

# ÉCOLOGIE URBAINE

## Connaissances, enjeux et défis de la biodiversité en ville

N. Machon, F. Di Pietro, V. Bertaudière-Montès,  
L. Carassou, S. Muller, coord.





# Écologie urbaine

Connaissances, enjeux et défis  
de la biodiversité en ville

Nathalie Machon, Francesca Di Pietro, Valérie Bertaudière-Montès,  
Laure Carassou, Serge Muller, coordinateurs

Éditions Quæ

## *Dans la collection Synthèses*

*Des contrats dans les filières agricoles, forêt-bois et halieutiques*

*Dialogue entre le droit, l'économie et la sociologie*

Magrini M.-B., Aubin Brouté R.-J., Bouamra-Mechemache Z., Marty G., Vignes A., coord.  
2025, 232 p.

*Invasion et expansion d'insectes bioagresseurs forestiers*

*Quels risques pour la forêt française dans le contexte des changements globaux?*

Robinet C., Saintonge F.-X., Tassus X., Brault S., coord.  
2025, 312 p.

### **Pour citer cet ouvrage :**

Machon N., Di Pietro F., Bertaudière-Montès V., Carassou L., Muller S., coord., 2025.  
*Écologie urbaine. Connaissances, enjeux et défis de la biodiversité en ville*, Versailles,  
éditions Quæ, 322 p., doi:10.35690/978-2-7592-4132-3.

Les éditions Quæ réalisent une évaluation scientifique des manuscrits avant publication  
(<https://www.quae.com/store/page/199/processus-d-evaluation>).

La procédure d'évaluation est décrite dans Prism

(<https://directory.doabooks.org/handle/20.500.12854/25780>).

Le processus éditorial s'appuie également sur un logiciel de détection des similitudes et des textes  
potentiellement générés par intelligence artificielle.

La diffusion en accès ouvert de cet ouvrage a été soutenue par la Direction pour la science ouverte  
(DipSO) et l'unité de recherche Écosystèmes aquatiques et changements globaux (EABX) d'INRAE,  
le Centre d'écologie et des sciences de la conservation (Cesco) du Museum national d'Histoire naturelle,  
le Laboratoire population-environnement-développement (LPED) d'Aix-Marseille Université, l'université  
de Bordeaux et l'université de Tours.



Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Éditions Quæ  
RD 10, 78026 Versailles cedex  
[www.quae.com](http://www.quae.com) – [www.quae-open.com](http://www.quae-open.com)

© Éditions Quæ, 2025

ISBN papier : 978-2-7592-4131-6  
ISBN epub : 978-2-7592-4133-0

ISBN PDF : 978-2-7592-4132-3  
ISSN : 1777-4624

# Sommaire

---

Préface.....	9
--------------	---

## PARTIE I CONTEXTE GÉNÉRAL

<b>Chapitre 1. La ville comme écosystème. Genèse et développements de l'écologie urbaine.....</b>	<b>12</b>
---	-----------

*Francesca Di Pietro*

L'émergence de la ville dans les études écologiques .....	12
Apports théoriques à l'écologie urbaine .....	15
Débats et controverses .....	17
Enjeux actuels et perspectives .....	20

<b>Chapitre 2. La ville, territoire d'enjeux pour la biodiversité .....</b>	<b>26</b>
---	-----------

*Luc Abbadie*

Une expansion continue aux impacts multiples.....	26
Un bilan écologique difficile à établir .....	28
La ville, territoire d'enjeux planétaires .....	29
La ville, territoire de solutions d'intérêt planétaire.....	31
La ville, territoire de solutions systémiques.....	32

<b>Chapitre 3. Les inégalités sociales d'accès à la biodiversité en ville .....</b>	<b>38</b>
---	-----------

*Marianne Cohen*

Définir les inégalités sociales et l'accès à la biodiversité .....	38
Qu'entendre par biodiversité? .....	40
Définir la ville .....	41
Des notions clés pour croiser des données très différentes.....	42
Le <i>luxury effect</i> .....	43
Les services écosystémiques et la trame verte.....	44

## PARTIE II LE BIOTOPE URBAIN

### Section 1. Spécificités des écosystèmes urbains

<b>Chapitre 4. Les grandes caractéristiques des écosystèmes urbains.....</b>	<b>50</b>
--	-----------

*Sophie Joimel, Tania De Almeida, Sébastien Barot*

La ville : diversité d'habitats terrestres et aquatiques.....	50
La fragmentation du paysage urbain.....	51
Un microclimat spécifique aux écosystèmes urbains.....	51
Les sols urbains : des sols remaniés, pollués, artificialisés.....	53
Pollutions atmosphérique et sonore .....	54

<b>Chapitre 5. L'urbanisation, moteur de l'évolution des espèces</b>	58
<i>Nathalie Machon</i>	
Les pressions de sélection particulières à la ville	58
Les mécanismes en jeu	59
Pourquoi étudier les phénomènes évolutifs en ville ?	62
<b>Chapitre 6. Formes urbaines et biodiversité</b>	64
<i>Xavier Lagurgue</i>	
Formes urbaines	65
Morphologies urbaines et biodiversité	69
<b>Section 2. Les milieux urbains</b>	
<b>Chapitre 7. Les arbres dans les écosystèmes urbains</b>	76
<i>Serge Muller</i>	
Les arbres et la forêt urbaine	76
Les différentes composantes de la forêt urbaine	77
La richesse en arbres dans les forêts urbaines	78
La biodiversité dans les forêts urbaines	79
Les services écosystémiques assurés par les arbres en ville	80
Quelles espèces d'arbres dans les villes de demain ?	81
<b>Chapitre 8. L'intérêt socio-écologique des friches urbaines</b>	85
<i>Marion Brun, Francesca Di Pietro</i>	
Les friches urbaines comme biotope	85
L'intérêt écologique des friches urbaines	86
Les friches urbaines comme socio-écosystèmes	89
<b>Chapitre 9. Diversité végétale du réseau viaire</b>	95
<i>Valérie Bertaudière-Montès, Christine Robles, Nathalie Machon</i>	
Caractéristiques des plantes et des rues	95
Des sciences participatives pour l'observation de la flore des rues	96
Résultats du programme « Sauvages de ma rue »	97
<b>Chapitre 10. Biodiversités et agriculture urbaine</b>	103
<i>Sophie Joimel, Francesca Di Pietro, Jean-Noël Consalès</i>	
Diversité des formes d'agriculture urbaine	103
Les espaces d'agriculture urbaine comme habitats pour la biodiversité en ville	105
Les espaces d'agriculture urbaine comme vecteur de continuités écologiques en ville	108
<b>Chapitre 11. Zoom – Les jardins pavillonnaires</b>	112
<i>Audrey Marco, Valérie Bertaudière-Montès</i>	
<b>Chapitre 12. Zoom – Les espaces verts d'entreprises</b>	116
<i>Hortense Serret</i>	
<b>Chapitre 13. Zoom – Les cours d'école végétalisées</b>	118
<i>Nelly Faget</i>	

<b>Chapitre 14. Zoom – Quelle biodiversité floristique dans les cimetières de nos villes et villages ?</b> .....	120
<i>Jeanne Vallet</i>	
<b>Chapitre 15. Zoom – Les toits végétalisés</b> .....	122
<i>Frédéric Madre</i>	

### PARTIE III DES BIOCÉNOSES ADAPTÉES À LA VILLE ?

#### Section 1. Les communautés végétales

<b>Chapitre 16. Les espèces végétales urbaines</b> .....	126
<i>Jeanne Vallet</i>	
Territoire d'étude et données .....	126
Calcul des indicateurs de spécialisation et de fréquence des espèces au milieu urbain .....	127
Quelles sont les espèces spécialistes des milieux urbains? .....	128
Quelles sont les espèces les plus fréquentes en milieu urbain ?.....	130
<b>Chapitre 17. Dynamiques temporelles de la biodiversité : exemple des plantes poussant au pied des arbres d'alignement</b> .....	134
<i>Nathalie Machon</i>	
Les déplacements des populations de plantes .....	134
Les métapopulations constituées des pieds d'arbres d'alignement .....	135
La dynamique des plantes dans les pieds d'arbres du quartier de Bercy à Paris .....	136
Les déplacements en pluie de graines ou en pas japonais .....	137
<b>Chapitre 18. Les plantes invasives en ville</b> .....	140
<i>Marianne Cohen, Maciej Nowak, Pierre Lubszynski, Marie Finocchiaro, Paloma Humbaire, Candice Mortier</i>	
Les plantes invasives, résultat d'un processus en quatre étapes .....	140
La ville, un havre pour les plantes invasives .....	142
Focus sur l'Île-de-France.....	143
Une répartition géographique préférentielle en milieu urbain et populaire.....	144
Les plantes invasives dans le bois de Boulogne et la Petite Ceinture.....	145

#### Section 2. Les communautés animales

<b>Chapitre 19. Évolution des peuplements de poissons de la Seine dans la traversée de Paris</b> .....	148
<i>Evelyne Tales, Jérôme Belliard, Céline Le Pichon</i>	
Qu'est-ce qu'un cours d'eau urbain? .....	148
Évolution fonctionnelle des peuplements de poissons dans la Seine à Paris de 1870 à 2000 .....	149
Trajectoire des cours d'eau du bassin de la Seine.....	151
Évolution contemporaine des peuplements de poissons des cours d'eau de l'agglomération parisienne .....	152
L'homogénéisation biotique à l'échelle européenne .....	153

<b>Chapitre 20. Zoom – Le rat des villes.....</b>	<b>155</b>
<i>Élodie Gloaguen</i>	

<b>Chapitre 21. Zoom – Lépidoptères et gastéropodes en ville.....</b>	<b>159</b>
<i>Magali Deschamps-Cottin, Bruno Vila</i>	

### Section 3. Les interactions biotiques en ville

<b>Chapitre 22. Pollinisateurs et pollinisation en ville : menaces et opportunités .....</b>	<b>163</b>
<i>Isabelle Dajoz, Lise Ropars, Benoît Geslin</i>	

Quelles sont les faunes urbaines de pollinisateurs ?	
Un état des lieux des connaissances.....	164
Quelles mesures de gestion et de protection des pollinisateurs	
sont développées en ville ?.....	166

<b>Chapitre 23. Les mycorhizes en milieu urbain.....</b>	<b>173</b>
<i>Laurent Palka, Yves Bertheau</i>	

Quel statut de mycorhization en ville ?.....	174
Le milieu urbain exerce-t-il un effet sur les mycorhizes ?.....	177
Faut-il tenter de contrôler la mycorhization ?.....	178
L'influence de la mycorhization est-elle surestimée ?.....	179

<b>Chapitre 24. Le fonctionnement des sols urbains, de la biodiversité à leur gestion...182</b>	
<i>Tania De Almeida, Sophie Joimel, Jean-Christophe Lata, Sébastien Barot</i>	

Enjeux généraux autour des sols urbains .....	182
Caractéristiques des sols urbains .....	183
Biodiversité des sols urbains .....	184
Fonctionnement et santé des sols urbains .....	186
Restauration des sols urbains.....	187
Vers une gestion intégrée des sols urbains.....	188

<b>Chapitre 25. Biodiversité animale en ville : convergence des réponses des taxons à l'urbanisation ? .....</b>	<b>191</b>
<i>Frédéric Barraquand, Marie-Lise Benot, Laure Carassou</i>	

Étude des tendances de la biodiversité animale à Bordeaux Métropole	
par l'application d'un échantillonnage multitaxons adaptatif .....	192
Corrélations entre les distributions spatiales des grands taxons.....	193
Relations entre diversité en espèces et urbanisation .....	194
Quid des approches par taxons « substituts » ?.....	195

## PARTIE IV

### UNE MEILLEURE PRÉSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ EN VILLE

<b>Chapitre 26. Propreté urbaine et biodiversité dans les espaces publics.....</b>	<b>200</b>
<i>Sabine Bognon, Aurélien Ramos, Natacha Rollinde de Beaumont</i>	

Vers une gestion écologique des espaces publics ?.....	201
Écologisation ou néo-hygiénisme : un service urbain à deux vitesses.....	203



<b>Chapitre 27. Caractériser et cartographier les services écologiques en ville</b> .....	211
<i>Didier Alard, Jérôme Cimon-Morin</i>	
Caractériser les modèles des services écologiques.....	211
Les services écologiques en zones urbaines.....	213
La séquestration du carbone sur la métropole de Bordeaux.....	214
La régulation du climat local en ville : une question et des données.....	215
<b>Chapitre 28. Le zéro artificialisation nette et l'intégration de la biodiversité dans les projets d'aménagement</b> .....	226
<i>Marc Barra</i>	
Zéro artificialisation nette : un dispositif complexe qui renvoie à la sobriété foncière.....	226
Densifier à tout prix : un risque pour la nature urbaine .....	227
Repenser les formes urbaines et les continuités écologiques : un impératif pour les aménageurs.....	228
Réensauvager nos quartiers.....	229
Architecture : des solutions éprouvées, d'autres à inventer .....	230
La biodiversité grise : les impacts indirects de l'aménagement sur le vivant.....	232
La coopération entre écologues, architectes et urbanistes : une nécessité .....	233
Déconstruire et renaturer : une option pour les aménageurs?.....	233
Quels outils pour changer les pratiques?.....	234
<b>Chapitre 29. Ingénierie écologique des écosystèmes urbains</b> .....	237
<i>Sébastien Barot, Xavier Raynaud, Jean-Christophe Lata, Luc Abbadie</i>	
En quoi l'ingénierie écologique peut-elle être profitable en milieu urbain? .....	238
Exemple des toitures végétalisées.....	240
Exemple de l'agroécologie urbaine.....	243
Vers une ingénierie écologique à l'échelle des villes entières?.....	245
<b>Chapitre 30. Restaurer la connectivité pour améliorer la biodiversité</b> .....	247
<i>Cécile Albert, Céline Clauzel, Tanguy Louis-Lucas, Yohan Sahraoui</i>	
Notions d'écologie des paysages urbains.....	248
Comment la connectivité est-elle analysée?.....	252
Modéliser les réseaux écologiques pour évaluer la connectivité.....	253
Le paramétrage du modèle, un élément crucial.....	254
Combiner données de terrain et modélisation pour une approche plus robuste .....	255
Applications au milieu urbain.....	256
<b>Chapitre 31. Réduire les effets de la pollution lumineuse sur la biodiversité</b> .....	261
<i>Léa Mariton, Christian Kerbiriou, Isabelle Le Viol</i>	
L'importance majeure de la lumière naturelle pour la biodiversité.....	262
Quand la lumière artificielle vient perturber la biodiversité.....	263
Agir pour limiter les effets des LAN sur la biodiversité.....	266
<b>Chapitre 32. Zoom – Lumière artificielle nocturne et biodiversité aquatique</b> .....	274
<i>Caroline Roux, Laure Carassou</i>	

**Chapitre 33. La participation des habitants à la renaturation de la ville** ..... 279  
*Richard Raymond*

Nature en ville et part urbaine de la biodiversité, proposition de distinction ..... 279

Accepter la nature en ville, du plébiscite aux limites ..... 282

S'impliquer dans la renaturation de la ville,  
réels engagements environnementaux ? ..... 285

PARTIE V  
CONCLUSION

**Chapitre 34. La biodiversité urbaine en pratique : le chercheur en écologie  
comme acteur de la ville** ..... 292  
*Magali Deschamps-Cottin, Christine Robles, Audrey Marco,  
Valérie Bertaudière-Montès, Bruno Vila*

Produire et diffuser des connaissances sur la biodiversité urbaine :  
sensibiliser les acteurs sur leur territoire ..... 294

S'impliquer dans les projets de territoire pour accompagner les acteurs  
dans la mise en pratique de la biodiversité urbaine ..... 296

Former académiquement les acteurs de la ville à la biodiversité urbaine  
pour une meilleure compréhension de la complexité du vivant ..... 298

**Chapitre 35. De l'écologie urbaine à l'urbanisme écosystémique** ..... 304  
*Philippe Clergeau, Eduardo Blanco*

La qualité de la biodiversité est gage de durabilité des systèmes ..... 304

Qu'est-ce qu'un urbanisme plus écologique ? ..... 307

Les objectifs d'un urbanisme écosystémique et régénératif ..... 309

**Glossaire** ..... 314

**Liste des auteurs** ..... 319

# Préface

---

Voici un ouvrage, coordonné par cinq scientifiques de renom – Nathalie Machon, Francesca Di Pietro, Valérie Bertaudière-Montès, Laure Carassou et Serge Muller –, qui nous propose une synthèse bien documentée des connaissances actuelles en matière de biodiversité urbaine mais aussi des enjeux et défis de son maintien sur le long terme.

Une soixantaine de scientifiques, spécialisés sur les questions urbaines, appartenant au monde des sciences de la nature ou des sciences sociales, vont se relayer au fil des chapitres pour nous expliquer avec précision et conviction la folle aventure de la biodiversité en ville, ce qu'elle est vraiment et le cheminement souvent difficile qu'elle subit dans un milieu si contraint, en interaction avec les humains qui y vivent.

Ce livre, très pédagogique, s'adresse à tous ceux qui souhaitent se documenter sur ces questions ou monter en compétence dans ce large champ qu'est l'écologie urbaine.

Tout au long de l'ouvrage, le lecteur découvre des faits scientifiques majeurs, certains inédits; une terminologie précise, adaptée et explicite; mais aussi une palette de réflexions plus poussées lui permettant d'approfondir le sujet et de devenir, lui-même, un potentiel acteur des enjeux de la ville de demain.

Le livre présente d'abord le contexte général, rappelant et qualifiant la ville comme un écosystème et un territoire d'enjeux pour la biodiversité, et identifiant également les inégalités sociales d'accès à la biodiversité. Il s'agit ici d'amener progressivement le lecteur à poser un regard nouveau sur ce que sont réellement les villes d'aujourd'hui et leurs dynamiques (ces « nouveaux écosystèmes », ou *novel ecosystems* en anglais, comme le mentionne très justement Francesca Di Pietro), et de sortir d'une vision d'un monde essentiellement construit : un monde où l'on transforme une matière première comme un produit fini, une forme en une substance. L'idée est de redonner une vie à la ville et de donner à réfléchir autrement ces espaces où une très grande partie des populations humaines mondiales se retrouvent aujourd'hui, et probablement encore plus demain. Comment aller vers un mode d'engagement avec la ville, et non vers un mode de construction de cette dernière? Comment passer du bâtir à l'habitabilité? Le monde habité n'est-il pas un champ continu de relations qui se déploient à travers le temps? Le livre s'emploie à nous le démontrer.

Trois parties viennent ensuite structurer l'ouvrage, tout d'abord autour (1) d'une description du biotope urbain (quelles caractéristiques? quelles formes?), de l'urbanisation comme moteur de l'évolution des espèces, mais aussi des différents types urbains (arbres, friches, espaces verts, réseau viaire, toitures végétalisées, espaces d'agriculture urbaine, parcs et cimetières); ensuite autour (2) de l'identification des biocénoses adaptées à la ville, qu'il s'agisse des communautés animales, végétales ou des interactions biotiques en ville; et enfin autour (3) d'une meilleure préservation de la biodiversité en ville avec des focus sur la propreté et la diversité dans les espaces publics, la cartographie des services écologiques que l'on y trouve, le Zan (zéro artificialisation nette)

et l'intégration de la biodiversité dans les projets d'aménagements, la place de l'ingénierie écologique comme façon d'intervenir, la restauration de la connectivité pour améliorer la biodiversité urbaine, les questions de la pollution lumineuse, mais aussi de l'impact de la lumière artificielle nocturne sur la biodiversité aquatique, et enfin le rôle et la participation des habitants quant à une « re-naturalisation » de la ville.

Le lecteur en sort grandi et informé sur ce que sont profondément nos villes et le type de biodiversité que l'on y rencontre ainsi que sur l'ensemble des menaces auxquelles elle est confrontée.

L'ouvrage se termine en évoquant (1) l'importance du chercheur en écologie comme partie prenante dans une nouvelle conception de la ville potentiellement renouvelée où les espaces urbains intégreraient haut et fort des espaces de nature, et en proposant ainsi (2) un nouvel urbanisme que l'on pourrait qualifier d'urbanisme écosystémique pluridisciplinaire où l'écologie aurait toute sa place. Pour y parvenir, le lecteur découvrira qu'il est possible de penser la ville de demain en passant de la ville durable à la ville régénérative. Philippe Clergeau et Eduardo Blanco nous expliquent cette notion de la façon suivante : « la ville régénérative vise la constitution d'écosystèmes les plus proches possibles de ceux qui existent dans des milieux plus naturels, c'est-à-dire capables de s'auto-entretenir grâce à la reconstitution permanente, après chaque perturbation, des réseaux écologiques (des chaînes alimentaires, par exemple) et de garder leurs propriétés sur le long terme ». Dont acte. Ainsi le lecteur comprend que la biodiversité doit être associée de façon plus prégnante à une conception écologique qui lui permettrait, en tant que telle, d'évoluer aussi à sa juste mesure. Comme l'écrit Luc Abbadie en introduction, « la qualité de la nature en ville, qui se mesure à sa diversité, à son autonomie fonctionnelle et à sa capacité évolutive, doit être une préoccupation constante de ceux qui fabriquent la ville ». Aux concepteurs de la ville de s'en emparer.

Ainsi, aujourd'hui, la ville se doit de devenir écologique au plus profond d'elle-même, pour notre survie mais aussi pour celle de tous les êtres vivants non humains qui nous accompagnent.

Nous sommes dans le pétrin, mais nous avons toutes les clefs entre nos mains pour accompagner ces changements de paradigme, de direction et de conception devenus hautement nécessaires. Rendre possible l'inimaginable. Tordre l'urbanisme. Suivons les orientations étonnantes que suggèrent les auteurs de cet ouvrage et faisons leur confiance, ce sont de réels passeurs de frontière.

*Nathalie Frascaria-Lacoste*

*Professeure en écologie évolutive et ingénierie écologique à AgroParisTech  
Directrice du Laboratoire Écologie, société, évolution – université Paris-Saclay*

## Partie I

---

# Contexte général

## Chapitre 1

# La ville comme écosystème. Genèse et développements de l'écologie urbaine

Francesca Di Pietro

La présence d'éléments de nature dans la ville est une évidence pour beaucoup de citadins, mais sur le plan scientifique que sait-on des plantes et des animaux qui se développent plus ou moins spontanément en ville ? Les naturalistes puis les écologues ont longtemps ignoré la ville et ses habitants non humains, centrant leurs observations et leurs études sur des milieux moins anthropisés, comme les forêts ou les lacs. La nature en ville, cette nature banale, peu intéressante pour les scientifiques qui la jugeaient trop ordinaire ou trop évidente car dirigée par les humains, est néanmoins celle que la plupart des humains connaissent au quotidien ; elle est la première expérience de nature pour la plupart des enfants (Keith *et al.*, 2021). La reconnaissance de l'intérêt scientifique des communautés végétales et animales urbaines, dont la dynamique s'est avérée pas si claire, est le résultat d'une évolution des objets de l'écologie, cette branche de la biologie centrée sur les relations entre les organismes et leur environnement.

## » L'émergence de la ville dans les études écologiques

### La place des humains dans les écosystèmes légitimée théoriquement et pratiquement

L'écologie s'était développée depuis la première moitié du xx<sup>e</sup> siècle sous le sceau du paradigme de l'équilibre de la nature (*balance of nature*, en anglais). Ce paradigme se réfère à l'idée générale qu'une entité naturelle a tendance à se maintenir dans un certain état ou à y revenir en cas de perturbation. Assimilée au terme *equilibrium* en sciences physiques, cette idée a eu un effet profond sur le développement de l'écologie ainsi que sur la conception des stratégies de conservation de la nature, car elle implique que pour étudier efficacement la nature ou la conserver avec succès, les sites d'étude doivent être localisés loin des actions humaines, facteur d'instabilité, ou exclure explicitement les humains des zones de conservation. Les humains étaient en effet considérés comme extérieurs aux écosystèmes pendant la majeure partie du xx<sup>e</sup> siècle (McDonnell, 2011).

Le paradigme de l'équilibre de la nature a eu un impact significatif sur la recherche fondamentale et théorique en écologie, mais il n'a eu que peu ou pas d'effet sur la recherche appliquée, axée sur la résolution de problèmes pratiques dans les villes.

La discipline de l'écologie avait apporté relativement peu d'informations à la compréhension de l'écologie des zones urbaines, à l'exception de quelques études en Asie (Japon) ou en Europe (Grande-Bretagne, Allemagne). En Europe comme en Amérique du Nord ou ailleurs, la plupart des premières recherches conduites sur les villes étaient axées sur des questions appliquées, comme la dégradation des sols et des eaux ou les effets de la pollution. Elles ont constitué les fondements du nouveau champ des sciences de l'environnement (par exemple, la chimie de l'environnement, la toxicologie, etc.). Deux éléments ont modifié cette situation.

Sur le plan théorique, la critique de l'équilibre de la nature entre les années 1930 et 1950 a ouvert la voie à la transition – vers la fin des années 1960 et le début des années 1970 – vers une conception de la nature comme désordonnée et gouvernée par les perturbations, que certains auteurs qualifient de « changement de paradigme ». Ceci a conduit à l'affirmation, depuis les années 1980, du paradigme du non-équilibre de la nature, qui considère les systèmes écologiques comme pilotés par des processus plutôt qu'orientés vers un état final, et comme des systèmes ouverts potentiellement régulés par des forces extérieures. Ce paradigme de non-équilibre permet explicitement d'inclure les humains dans les écosystèmes étudiés. Si les écologues admettent aujourd'hui que la structure et la fonction des écosystèmes peuvent être régulées par des forces extérieures, les activités humaines doivent être considérées comme des agents importants de la modification des écosystèmes.

Sur le plan pratique, la prise de conscience que les actions humaines modifient le climat mondial, au travers de la publication des données sur l'augmentation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère au début des années 1960, a été un aspect décisif dans l'inclusion des humains dans les composantes des écosystèmes. Peu à peu, on a reconnu qu'aucun écosystème n'était à l'abri des actions humaines. En outre, l'émergence du champ de l'écologie historique a montré que de nombreux écologues travaillaient en fait dans des zones qui avaient été transformées par des actions humaines depuis des siècles, voire des millénaires.

L'émergence du concept de « socio-écosystèmes », c'est-à-dire de systèmes intégrés couplant les sociétés et la nature, témoigne de la progressive reconnaissance, dans les processus régissant la dynamique des écosystèmes, des actions humaines, qui sont dès lors admises comme un facteur écologique majeur.

## Les premiers travaux d'écologie urbaine

Les premières études d'écologie urbaine ont pris deux directions. Une première approche porte sur la ville entière comme unité d'étude et se centre sur les flux d'énergie et les cycles des nutriments (encadré 1.1). Une seconde approche porte sur différents biotopes à l'intérieur de la ville. Axée sur l'étude des organismes vivants en relation avec leur environnement dans les villes, elle s'inscrit dans la tradition des sciences de la nature. C'est de cette seconde approche qu'il sera question dans la suite de ce chapitre.

Les premières études internationales d'écologie urbaine ont été stimulées par le déploiement du programme de l'Unesco (Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture) « Man and the Biosphere » (MAB) dès 1974. Toutefois ces études n'ont pas motivé un nombre significatif d'écologues à poursuivre le développement de la discipline dans les années 1970 et 1980. Cela était très probablement dû au préjugé profondément ancré dans le domaine de l'écologie selon lequel les écosystèmes dominés

par les humains n'étaient pas des sujets légitimes d'études écologiques. Bien que l'environnement urbain ait longtemps été considéré comme indigne de la recherche écologique en raison de son « artificialité », le développement de l'écologie urbaine a connu une renaissance et acquis une légitimité au début des années 1990, stimulée en partie, à la fin de cette même décennie, par l'initiative de la National Science Foundation des États-Unis de financer deux programmes de recherche écologique à long terme (LTER, pour *Long Term Ecological Research*) sur des zones urbaines, l'un à Baltimore dans le Maryland, et l'autre à Phoenix en Arizona (États-Unis).

En Europe, c'est en Allemagne qu'Herbert Sukopp a été un pionnier de l'écologie urbaine dans les années 1970, en conduisant des études de la biodiversité dans tous les types d'occupation des sols au sein de la ville, en relation avec les spécificités des environnements urbains (Kowarik, 2020). Deux observations peuvent être faites à propos

### **Encadré 1.1. Deux conceptions de l'écologie urbaine non centrées sur la flore et la faune.**

Une approche de l'écologie urbaine porte non pas sur les organismes, mais sur les substances et les flux de matières ; les flux d'énergie ont également été inclus à partir des années 1970, à la suite de la crise pétrolière. D'un point de vue quantitatif, les flux les plus importants sont ceux de l'énergie, de l'eau, de la nourriture et des matériaux de construction. Les avantages les plus importants de cette approche sont sa contribution à une meilleure compréhension de la manière dont les substances s'accumulent dans les différents compartiments de l'écosystème (par exemple, le sol urbain, la biomasse vivant dans ou à la surface du sol, les cours d'eau) et de la manière dont elles peuvent devenir dangereuses pour les plantes, les animaux et les êtres humains par exposition directe ou indirecte (par le biais des réseaux alimentaires, par exemple). En outre, l'identification et la quantification des flux de matières et d'énergie entre les régions du globe ont permis de mieux comprendre l'interconnexion des villes et des territoires, non seulement sur le plan économique, mais aussi en ce qui concerne les flux de ressources et la pollution de l'environnement.

En outre, l'écologie urbaine ne doit pas être confondue avec les études socio-écologiques de l'école de Chicago. Dans les années 1920, Chicago était à l'apogée de l'industrialisation et constituait un exemple typique des villes industrielles insalubres et à croissance rapide du XIX<sup>e</sup> et du début du XX<sup>e</sup> siècle en Amérique du Nord et en Europe, avec des immeubles à très forte densité, des déficits en matière d'approvisionnement en eau, d'évacuation des eaux usées et des déchets, une mauvaise qualité de l'air et un éclairage médiocre. Ces conditions et leurs conséquences ont incité le sociologue Robert E. Park à développer des études sur les relations entre la ville et la société, en particulier les conditions de vie des travailleurs industriels. Connus comme « école de Chicago », les travaux de Robert E. Park et Ernest W. Burgess ont tenté d'expliquer les processus de développement urbain de Chicago et leurs impacts sur les groupes sociaux au moyen d'une approche de recherche analogue à celle des sciences biologiques, utilisant des concepts théoriques de l'écologie animale et végétale comme la succession des assemblages, les filtres environnementaux, la symbiose, la compétition et l'adaptation. Ils ont expliqué des phénomènes tels que les phases de migration et de ségrégation des différentes classes de population à l'aide de « cycles d'invasion-succession » et de modèles de structure urbaine. Cette approche a été profondément critiquée en raison de son fondement biologique (Weiland et Richter, 2009).



de ces premiers travaux d'écologie urbaine. D'une part, ces études portaient un intérêt spécifique aux plantes et animaux en relation directe avec les actions humaines. Ainsi, l'essor de l'écologie urbaine a été marquant en Europe centrale, où la succession de la végétation sur les décombres après les bombardements de la Seconde Guerre mondiale a été étudiée dans de nombreuses villes (Sukopp, 2008). D'autre part, ces études se concentraient sur des biotopes spécifiques (espaces verts publics, friches urbaines, etc.) et étaient donc centrées sur la diversité écologique des villes à l'échelle des biotopes (Sukopp et Werner, 1983) et son corollaire : la cartographie des biotopes urbains (Sukopp et Weiler, 1988). Ce courant de l'écologie, appelé « école de Berlin », a développé une vision spatialement structurée de la ville en tant qu'écocomplexe (ensemble d'écosystèmes) résultant des interactions entre les humains et la nature, et abritant une richesse biologique étonnamment élevée (Kowarik, 2023). Ainsi, le développement de l'écologie urbaine a rencontré celui de l'écologie du paysage, fondée sur l'analyse de l'hétérogénéité spatiale des paysages et ses liens avec les communautés biologiques.

## ► Apports théoriques à l'écologie urbaine

### Écologie urbaine et écologie du paysage

L'écologie du paysage voit la ville comme un paysage spatialement hétérogène composé de plusieurs taches d'habitat en interaction, au sein et au-delà des limites de la ville. Les zones urbaines se prêtent bien au premier modèle de l'écologie du paysage, influencé par la théorie insulaire (dont l'écologie du paysage était, à ses débuts, une extension en milieu continental), c'est-à-dire une structure spatiale composée d'une matrice, de taches d'habitat et de corridors. La matrice est constituée des éléments pérennes minéraux, les espaces imperméabilisés, bâtis (immeubles, hangars, etc.) et non bâtis (routes, parkings, etc.).

Les taches d'habitat sont les espaces végétalisés, qui sont très fragmentés et isolés dans les villes, car entourés de surfaces artificialisées. L'intensité de l'isolement est fonction de l'occupation du sol environnante (plus ou moins minérale) et de la hauteur des bâtiments : elle contraint les populations dans des sites de petite taille séparés les uns des autres par des constructions. Mais les taches d'habitat sont aussi très diversifiées : comparé au paysage rural, en particulier celui de grande culture, le paysage urbain possède une forte hétérogénéité spatiale. Il comporte une grande diversité d'habitats : selon un gradient décroissant d'intensité de gestion, nous pouvons citer les jardins potagers et ornementaux, les pelouses, les bois, les friches. Ceci induit une forte diversité inter-habitats (diversité  $\beta$ ).

Matrice et taches d'habitat constituent une mosaïque diversement perméable aux espèces, perméabilité qui dépend des caractéristiques de chaque espèce, mais aussi du type de bâti urbain (par exemple, pour l'usage résidentiel : grand collectif entouré de pelouses, habitat pavillonnaire parsemé de jardins comportant plusieurs habitats, etc.), de la proportion et du type d'habitats végétalisés associés au bâti (pelouse, jardin, bois, etc.) et de la hauteur du bâti. Alors que les éléments minéraux sont relativement stables, les éléments non artificialisés possèdent une certaine variabilité temporelle : certains plus stables (par exemple, parcs publics), d'autres très temporaires (par exemple, friches urbaines, régulièrement imperméabilisées par des immeubles ou des parkings) (Clergeau, 2007). La gestion des espaces végétalisés, souvent très intensive, détermine en grande partie leur composition spécifique.

Les corridors sont les espaces de nature urbaine linéaire : alignement d'arbres, traversée urbaine des cours d'eau, etc. Il s'agit d'éléments peu fréquents en ville et dans beaucoup de paysages très anthropisés ; le renforcement de ces corridors est l'idée phare du projet de trame verte urbaine.

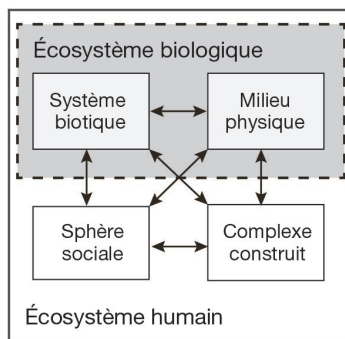
Ainsi émergent deux niveaux d'organisation : celui des habitats (le plus fréquemment étudié en écologie urbaine), et celui du paysage (comme un quartier avec ses jardins, ses maisons et ses avenues), qui diffère structurellement entre le centre et la périphérie de la ville. À ceux-là, il faut ajouter les niveaux englobants de l'agglomération (qui comprend des corridors qui relient les quartiers dans la ville et les lient aux zones rurales), considérée comme un niveau sous-régional, et celui encore plus global de la zone bioclimatique (Clergeau *et al.*, 2006).

Ce lien avec l'écologie du paysage est d'autant plus important sur le plan théorique que l'écologie urbaine ne procède pas d'un développement théorique spécifique.

## Un champ en quête d'une théorie

L'écologie urbaine a-t-elle des principes distincts de ceux de l'écologie générale ? Si certains le nient, préconisant l'intégration de l'écologie urbaine dans l'ensemble des principes et des théories de l'écologie et la généralisation à partir de contextes écologiques, culturels et historiques précis de la ville (Forman, 2016), d'autres affirment que les principes de l'écologie urbaine peuvent également émerger d'une impulsion synthétique plus générale (Pickett et Cadenasso, 2017) et que l'écologie urbaine doit s'intégrer aux études urbaines pour être à même de guider le développement urbain à travers les diverses réalités des villes mondiales (Pickett *et al.*, 2024).

Dès les années 2000, plusieurs cadres théoriques de l'écologie urbaine ont été proposés, sans que cela constitue une théorie complète et mature. Toutefois des écologues urbains (principalement ceux ayant travaillé sur le programme LTER de Baltimore, Maryland, États-Unis) ont synthétisé certains principes généraux. Concernant la structure des villes et de son évolution dans le temps : (1) les villes sont des écosystèmes ; (2) les villes sont spatialement hétérogènes ; (3) les villes sont dynamiques. Concernant les processus écologiques dans les villes : (4) les processus humains et naturels interagissent très étroitement dans les villes ; (5) les processus écologiques sont toujours à l'œuvre et sont importants dans les villes (figure 1.1).



**Figure 1.1.** Illustration du premier principe de l'écologie urbaine : « les villes sont des écosystèmes » (sources : Cadenasso et Pickett, 2008).

Dans un long article fondateur (Pickett *et al.*, 2011), ces écologues synthétisent les conceptions de l'urbain et les caractéristiques des écosystèmes urbains, incluant le climat (notamment l'îlot de chaleur urbain et ses effets), l'hydrologie urbaine, les sols, mais aussi les organismes (flore et faune), la biogéochimie, et, enfin, les humains. Ces caractéristiques sont intégrées par des paramètres portant sur l'usage des sols (et incluant la planification urbaine), à l'échelle du bassin-versant, et à l'aide d'un cadre théorique basé sur la notion d'écosystème humain.

## ► Débats et controverses

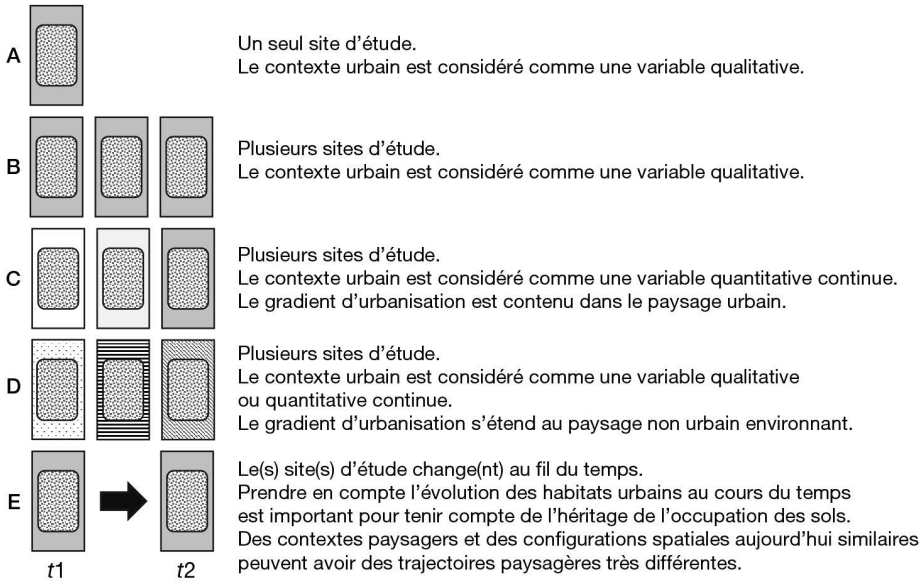
Issue de plusieurs champs disciplinaires – l'écologie principalement, mais aussi la géographie et l'urbanisme –, la communauté des écologues urbains a connu des débats qui, dans le sillon des études précédentes, se sont focalisés sur deux aspects, l'un centré sur l'approche des biotopes urbains, l'autre sur les effets de l'urbanisation sur la biodiversité.

### Gradient d'urbanisation ou paramètres de l'urbanisation : comment analyser la ville en écologie ?

Étant donné la diversité des habitats urbains, comment étudier la ville dans son ensemble ? Après la cartographie des biotopes urbains développée par l'école de Berlin, le gradient d'urbanisation a été la réponse à cette question. Depuis les années 2000, une multitude d'études analysant la variabilité des espèces le long d'un transect urbain-rural, et utilisant de simples classifications de l'occupation des sols pour quantifier les gradients d'urbanisation, ont été réalisées (figure 1.2). Cette approche, dominante en écologie urbaine, suppose que l'urbanisation et les changements environnementaux qu'elle induit diminuent selon un gradient linéaire du centre à la périphérie de la ville.

Ceci ne correspond pas toujours à la croissance non linéaire et complexe des villes contemporaines, largement reconnue dans la planification urbaine, mais pas en écologie urbaine (Ramalho et Hobbs, 2012). Ainsi, d'autres études prônent l'utilisation de mesures directes de l'urbanisation dans un lieu donné, afin d'expliquer sa diversité biologique, à l'aide de paramètres très diversifiés : (1) des paramètres spatiaux, tels que la composition d'occupation du sol autour des habitats étudiés et le nombre d'habitats et leur configuration dans des zones tampons de rayon varié (ces mesures permettent de caractériser le contexte paysager des habitats, c'est-à-dire la mosaïque des habitats environnant l'habitat urbain étudié); (2) des mesures physiques ou chimiques, telles que la concentration en polluants, ou encore des indicateurs du climat local; (3) des mesures démographiques, économiques ou urbanistiques, telles que la densité de population, le revenu médian, ou encore le nombre de permis de construire, ou la densité et l'augmentation de logements. Ces caractéristiques des milieux urbains, indépendantes les unes des autres, doivent être définies par un ensemble de variables distinctes.

L'intégration de paramètres diversifiés (incluant des variables démographiques, urbanistiques et économiques) permet de mieux intégrer la diversité biologique des habitats urbains à la ville et à ses dynamiques, et de faire le lien entre l'écologie des habitats urbains et les enjeux de planification et de gestion urbaines : les questions relatives au type d'habitat, de tissu urbain, de forme urbaine, de quartier, à l'âge du bâti, à la forme et la composition de ses espaces verts d'accompagnement, à la gestion des espaces verts urbains, à la ségrégation sociospatiale dans les villes, etc.



**Figure 1.2.** Cinq approches communément utilisées en écologie urbaine pour définir les sites d'études (sources : d'après McDonnell et Hahs, 2009 et Ramalho et Hobbs, 2012).

Le gradient d'urbanisation est présent dans les approches C et D, l'évolution historique dans l'approche E.

## Effet de l'urbanisation sur la biodiversité : des constats contradictoires entre taxons et types biologiques

Une grande partie de la recherche conduite sur les écosystèmes urbains a été réalisée aux échelles de la population et de la communauté, la plupart de ces études se concentrant sur la distribution et l'abondance des organismes. Les groupes principalement étudiés sont les plantes et les oiseaux, et les études portent surtout sur la diversité taxonomique (Rega-Brotsky *et al.*, 2022).

Il apparaît que les effets de l'urbanisation sur les principaux paramètres de structure (richesse spécifique, abondance), ainsi que de types et traits biologiques, diffèrent selon les taxons. Des zones rurales ou périurbaines vers les zones urbaines, la richesse spécifique (ou diversité  $\alpha$ ), indicateur par ailleurs très critiquable, augmente pour les plantes, tandis que la richesse des espèces animales diminue (Faeth *et al.*, 2011).

Pour les plantes, il a été avancé que la richesse spécifique urbaine tient à la présence de nombreuses espèces exotiques, naturalisées ou envahissantes, introduites dans les villes involontairement ou pour différentes raisons, alimentaires ou ornementales notamment. Des études montrent toutefois que non seulement la richesse en espèces exotiques naturalisées, mais également la richesse en espèces indigènes, sont significativement plus élevées en ville : les villes peuvent être plus riches en espèces végétales, y compris en espèces indigènes, que les zones rurales ; les espèces exotiques, quant à elles, peuvent conduire aussi bien à l'homogénéisation qu'à la différenciation entre les villes (Kowarik, 2011).

Sur le plan de la valeur patrimoniale, les communautés végétales urbaines sont composées majoritairement d'espèces généralistes ou introduites, et possèdent donc une faible valeur patrimoniale, à l'exception de quelques rares exemples. Il s'agit de