retention'. *Science of The Total Environment* 625 (June): 775–81. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.231>.

Annexes

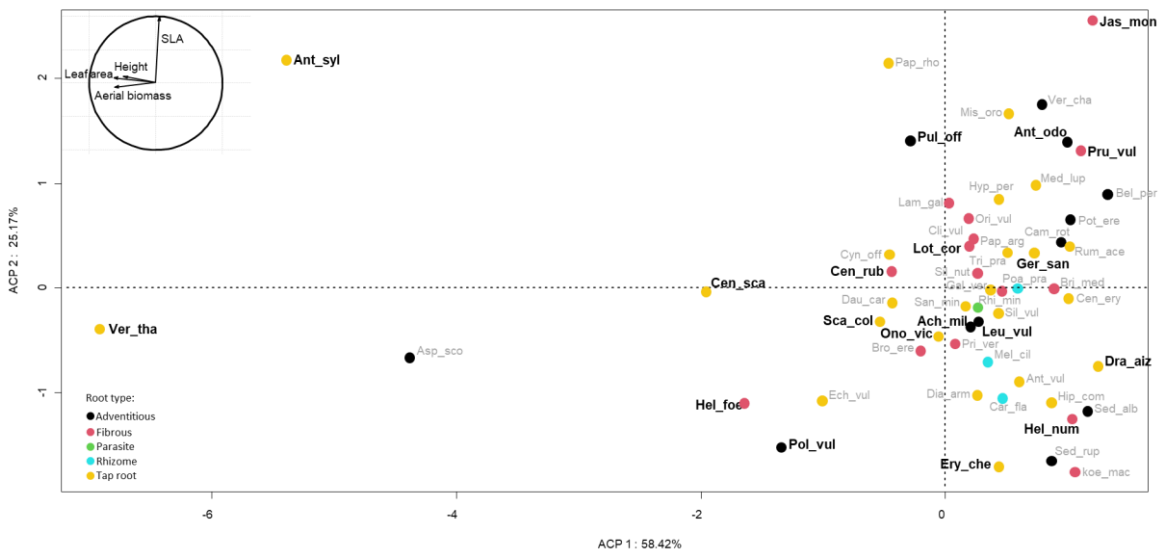


Annexe 1 : Results of the interaction between "year", "substrate depth" and "fertilizer supply" of the repeated ANOVA on the species richness

Interaction	df	P
substrate depth	1	0.53
year	1	<0.001
fertiliser supply	1	0.40
substrate depth: fertiliser supply	1	0.06

Annexe 2 : Results of the interaction between "year", "substrate depth" and "fertilizer supply" of the repeated ANOVA on the Pielou index

Interaction	df	P
substrate depth	1	0.44
year	1	<0.001
fertiliser supply	1	0.66
substrate depth: fertiliser supply	1	0.68



Annexe 3 : ACP based on the functional traits values or classes from scientific literature (Kattge et al. 2020; Kleyer et al. 2008) for a list of species that can tolerate the conditions of an extensive green roof : height, SLA, biomass, leaf area and root type. Root types are identified with colours. Species selected for the experiment that maximize the variation of functional traits are in bold.

Annexe 4 : Calibration TEROS 11

For each substrate, an air dried sampling was weighted before and after drying in a drying oven (BINDER® ED 240) to estimate the gravimetric water content of air dry sample ($\omega_{\text{air dried}}$, g/g).

$$\omega_{\text{airdried}} = \frac{\text{Weightofairdriedsample}(g) - \text{Weightofdrysampl}(g)}{\text{Weightofdrysampl}(g)}$$

A second sample of air dried substrate of a known volume (V , cm³) was weighted (M_0 , g). The dry mass (M_{dry} , g) of this second sample can be calculated with $\omega_{\text{air dried}}$.

$$M_{\text{dry}} = M_0 - M_0 \times \omega_{\text{airdried}}$$

The bulk density (ρ , g/cm³) can be calculated using the volume (V , cm³) and the dry mass (M_{dry} , g).

$$\rho = \frac{M_{\text{Dry}}}{V}$$

Gradually increasing volumes of water were added to the dried sample, and before each addition, the sample was weighed ($M_{\text{Dry+water}}$, g) and the humidity sensor (TEROS 11) was inserted twice into it (at two different positions) to obtain two raw values of the moisture content. The gravimetric water content of each step was calculated (ω , g/g) and used to calculate the volumetric water content (θ , m³/m³) for each volumes of water added.

$$M_{\text{water}} = M_{\text{Dry+water}} - M_{\text{Dry}} \omega = \frac{M_{\text{water}}}{M_{\text{Dry}}} \theta = \omega \times \rho$$

This procedure was carried out for both substrates, resulting in a dataset associating the volumetric moisture content (θ , m³/m³) with the raw data provided by the sensors (x) for each volumes of water added. An equation predicting the volumetric moisture content based on the raw data was then fitted by regression. The 2nd-degree polynomial model was selected for both substrates.

$$\text{Substrate 1 : } \theta(\text{m}^3/\text{m}^3) = 1.459 - 1.419 \times 10^{-3}x + 3.82 \times 10^{-7}x^2 \text{ (R}^2=0.98)$$

$$\text{Substrate 2 : } \theta(\text{m}^3/\text{m}^3) = -3.173 + 2.449 \times 10^{-3}x + 3.87 \times 10^{-7}x^2 \text{ (R}^2=0.93)$$

Annexe 5 : Results of the multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing final substrate humidity (*humfin*) over 3 days for each substrate. AIC for each model is indicated.

	Parameters	AIC		Parameters	AIC
Substrate 1	Humin Prec3d Temp3d Coverheight Height Cover SLA	-1251.61	Substrate 2	Humin Prec3d Cover Temp3d Height SLA Coverheight	-1308.33
	Humin Prec3d Temp3d Coverheight Height Cover	-1253.56		Humin Prec3d Cover Temp3d Height SLA	-1310.31
	Humin Prec3d Temp3d Coverheight Height	-1255.30		Humin Prec3d Cover Temp3d Height	-1312.06
	Humin Prec3d Temp3d Coverheight	-1255.40		Humin Prec3d Cover Temp3d	-1312.90
	Humin Prec3d Temp3d	-1258.40		Humin Prec3d Cover	-1313.60
					Humin Prec3d

Annexe 6 : Results of the multiple regression stepwise of plant traits (vegetation height, SLA, cover*height and plant cover), initial substrate humidity (*humin*) and weather parameters (precipitation [*prec3d*], mean temperature [*temp3d*]) influencing significantly runoff quantity over 3 days for each substrate for all precipitation (*prec.all*), low (*prec.low*, below the first quartile) and high (*prec.high*, above the third quartile) precipitations. AIC for each model is indicated.

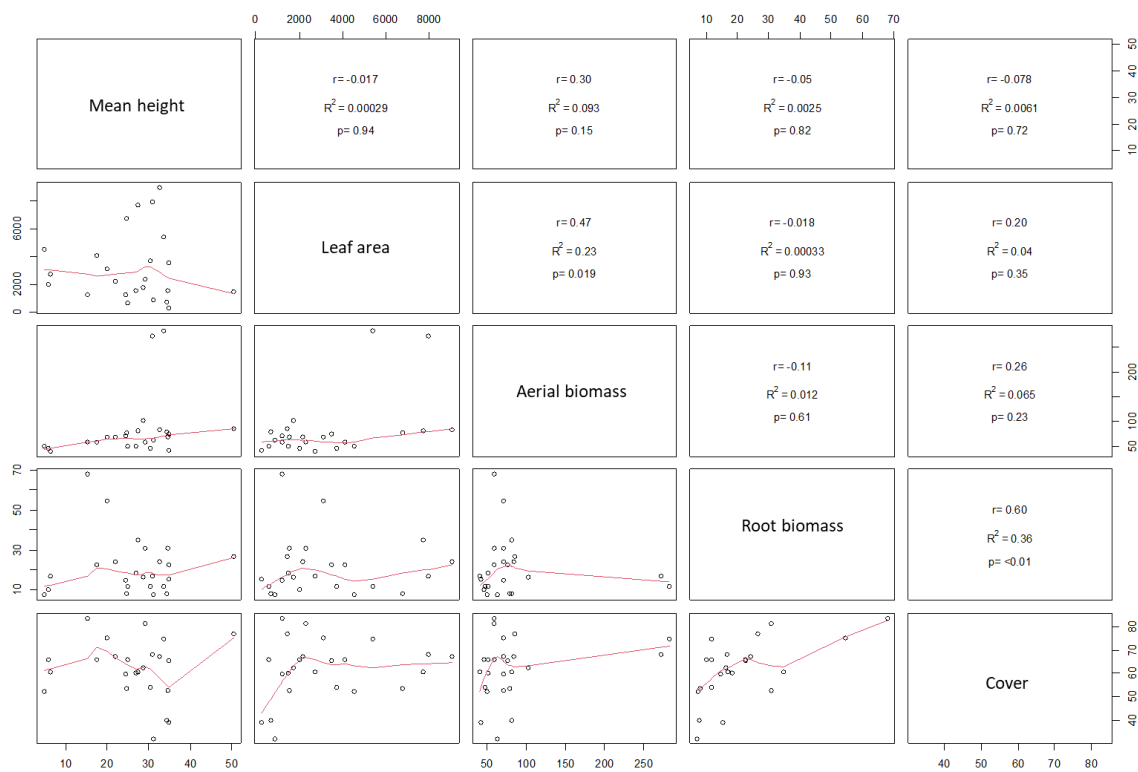
		Prec _{all}		Prec _{low}		Prec _{high}	
		Parameters	AIC	Parameters	AIC	Parameters	AIC
Substrate 1	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA Cover Height	495.18	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Height Cover SLA	-192.56	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Cover SLA Height	131.82	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA Cover	493.2	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Height Cover	-194.56	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Cover SLA	130.66	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA	491.36	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Height	-196.17	Prec3d Temp3d Humin Coverheight Cover	129.35	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight	489.94			Prec3d Temp3d Humin Coverheight	128.17	
					Prec3d Temp3d Humin	127.88	
Substrate 2	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA Height Cover	523.14	Prec3d Humin Coverheight Height SLA Temp3d Cover	-223.65	Prec3d Temp3d Humin Cover SLA Height Coverheight	390.06	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA Height	521.14	Prec3d Humin Coverheight Height SLA Temp3d	-225.52	Prec3d Temp3d Humin Cover SLA Height	388.26	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight SLA	520.57	Prec3d Humin Coverheight Height SLA	-226.73	Prec3d Temp3d Humin Cover SLA	387.28	
	Prec3d Temp3d Humin Coverheight	519.34	Prec3d Humin Coverheight Height	-227.32	Prec3d Temp3d Humin Cover	386.96	
					Prec3d Temp3d Humin	386.40	

Annexe 7 : Mean, min and max percentages retention for 3 days periods for each mini green roof

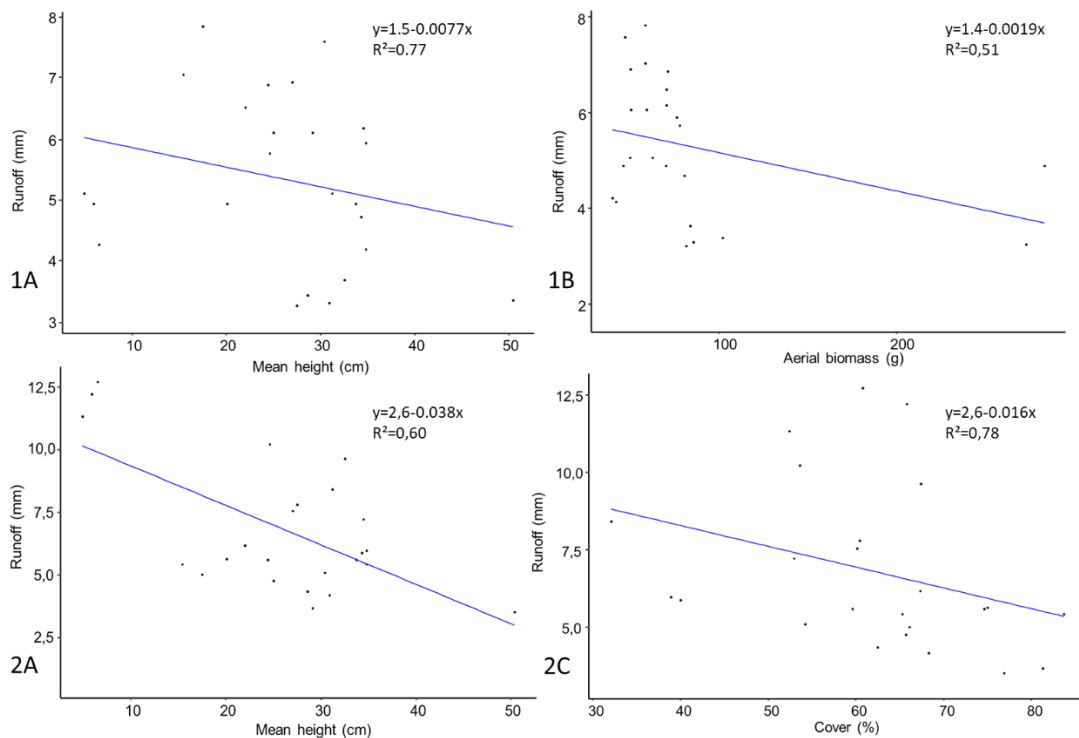
Substrate	Species	Mean retention (%)	Min retention (%)	Max retention (%)
1	<i>Achillea millefolium</i> L.	78.29±28.35%	11.81	100
1	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	76.07±30.54%	4.93	100
1	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.)Hoffm.	72.18±32.6%	8.52	100
1	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	77.99±28.47%	15.91	100
1	<i>Centranthus ruber</i> (L.)DC.	72.76±33.49%	1.57	100
1	<i>Draba aizoides</i> L.	71.95±33.44%	1.57	100
1	<i>Erysimum cheiri</i> (L.) Crantz	73.66±30.99%	13.14	100
1	<i>Geranium sanguineum</i> L.	76.49±30.9%	14.48	100
1	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	76.37±29.68%	14.77	100
1	<i>Helleborus foetidus</i> L.	73.26±31.97%	8.27	100
1	<i>Jasione montana</i> L.	74.7±31.21%	2.46	100
1	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.	74.51±31.06%	15.91	100
1	<i>Lotus corniculatus</i> L.	80.78±26.21%	15.91	100
1	<i>Onobrychis Viciifolia</i> Scop.	78.53±27.94%	16.48	100
1	<i>Polypodium vulgare</i> L.	73.08±33.19%	0.72	100
1	<i>Prunella vulgaris</i> L.	72.19±33.84%	4.26	100
1	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	73.44±32.48%	4.00	100
1	<i>Scabiosa columbaria</i> L.	78.35±29.11%	5.34	100
1	<i>Verbascum thapsus</i> L.	77.63±29.49%	15.81	100
1	Without	74.72±32.25%	0.00	100
2	<i>Achillea millefolium</i> L.	78.68±27.73%	12.42	100
2	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	78.42±26.65%	14.27	100
2	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	75.76±30.19%	15.96	100
2	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	74.56±30.8%	9.14	100
2	<i>Centranthus ruber</i> (L.) DC.	75.15±30.71%	10.68	100
2	<i>Draba aizoides</i> L.	72.32±33.68%	7.60	100
2	<i>Erysimum cheiri</i> (L.) Crantz	73.02±33.04%	1.23	100
2	<i>Geranium sanguineum</i> L.	74.85±31.31%	8.16	100
2	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	75.18±30.82%	8.11	100
2	<i>Helleborus foetidus</i> L.	77.58±28.75%	10.83	100
2	<i>Jasione montana</i> L.	71.84±33.82%	3.54	100
2	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.	76.84±30.85%	12.42	100
2	<i>Lotus corniculatus</i> L.	78.66±28.81%	12.89	100
2	<i>Onobrychis Viciifolia</i> Scop.	76.45±31.08%	13.66	100
2	<i>Polypodium vulgare</i> L.	78.48±28.75%	12.73	100
2	<i>Prunella vulgaris</i> L.	73.32±32.68%	3.85	100
2	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	74.65±32.08%	0.00	100
2	<i>Scabiosa columbaria</i> L.	73.52±31.7%	9.45	100
2	<i>Verbascum thapsus</i> L.	79.12±28.91%	12.42	100
2	Without	73.85±31.21%	2.06	100

Annexe 8 : Results of segmented regressions for each green roof : precipitation quantity at break-point value (mm) and slope of the second part of the segmented regression (value, P-value and R²).

Code	Substrate	Species	Break-point value (mm)	Slope		
				Value	P	R ²
1_1	1	<i>Achillea millefolium</i> L.	5.08	0.68	<0.0001	0.91
1_2	1	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	5.08	0.73	<0.0001	0.90
1_3	1	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	5.08	0.81	<0.0001	0.93
1_4	1	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	4.57	0.70	<0.0001	0.94
1_5	1	<i>Centranthus ruber</i> (L.) DC.	4.95	0.74	<0.0001	0.92
1_6	1	<i>Draba aizoides</i> L.	5.08	0.79	<0.0001	0.94
1_7	1	<i>Erysimum cheiri</i> (L.) Crantz	5.08	0.73	<0.0001	0.93
1_8	1	<i>Geranium sanguineum</i> L.	4.95	0.69	<0.0001	0.91
1_9	1	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	4.59	0.72	<0.0001	0.94
1_10	1	<i>Helleborus foetidus</i> L.	4.95	0.74	<0.0001	0.92
1_11	1	<i>Jasione montana</i> L.	4.59	0.69	<0.0001	0.89
1_12	1	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.	4.56	0.72	<0.0001	0.93
1_13	1	<i>Lotus corniculatus</i> L.	4.83	0.68	<0.0001	0.86
1_14	1	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	4.95	0.70	<0.0001	0.93
1_15	1	<i>Polypodium vulgare</i> L.	3.93	0.72	<0.0001	0.92
1_16	1	<i>Prunella vulgaris</i> L.	4.03	0.70	<0.0001	0.89
1_17	1	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	4.57	0.73	<0.0001	0.92
1_18	1	<i>Scabiosa columbaria</i> L.	4.95	0.71	<0.0001	0.92
1_19	1	<i>Verbascum thapsus</i> L.	4.59	0.68	<0.0001	0.9
1_20	1	Without	4.12	0.74	<0.0001	0.94
2_1	2	<i>Achillea millefolium</i> L.	6.35	0.66	<0.0001	0.83
2_2	2	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	4.15	0.58	<0.0001	0.85
2_3	2	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	5.08	0.67	<0.0001	0.89
2_4	2	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	4.83	0.70	<0.0001	0.89
2_5	2	<i>Centranthus ruber</i> (L.) DC.	3.73	0.61	<0.0001	0.85
2_6	2	<i>Draba aizoides</i> L.	4.09	0.70	<0.0001	0.89
2_7	2	<i>Erysimum cheiri</i> (L.) Crantz	4.04	0.67	<0.0001	0.87
2_8	2	<i>Geranium sanguineum</i> L.	4.95	0.69	<0.0001	0.87
2_9	2	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	5.08	0.73	<0.0001	0.90
2_10	2	<i>Helleborus foetidus</i> L.	4.00	0.64	<0.0001	0.89
2_11	2	<i>Jasione montana</i> L.	3.56	0.61	<0.0001	0.82
2_12	2	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamk.	3.56	0.60	<0.0001	0.82
2_13	2	<i>Lotus corniculatus</i> L.	4.57	0.57	<0.0001	0.83
2_14	2	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	4.57	0.66	<0.0001	0.87
2_15	2	<i>Polypodium vulgare</i> L.	4.33	0.64	<0.0001	0.88
2_16	2	<i>Prunella vulgaris</i> L.	6.35	0.71	<0.0001	0.83
2_17	2	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	3.55	0.62	<0.0001	0.85
2_18	2	<i>Scabiosa columbaria</i> L.	5.08	0.67	<0.0001	0.88
2_19	2	<i>Verbascum thapsus</i> L.	6.35	0.67	<0.0001	0.85
2_20	2	Without	3.99	0.70	<0.0001	0.89



Annexe 9 : Correlation matrix between vegetation traits



Annexe 10 : Marginal regression of vegetation traits influencing runoff from precipitation of return period of 20 years during 300 sec. 1 : dry substrate; 2: humid substrate; A: mean height; B: aerial biomass, C: cover

Annexe 11 : Results of multiple stepwise regression of plant traits (vegetation height, aerial biomass, root biomass, cover and leaf area) and initial substrate humidity influencing the runoff from 20y300s precipitations on dry and humid substrate. AIC for each model is indicated.

Return period 20 years			
Time 300 sec			
Dry substrate		Humid substrate	
Parameters	AIC	Parameters	AIC
Initial substrate humidity Final mean height Aerial biomass Root biomass Cover Leaf area	-53.49	Initial substrate humidity Final mean height Cover Leaf area Aerial biomass Root biomass	-44.24
Initial substrate humidity Final mean height Aerial biomass Root biomass Cover	-55.46	Initial substrate humidity Final mean height Cover Leaf area Aerial biomass	-46.05
Initial substrate humidity Final mean height Aerial biomass Root biomass	-57.07	Initial substrate humidity Final mean height Cover Leaf area	-47.70
Initial substrate humidity Final mean height Aerial biomass	-58.81	Initial substrate humidity Final mean height Cover	-49.51
		Initial substrate humidity Final mean height	-49.60