



Toitures végétalisées et services écosystémiques : favoriser la multifonctionnalité via les interactions sols-plantes et la diversité végétale

Yann Dusza

► To cite this version:

Yann Dusza. Toitures végétalisées et services écosystémiques : favoriser la multifonctionnalité via les interactions sols-plantes et la diversité végétale. Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2017. Français. NNT : 2017PA066033 . tel-01587757

HAL Id: tel-01587757

<https://theses.hal.science/tel-01587757>

Submitted on 14 Sep 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Pierre et Marie Curie

École doctorale 227 « Sciences de la nature et de l'Homme : évolution et
écologie »

*Institut d'écologie et des sciences de l'environnement de Paris (iEES_{Paris}) / Equipe écologie
intégrative : des mécanismes aux services écosystémiques (EMS)*

Toitures végétalisées et services écosystémiques : favoriser la multifonctionnalité via les interactions sols-plantes et la diversité végétale

Par Yann DUSZA

Thèse de Doctorat en Écologie

Dirigée par Luc ABBADIE

Présentée et soutenue publiquement le 13 janvier 2017

Devant un jury composé de :

McPHEARSON Timon	Associate Professor, The New-School of New-York (E.U)	Rapporteur
GABA Sabrina	Chargée de recherche, INRA (Dijon, France)	Rapporteur
FRASCARIA-LACOSTE Nathalie	Professeur, AgroParisTech (Paris, France)	Examineur
SARRAZIN François	Professeur, Université Pierre et Marie Curie (Paris, France)	Examineur
FOREY Estelle	Maître de conférences, Université de Rouen (France)	Examineur
ABBADIE Luc	Professeur, Université Pierre et Marie Curie (Paris, France)	Directeur de thèse



Except where otherwise noted, this work is licensed under
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>

A Fanny, à mes parents

*« Il en est des toits d'une capitale comme
des vagues d'une mer, cela est grand. »*

Victor Hugo, Notre-Dame de Paris (1831)

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier mon directeur de thèse, Luc Abbadie, dont la vision de l'écologie et de la société m'ont permis de dépasser la distinction classique entre science fondamentale et science appliquée. Merci de m'avoir donné cette très belle opportunité de participer, grâce à la recherche, à l'amélioration de la ville de demain.

Je remercie Xavier Raynaud, Sébastien Barot, Jean-Christophe Lata, Yvan Kraepiel et Emmanuel Gendreau pour m'avoir permis de mener à bien cette thèse au sein de iEES-Paris. Votre aide m'a été précieuse, tout d'abord sur les plans scientifiques et techniques. Le sujet des toitures végétalisées était nouveau pour l'institut, mais vous avez accepté de partager vos compétences et vos connaissances pour ce projet exploratoire. Merci de la patience dont vous avez fait preuve à mon égard. Merci, également, pour la variété et la qualité de nos discussions au déjeuner. J'ai apprécié, tout au long de cette thèse, de pouvoir aborder au cours d'un même repas des sujets aussi variés que : la géopolitique (sous des approches tout aussi bien historiques que post-modernes), la grandeur du 7^{ème} art (qu'il s'agisse de grandes œuvres ou d'œuvres moins grandes) et bien entendu les discussions sur la Science, les sciences et d'infinies variations autour de ce thème.

En particulier, merci à Xavier Raynaud qui m'a permis de progresser dans les différents champs de ma thèse. Merci de m'avoir donné des fondements solides en statistiques, d'avoir été présent durant les longs premiers mois d'expérimentation en serre et d'avoir su me fournir un cadre de réflexion et de progression solide lorsque j'étais à cours de solutions. J'aimerais également remercier Jean-Christophe Lata. Merci, au-delà de nos conversations toujours riches et agréables, d'avoir partagé avec moi ces longs week-ends au laboratoire. Merci, Sébastien, d'avoir su prendre de mes nouvelles et me donner des conseils dans les moments difficiles de cette thèse. Yvan et Emmanuel, vous êtes arrivés après moi à l'institut. Merci d'avoir accepté de participer à mon projet. Merci également d'avoir repris les rênes de mon expérimentation sur le toit. Merci, Yvan, de m'avoir aidé à développer mon sens de la synthèse. Merci, Emmanuel, de m'avoir ouvert les portes de l'analyse d'image et pour nos conversations au café de 8h00.

Je remercie Sabrina Gabina et Timon McPhearson pour avoir accepté d'être rapporteurs dans mon jury. Je remercie Nathalie Fracaria-Lacoste, François Sarrasin et Estelle Forey d'avoir accepté d'être examinateurs dans mon jury.

Je voudrais remercier Andrée Tuzet et Nicolas Delpierre pour leur aide précieuse en tant que membres de mon comité de thèse. Votre vision et vos précieux conseils ont fait de nos réunions de comités des éléments essentiels et moteurs de ma thèse. Merci à Nicolas pour m'avoir appris à faire fonctionner le Licor 6400XT et pour avoir répondu, avec patience, bienveillance et compétence, à mes nombreux courriels sur le sujet.

*

Je remercie la mission économie de la biodiversité de CDC-biodiversité (Caisse des Dépôts et Consignations), dont le financement a permis ce travail de thèse. Au delà, je remercie les équipes de CDC-biodiversité avec qui j'ai pris plaisir à interagir et dont j'admire l'engagement et les approches complexes mais nécessaires en faveur de l'environnement. Je remercie également la ville de Paris pour la participation au financement de cette thèse.

Je souhaite remercier ICADE, qui a non seulement accepté de me laisser travailler sur la toiture de leur immeuble du Millénaire 1, mais m'a aussi assuré une prolongation de financement pour mener à terme les travaux entamés. Merci plus particulièrement à Alain Guisnel et Henri Chapoutier, sans l'engagement desquels cette expérimentation n'aurait jamais eu lieu. Le monde de la recherche en écologie et celui de l'immobilier d'investissement n'avaient pas l'habitude de dialoguer. Cette coopération marque le début d'un rapprochement entre disciplines qui, je l'espère, se poursuivra dans l'objectif de faire de la ville un écosystème plus durable.

*

Je tiens à remercier la secrétaire d'Etat à la biodiversité, Mme Barbara Pompili, pour m'avoir fait l'honneur de visiter mon expérimentation. J'ai apprécié votre vision intégrative de l'écologie et de la société, qui démontre que la France peut-être optimiste dans ces domaines.

Je remercie Vincent Hulin pour son aide dans les différentes démarches de ma thèse, qu'il s'agisse de la recherche de financements, de site expérimentaux ou de la participation à

des évènements importants tels que la COP21 de Paris en 2015. Merci, Vincent, pour nos échanges et pour tes précieux conseils. Merci pour ta disponibilité malgré ton emploi du temps de ministre ou, plus précisément, de conseiller ministériel.

Merci à Chantal Pacteau. Sans ton aide, je n'aurai probablement pas pu entamer cette thèse, dont les prémices ont été difficiles. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir permis d'intégrer le programme de recherche interdisciplinaire IGNIS MUTAT RES. Je voudrais ainsi remercier les équipes d'IGNIS, et plus particulièrement Alena Prochazka, pour m'avoir permis d'écrire un chapitre dans l'ouvrage final sur les toits urbains. Ce travail avec des architectes a été particulièrement enrichissant et m'a permis d'envisager les toitures sous un autre angle.

Merci au bureau des doctorants. Merci à Ambre David, Alexandre Rankovic, Raphaël Guttieres, Tharaniya Srikanthasamy, Ludovic Foti et Catalina Sanabria. Nous étions tous à des étapes de thèses différentes, sur des sujets très variés, et c'est ce qui rendait ce bureau si enrichissant.

Je voudrais remercier les équipes administratives de l'institut pour leur aide précieuse, et leur patience face aux questions redondantes et autres commandes passées quelques jours avant la fin des crédits. Merci à Johana Azzi, Carole Bousquet, Clarisse Coquemont, Véronique Marciat et Paola Paradisi. J'aimerais remercier Catherine Muneghina. Merci, tout d'abord, pour ton aide administrative et logistique. Merci également pour être venue sur le terrain et m'y avoir aidé.

Merci à Emma Laroche-Newall. Merci pour ton aide précieuse et ta pédagogie concernant l'analyseur de TOC. Merci pour avoir accepté de me donner ton avis sur mon premier article.

Je remercie Isabelle Dajoz, qui m'a offert ma première opportunité d'aborder le monde de la recherche en me prenant comme stagiaire en M1. Merci, Isabelle, de m'avoir fait profiter de ton expérience de la pollinisation pour mener à bien mes propres expérimentations.

Merci à Eric Motard. Tes connaissances en botanique m'ont permis de démarrer ce projet sur les interactions sols-plantes. Merci pour ton aide. Merci, aussi, pour les moments agréables et rassurant passés en ta présence. Merci pour le vin chaud en plein moi de janvier, alors que nous triions les racines par 2°C, dehors.

Je voudrais remercier David Carmignac pour son immense aide sur les différentes expérimentations. J'ai toujours été impressionné par tes compétences en reconnaissance d'arthropodes et je te remercie de les avoir partagées avec moi. Merci, également, pour ta bonne humeur et pour nos longues et agréables conversations.

Je tiens à remercier Jacques Meriguet. Le déménagement de l'Institut a éloigné nos lieux de travail et je le regrette. Aucune des expérimentations réalisées dans cette thèse n'aurait pu avoir lieu sans tes idées, ton expertise et ton expérience. La construction à la main de 400 pots à l'aide de 100 m de tuyaux en PVC ou l'installation de 56 bacs d'1m² sur une toiture associée à 12 tonnes de terre n'auraient pu se faire sans toi.

Merci aux équipes du CEREEP pour m'avoir permis de travailler à leurs côtés. Merci en particulier à Amandine Hansart, pour son aide si précieuse dans le travail sous serre.

Je voudrais remercier l'ensemble de mes stagiaires pour votre aide et pour votre curiosité. Merci à mes stagiaires de L3, qui ont choisi de participer à ce projet au lieu de partir en vacances. Merci en particulier aux stagiaires qui ont travaillé avec moi sur de plus longues durées : Geraldine Williaume (L3), Vincent Peluso (L3 pro), Tatiana Demchuk (M1) et Raphaël Gutierrez (M2).

*

Je souhaite remercier mes amis Alexis Arnould, Clément Bouvarel, Maxime Costalonga et Hadrien Hainaut. Merci pour nos échanges multiples et variés. Merci pour votre soutien tout au long de cette thèse, votre patience et votre écoute.

Je voudrais remercier ma famille. En particulier, merci à mes parents, Sylvette et Bogdan, à mon frère Pierre et mes deux sœurs Hélène et Claire. Merci pour votre écoute, pour votre soutien et votre présence dans tous les moments de cette thèse.

J'aimerais également remercier Olivia, Robert et Coline Lallemant, qui m'ont accueilli avec bienveillance et chaleur. Merci, en particulier, pour votre curiosité quant à cette thèse.

Enfin, je tiens à remercier Fanny Lallemant. Merci, Fanny, pour avoir donné autant de saveur à mon quotidien durant cette thèse, mais aussi pour ta compréhension, ton aide et ta patience. Merci d'avoir accepté de m'épouser. Malgré l'absence de répliques et d'approche statistique, j'ai considéré ton oui comme extrêmement significatif.

Sommaire

Remerciements	6
Sommaire	11
Introduction générale	15
I. La végétalisation de toitures : l'actualisation d'un concept ancien	15
II. Composantes biotiques et abiotiques des toitures végétalisées	17
II.1 Le substrat : un mélange artificiel conçu pour être léger	17
II.2 La végétation : des espèces adaptées à la sécheresse et aux substrats peu profonds	19
III. Typologie des toitures végétalisées	21
IV. Les toitures végétalisées en France.....	23
Chapitre 1. Toitures végétalisées et services écosystémiques : potentiel et importance des composantes biotiques et abiotiques.....	27
1.1 Des services écosystémiques pluriels pour un champ d'étude pluridisciplinaire...	27
1.2 Services thermiques.....	29
1.2.1 Protection thermique des bâtiments	29
1.2.2 Lutte contre les effets d'îlot de chaleur urbain.....	31
1.2.3 Influence du substrat et de la végétation	32
<i>Composition du substrat.....</i>	<i>33</i>
<i>Profondeur du substrat.....</i>	<i>34</i>
<i>Rôle de la végétation</i>	<i>35</i>
1.3 Réduction du ruissellement des eaux de pluie	39
1.3.1 Détention et rétention des eaux de pluie	39
1.3.2 Influence du substrat et de la végétation	40
<i>Composition du substrat.....</i>	<i>40</i>
<i>Profondeur du substrat.....</i>	<i>41</i>
<i>Rôle de la végétation</i>	<i>41</i>
1.4 Qualité des eaux de ruissellement	45
1.4.1 Métaux lourds.....	45
1.4.2 Azote et phosphore.....	46
1.4.3 Carbone organique dissous.....	47
1.4.4 Influence du substrat et de la végétation	47

<i>Composition du substrat</i>	47
<i>Profondeur du substrat</i>	48
<i>Rôle de la végétation</i>	49
1.5 Qualité de l'air	50
1.5.1 Particules fines et gaz	50
1.5.2 Influence du substrat et de la végétation	51
1.6 Support de biodiversité et pollinisation.....	51
1.6.1 Diversité végétale et animale	51
1.6.2 Services de pollinisation.....	52
1.6.3 Influence du substrat et de la végétation	53
<i>Composition du substrat</i>	53
<i>Profondeur du substrat</i>	53
<i>Rôle de la végétation</i>	53
1.7 Autres services	54
1.7.1 Protection sonore	54
1.7.2 Production agricole	54
1.7.3 Esthétique	55
1.8. Synthèse. Compromis entre services : rôle du type de végétation, du type et de la profondeur du substrat.....	55
 Chapitre 2. Objectifs et méthodologie générale	 59
2.1 Objectifs de la thèse : interactions et multifonctionnalité	59
2.2 Approche générale et présentation des chapitres.....	62
 Chapitre 3. Influence des interactions entre espèces de plantes, profondeur du substrat et type de substrat sur la multifonctionnalité	 69
3.1 Introduction du chapitre	69
3.2 Multifunctionality is affected by interactions between green roof plant species, substrate depth and substrate type.....	70
3.2.1 Abstract	71
3.2.2 Introduction	72
3.2.3 Material and methods	76
<i>Soil material</i>	76
<i>Plant material</i>	76
<i>Experimental design</i>	76
<i>Leaf transpiration</i>	77
<i>Runoff water quantity and quality</i>	77
<i>Biomass and leaf total carbon/nitrogen content</i>	78

<i>Statistical analyses</i>	78
3.2.4 Results	80
<i>Biomass production</i>	80
<i>Water retention</i>	80
<i>Dissolved organic carbon concentrations</i>	81
<i>Nitrate concentrations</i>	82
<i>Leaf transpiration</i>	82
<i>Foliar carbon and nitrogen</i>	82
<i>Interactions between functions</i>	83
3.2.5 Discussion	84
<i>Green roof ecosystem functions are the results of substrate type/depth interactions..</i>	84
<i>Modulating green roof functions through plant families and species</i>	86
<i>Trade-offs between ecosystem functions</i>	88
3.2.6 References	90
3.3 Conclusion et perspectives	108
 Chapitre 4. Favoriser la multifonctionnalité des toitures végétalisées via les interactions sols-plantes et la combinaison d'espèces végétales.....	
4.1 Introduction du chapitre	109
4.2 Enhancing green roof multifunctionality through soil-plant interactions and plant species combination	110
4.2.1 Abstract	110
4.2.2 Introduction	111
4.2.3 Material and methods	114
<i>Experimental site and mesocosms</i>	114
<i>Soil material</i>	114
<i>Plant material</i>	114
<i>Experimental design</i>	115
<i>Plant characteristics</i>	115
<i>Ecosystem functions</i>	117
<i>Statistical analyses</i>	118
4.2.4 Results	119
<i>Effects of depth and plant species combination in artificial substrate treatments</i>	119
<i>Effects of substrate type in mixture treatments</i>	121
4.2.5 Discussion	124
<i>Plant characteristics</i>	124
<i>Combination of plant species induce high levels of ecosystem functions</i>	124
<i>Low influence of substrate depth and type on ecosystem functions</i>	125
<i>Perspectives and applications</i>	126
4.2.6 References	127
4.3 Conclusion et perspectives	143

Chapitre 5. Effets des caractéristiques du substrat et de la communauté végétale sur les interactions plantes-pollinisateurs	145
5.1 Introduction du chapitre	145
5.2 Plant-pollinator interactions on green roofs are mediated by substrate characteristics and plant community	147
5.2.1 Abstract	147
5.2.2 Introduction	148
5.2.3 Material and methods	150
<i>Experimental site and mesocosms</i>	<i>150</i>
<i>Soil material</i>	<i>150</i>
<i>Plant material</i>	<i>150</i>
<i>Experimental design</i>	<i>151</i>
<i>Plant-pollinator observations</i>	<i>151</i>
<i>Insect morphological groups</i>	<i>152</i>
<i>Count of floral units</i>	<i>152</i>
<i>Statistical analyses</i>	<i>152</i>
5.2.4 Results	154
<i>Effect of vegetation type and substrate depth in artificial substrate treatments</i>	<i>154</i>
<i>Effect of substrate type and depth in mixture treatments</i>	<i>155</i>
5.2.5 Discussion	157
<i>Plant community and attractiveness to pollinators</i>	<i>157</i>
<i>Substrate depth and attractiveness</i>	<i>158</i>
<i>Substrate type and attractiveness</i>	<i>158</i>
<i>Designing green roofs to enhance plant-pollinator interactions</i>	<i>159</i>
5.2.6 References	161
5.3 Conclusion et perspectives	177
Chapitre 6. Discussion générale	179
6.1 Synthèse	179
6.2 Perspectives	182
Bibliographie	187

Introduction générale

I. La végétalisation de toitures : l'actualisation d'un concept ancien

L'utilisation volontaire de plantes sur les toitures est un concept ancien. Les jardins suspendus de Babylone, construits il y a plus de 2500 ans, en constituent l'exemple le plus connu et le plus ancien tandis que les toits engazonnés d'habitations scandinaves dites « traditionnelles » ont régulièrement été employés afin d'assurer l'isolation thermique sous des climats humides et froids (Dunnett & Kingsburry, 2006). Si la toiture a historiquement un rôle de protection, c'est à partir de la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle et du développement du concept de toiture-terrasse que les toits apparaissent comme un nouvel espace à investir dans de grandes villes occidentales. Au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle, les jardins suspendus, les terrasses festives et autres restaurants se développent sur les toits de Paris. La Seconde Guerre mondiale et l'occupation de Paris voient même la création de potagers sur les toits. Les années 1950 et leurs successions de plans d'urbanisme marquent toutefois un coup d'arrêt à l'investissement des toits par la végétation qui deviennent des supports techniques (Simon, 2015).

Il faudra attendre les années 1970-1980 pour que soit créé le concept actuel de toiture végétalisée. Ces années se caractérisent par l'émergence internationale des inquiétudes environnementales. En 1972, le rapport « *The limits to growth* », commandé par le Club de Rome au Massachusetts Institute of Technology, démontre pour la première fois que l'Humanité utilise les ressources finies de la planète plus rapidement qu'elles ne sont produites. Ce rapport marque l'émergence d'une réflexion sur la fragilité de la planète dans les décennies qui suivent, ponctuées par les crises pétrolières et des catastrophes écologiques telles que celles de l'Amoco Cadiz (Oudot & Chaillan 2010). En 1987, le rapport Brundtland « *Our common future* » concrétise ces réflexions en introduisant pour la première fois la notion de développement durable en tant que « *mode de développement qui répond aux besoins des générations présentes sans compromettre la capacité des générations futures de répondre aux leurs* ». De cette notion naîtront les trois piliers du développement durable, à savoir les dimensions sociales, économiques et environnementales. Dans ce contexte international de prise de conscience des enjeux environnementaux, l'Allemagne lance une

politique active pour le développement d'une pensée, de technologies et de politiques publiques environnementales (Oberndorfer *et al.* 2007) qui permettront, entre autres, l'émergence des toitures végétalisées modernes.

Les toitures végétalisées ont vocation à réintroduire une composante vivante en ville en se superposant aux structures urbaines et en intégrant leurs contraintes. **Deux contraintes ont guidé le développement des technologies de végétalisation de toiture.** La première concerne la nécessité de **maintenir l'étanchéité du toit** malgré la présence de racines. Avant toute chose, le rôle fondamental d'un toit est la protection qu'il offre aux personnes et aux objets. La mise au point de membranes anti-racines associées aux protections classiques des toitures (couches bitumineuses notamment) a permis de résoudre ce problème. **La seconde contrainte est celle du poids.** A une époque où la précision des techniques architecturales permet de calculer précisément les charges supportées étage par étage, peu de marge est prévue pour les toitures, hormis pour la neige et les éléments techniques. Dans les années 1970, alors que certaines entreprises ont déjà mis au point des membranes adéquates et des substrats légers, plusieurs recherches allemandes montrent que les toitures végétalisées sont susceptibles d'apporter des avantages environnementaux et notamment de limiter le ruissellement des eaux de pluie vers les canalisations, mais aussi de protéger thermiquement les bâtiments (Dunnett & Kingsbury 2008).

Parce que les questions de surcharge et d'étanchéité sont à ce point cruciales pour l'intégrité du bâtiment mais aussi le confort et la sécurité des personnes y résidant ou y travaillant, le marché de la végétalisation s'est structuré autour d'entreprises d'étanchéité pour toits. Dès 1982, l'Allemagne se dote de ses premières règles professionnelles pour la végétalisation de toitures (FLL, 2010). Il faudra attendre 2002 pour voir émerger en France les premières « Règles professionnelles pour la conception et la réalisation des terrasses et toitures végétalisées » par l'« Association française des toitures et façades végétales » (Adivet), sous l'impulsion des principales entreprises d'étanchéité de France (Adivet, 2007).

Par la suite, nous utiliserons indifféremment le terme de « toiture végétalisée » ou « toit vert », expression générique couramment employée en France en référence aux « Gründächer » allemands, et plus récemment, aux « green roofs » anglo-saxons.

II. Composantes biotiques et abiotiques des toitures végétalisées

La végétalisation de toitures étant étroitement associée au milieu de l'étanchéité et des toitures, il est coutumier d'utiliser les termes de « couches » pour évoquer les différentes composantes des toitures végétalisées (Berardi et al. 2014). De fait, **plusieurs couches techniques sont nécessaires avant toute végétalisation**. Il s'agira au minimum d'une membrane d'étanchéité et d'une membrane anti-racines, auxquelles peuvent s'ajouter, selon les constructeurs, diverses couches d'isolation, de drainage ou de rétention d'eau. Les termes de couche de culture et de couche végétale sont régulièrement employés, aussi bien dans la littérature technique que scientifique pour évoquer le sol ou substrat et la végétation utilisée (Figure 1).

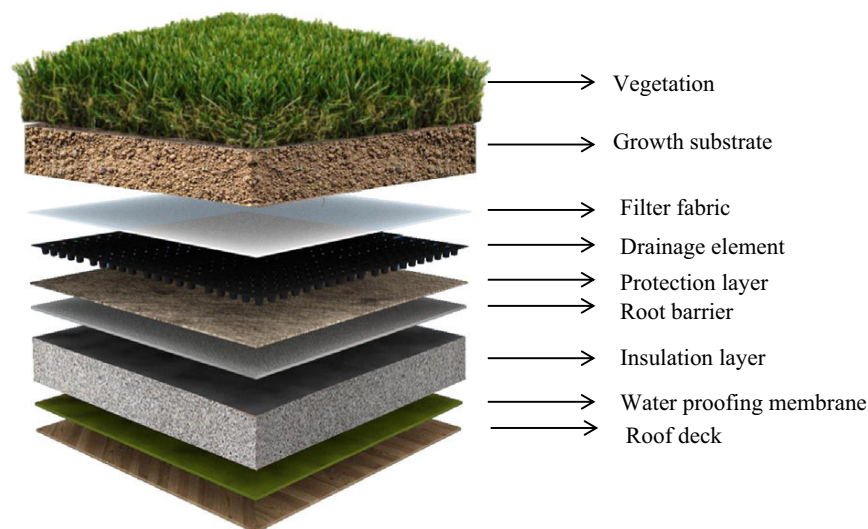


Figure 1. Représentation schématique des composantes d'une toiture végétalisée (Vijayaraghavan 2016)

II.1 Le substrat : un mélange artificiel conçu pour être léger

La composition de la « couche de culture » ou **substrat**, tel qu'y font référence les règles professionnelles françaises, reflète la recherche de légèreté et **se caractérise par le mélange artificiel de composés minéraux et organiques**. On distingue **deux types d'éléments minéraux**. Il s'agit en premier lieu de roches volcaniques, telles que la pierre ponce ou la pouzzolane, ou d'éléments artificiels, tels que l'argile expansée ou le schiste expansé. Certains substrats mélangent d'ailleurs ces différents éléments. Tous ces matériaux,

naturels ou artificiels, ont la particularité d'être poreux, et donc légers (Massazza, 1998), à des degrés toutefois divers. Alors que la porosité de la perlite est généralement proche de 30 % du volume total (Kaufhold *et al.* 2014; Vijayaraghavan & Raja 2014), les matériaux artificiels tels que l'argile expansée peuvent dépasser les 80% (Bazzaz Bonabi *et al.* 2014; Berretta, Poë & Stovin 2014). **La partie organique des substrats** vise à apporter les nutriments nécessaires au développement des plantes (Thuring *et al.* 2010). Il s'agit généralement de tourbe (Nardini *et al.* 2011; Peri *et al.* 2012; Clark & Zheng 2014; Vijayaraghavan & Joshi 2014).

Les règles françaises et allemandes proposent des proportions de l'ordre de 90-95 % de matière minérale, pour 5 à 10 % de matière organique. Ces chiffrages sont toutefois indicatifs. Ainsi, le guide de végétalisation de toitures de New York (DDC 2007) propose d'utiliser 80-85% de matière minérale, tandis que la ville de Paris conseille une proportion de 70-80% (Ville de Paris 2012). La forte proportion de matériel minéral a deux explications. D'un côté, la matière organique est généralement plus dense que les portions minérales. Chambers *et al.* (2010) estiment ainsi que la masse volumique de la tourbe peut atteindre 2000 kg.m^{-3} , quand celle de l'argile expansée peut ne pas dépasser 700 kg.m^{-3} (Ardakani & Yazdani 2014). L'autre explication tient au fait qu'un substrat trop riche conduirait à une fuite rapide des nutriments, ce qui serait à la fois contreproductif pour le maintien de la végétation mais aussi source de pollutions carbonée et azotée pour les eaux de ruissellement (Rowe *et al.* 2006; Durhman *et al.* 2007). Pour les mêmes raisons, les tourbes à décomposition rapide sont particulièrement déconseillées (Emilsson 2005; Nagase & Dunnett 2011).

L'incorporation massive de matériaux poreux dans les substrats a pour effet de diminuer leur masse volumique. Ainsi, les règles professionnelles françaises indiquent que la masse volumique d'un substrat doit être comprise entre $0,6$ et 1 t.m^{-3} lorsqu'il est sec et entre $0,8$ et $1,6 \text{ t.m}^{-3}$ lorsqu'il est saturé. Si ces substrats ont longtemps été les seuls disponibles sur le marché, la tendance est toutefois à la diversification. Alors que les sols végétaux sont explicitement exclus des règles professionnelles pour la plupart des systèmes, les matériaux recyclés tels que les briques ou tuiles concassées se développent progressivement (Bates *et al.* 2015a; Molineux *et al.* 2015; Ondoño, Martínez-Sánchez & Moreno 2015), avec l'avantage d'être des matériaux à la fois locaux et potentiellement légers (Graceson *et al.* 2014).

II.2 La végétation : des espèces adaptées à la sécheresse et aux substrats peu profonds

Les systèmes modernes de toits verts ont été créés dans l'idée de minimiser la surcharge pour les bâtiments ciblés. **Les substrats sont non seulement légers, mais se doivent aussi d'être peu profonds, conduisant à l'existence de toits verts dont l'épaisseur peut ne pas dépasser 2 cm.** Ces conditions, associées à des expositions importantes au soleil (si le bâtiment n'est pas ombragé) et à une ventosité potentiellement forte (Cao et al. 2013), créent des conditions de croissance peu propices pour de nombreuses espèces de plantes. D'une part, le développement racinaire vertical est fortement limité. D'autre part, même si les constructeurs de toits verts ont su créer des substrats dont les capacités de rétention peuvent dépasser 30% du volume, **la réserve en eau reste drastiquement faible.** Les premières recherches allemandes sur le choix des espèces de plantes ont donc mené à sélectionner des espèces résistantes à la sécheresse et au développement racinaire restreint.

Les espèces du genre *Sedum*, issu de la famille des Crassulaceae, autrement dit, des plantes grasses ou succulentes, ont permis de répondre à ces attentes. Leur métabolisme acide crassulacéen (CAM), au contraire des métabolismes C3 ou C4, leur permet, en cas de sécheresse, d'ouvrir leur stomates la nuit uniquement, limitant la perte d'eau *via* la transpiration durant la journée (Ting, 1985). Par ailleurs, elles ont la capacité de stocker l'eau dans leurs feuilles succulentes (Sayed 2001). Enfin, leur système racinaire à faible développement permet une croissance sur des substrats très peu profonds. Dans la lignée des études allemandes des années 1980 et 1990, plusieurs auteurs ont cherché à évaluer la résistance d'espèces de *Sedum* sur substrat peu profond. VanWoert *et al.* (2005b) ont montré qu'un mélange d'espèces de *Sedum* était capable de survivre 14 jours sans arrosage sur un substrat de 2 cm, contre 28 jours pour un substrat de 6 cm. Durhman *et al.* (2007) ont testé la résistance de 25 espèces de *Sedum* sur 2,5, 5 et 7,5 cm pendant près d'un an en conditions réelles. En l'absence d'irrigation, ils ont observé une mortalité très importante sur 2,5 cm, mais un effet positif de l'augmentation de la profondeur du substrat sur la survie, bien que seules 47% des espèces testées aient survécu.

L'association *Sedum* / substrat artificiel constitue la grande majorité des toitures végétalisées en France et dans le monde. Pourtant, de nombreuses espèces de plantes ont à ce jour été identifiées comme susceptibles d'être plantées sur une toiture et composent une

palette large à destination des entreprises de végétalisation (Dunnett & Kingsburry 2008, Snodgrass & Snodgrass 2009). Les règles professionnelles françaises décrivent les caractéristiques des plantes à promouvoir : « *aptitude à couvrir le sol, résistance au gel, résistance à la sécheresse, capacité d'auto-régénération* », avant d'évoquer les grands groupes de plantes « admises » lors de la végétalisation du toit. Il s'agit bien sûr de succulentes de type *Sedum*, mais aussi de vivaces de type « œillets », de bulbeuses de type « iris », de graminées vivaces de type « fétuques », voire de plantes ligneuses à faible développement.

III. Typologie des toitures végétalisées

L'utilisation des différents groupes de plantes sus-cités sur des profondeurs variées a abouti à la création d'une **typologie des toitures végétalisées** initiée par les entreprises de végétalisation et largement reprise par les différents guides et publications scientifiques. On distingue généralement 3 types de toitures végétalisées, fondées principalement sur la profondeur du substrat, et donc la charge induite pour le bâtiment, mais aussi sur le type de plantes utilisables et l'entretien nécessaire. Le Tableau 1 résume les caractéristiques de ces toits d'après les règles professionnelles françaises.

	Extensif	Semi-intensif	Intensif
Nature de la couche de culture	Substrat léger	Substrat léger	Terre
Arrosage	Non	Oui	Oui
Epaisseur du substrat (cm)	4 à 15	12 à 30	> 30
Ordre de grandeur de la charge totale (daN/m ²)	60 à 180	150 à 350	> 600
Type de végétation	Succulentes, vivaces, bulbeuses, ligneuses à faible développement	Plantes arbustives à faible développement, vivaces et graminées, gazon	Illimité

Tableau 1. Principales caractéristiques des toitures végétalisées d'après les règles professionnelles françaises pour la conception et la réalisation des terrasses et toitures végétalisées (2007). « daN » signifie Décanewton.

Les frontières entre ces systèmes de végétalisation sont perméables. En Amérique du Nord, l'association *Green roof for healthy cities*, dont le rôle est de promouvoir l'industrie de la végétalisation, définit **la limite d'un toit extensif** à 15 cm de profondeur, mais sans fixer d'épaisseur minimum (contre 4 cm pour les règles françaises). A l'inverse, **les systèmes**

intensifs démarrent dès 15 cm, contre 30 cm France ou en Allemagne. Dans la littérature, certains auteurs vont considérer un toit intensif à partir de 30 cm (Villarreal & Bengtsson 2005; MacIvor & Lundholm 2011b; Kotsiris et al. 2013), de 20 cm (Lee, Lee & Han 2015; Yaghoobian & Srebric 2015; Coma *et al.* 2016), de 15 cm (Berardi, GhaffarianHoseini & GhaffarianHoseini 2014, Jim & Tsang 2011), voire de 10 cm (Nyukhien et al. 2007; Costanzo, Evola & Marletta 2016). A l'inverse, on fixe relativement peu de limites maximales aux toits intensifs. Liang & Huang (2011) ont étudié les performances énergétiques d'un toit à Taïwan dont la profondeur de substrat était de 1 m. Speak *et al.* (2013) ont étudié le ruissellement de l'eau issue d'un toit à Manchester (Royaume-Uni) dont la profondeur de substrat était de 1,70 m. Certains auteurs définissent plus facilement l'intensivité d'un toit vis-à-vis de l'arrosage et de l'entretien nécessaire (Berndtsson et al 2006; Emilsson 2008; Wolf & Lundholm 2008; Lundholm *et al.* 2010; MacIvor *et al.* 2013), mais les différenciations restent délicates. Madre *et al.* (2014) ont proposé d'utiliser une autre typologie, fondée exclusivement sur sa présence ou l'absence de certains types de végétaux. Ils proposent ainsi une typologie fondée sur la présence de différentes strates de plantes: une strate muscinale (*Sedum* et mousses), une strate herbacée (*Sedum*, vivaces, succulentes et graminées), une strate prairiale (graminées et herbacées) et une strate arbustive (semi-ligneuse et ligneuse). Une telle typologie pourrait faciliter les comparaisons entre toits verts, mais reste encore peu utilisée. Par la suite, lors de la description des résultats au sein de notre revue de littérature (*cf.* chapitre 1), nous présenterons, lorsque l'information est disponible, la profondeur et le type de végétation employés par les auteurs des articles cités.

Les méthodes d'installation de la végétalisation sur les toits sont, elles aussi, variables. La Figure 2 résume les trois principales techniques existantes. La végétation peut simplement être semée ou plantée à partir de godets. Il peut aussi s'agir de bacs pré-cultivés *ex-situ* et déposés les uns à côté des autres. Enfin, l'utilisation de tapis pré-cultivés est une technique largement répandue et fortement associée aux systèmes extensif/*Sedum*. Dans ce cas, le *Sedum*, à faible enracinement, est cultivé sur un tapis à très faible profondeur (1 ou 2 cm) et est déroulé ensuite sur le toit.

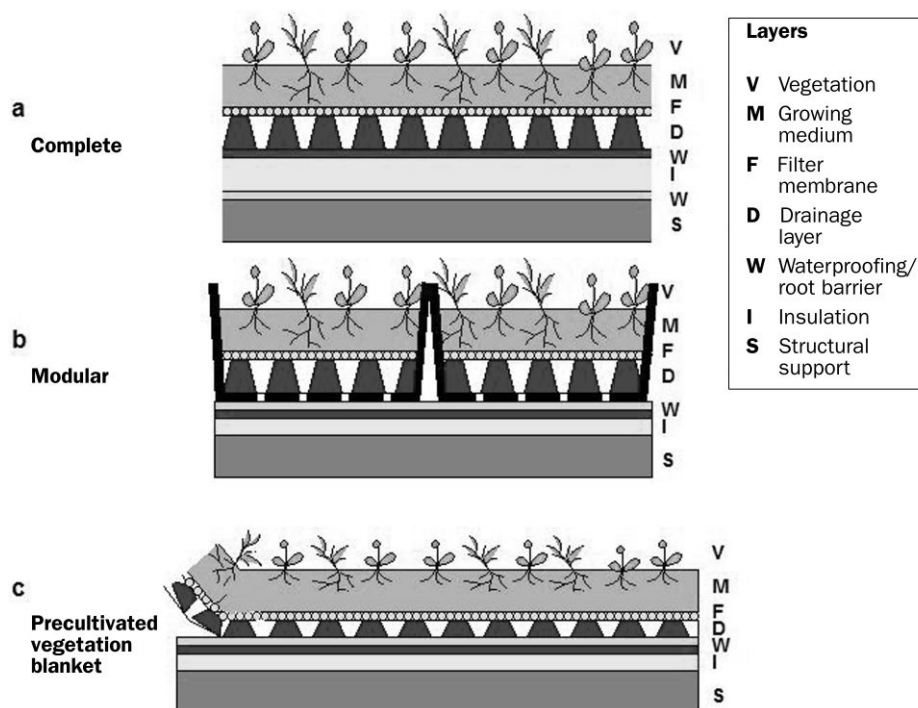


Figure 2. Principales techniques de végétalisation de toitures (Lundholm, *in* Oberndorfer et al. 2007).

IV. Les toitures végétalisées en France

Fort d'un marché plus ancien, l'Allemagne construisait jusqu'à 13,5 millions de m² de toitures par an en 2006 (Oberndorfer *et al.* 2007). A titre de comparaison, la France en avait végétalisé 90 000 m² entre 2005 et 2006 (Centre scientifique et technique du bâtiment, CSTB 2008). Toutefois, en 2013, ce sont 1,3 millions de m² qui ont été végétalisés (Adivet 2014) en France, signe d'une popularité croissante. Il n'existe pas, à notre connaissance, d'étude complète permettant de connaître la surface végétalisée ou la typologie exacte des systèmes présents en France, mais la végétalisation totale en France est de l'ordre de la dizaine de millions de m², pour une forte prédominance des systèmes extensifs à base de *Sedum* sur substrat artificiel peu profond.

Au plan national, **une obligation de végétalisation de toiture vient d'être instaurée par la loi du 8 août 2016** pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages, qui dispose notamment que la construction de magasins de commerces de plus de 1000 m² n'est autorisée que si elle intègre « *sur tout ou partie de leurs toitures, et de façon non*

exclusive, soit des procédés de production d'énergies renouvelables, soit un système de végétalisation basé sur un mode cultural garantissant un haut degré d'efficacité thermique et d'isolation et favorisant la préservation et la reconquête de la biodiversité, soit d'autres dispositifs aboutissant au même résultat ». Cet article a vocation à s'appliquer aux permis de constructions déposés à compter du 1^{er} mars 2017. Il n'a pour l'instant pas fait l'objet d'un décret d'application et il reste à définir comment les toitures végétalisées peuvent participer au « *haut degré* » d'efficacité requis. Il n'en demeure pas moins la preuve d'une volonté d'un développement quantitatif et qualitatif des toitures végétalisées en France. L'exemple parisien est à ce titre exemplaire. En 2013, 44 hectares étaient végétalisés (APUR 2013). Sur 460 hectares présentant un potentiel de végétalisation, 80 pourraient l'être rapidement, les 380 restants demandant des adaptations plus conséquentes. Au vu de ce potentiel, la ville de Paris s'est donné comme objectif d'atteindre 100 hectares de murs et toits végétalisés en 2020 (Ville de Paris 2016), en s'engageant à végétaliser 20 hectares sur son propre parc (sans préciser toutefois la part réservée aux murs et aux toits), mais aussi en faisant évoluer le plan local d'urbanisme (PLU).

L'Adivet (2014) relève également une évolution dans la typologie des systèmes installés. Si la majorité des systèmes vendus sont des toitures végétalisées extensives à base d'espèces de *Sedum*, l'Adivet évoque un rejet croissant du « tout *Sedum* » et une demande accrue pour des systèmes avec une variété plus importante d'espèces, poussant vers le développement d'offres « semi-intensives ». Cette évolution, encore difficile à quantifier, fait écho à la multiplication des démarches environnementales des collectivités territoriales et municipales en France visant à augmenter la diversité des espèces végétales et les profondeurs de substrat sur les toits, dans un contexte où 75% des donneurs d'ordres sont des acteurs publics (CSTB 2008). En Ile-de-France, l'Observatoire Départemental de la Biodiversité Urbaine et l'Agence Régionale pour la Nature et la Biodiversité en Ile-de-France (2013) ont publié des fiches techniques pour la réalisation de toitures végétales favorables à la biodiversité. Ils préconisent des profondeurs de sol de 10 cm minimum et le recours à une plus grande palette végétale, tout comme les cahiers techniques de la ville de Paris (Ville de Paris 2012). L'Agence de l'eau Seine-Normandie a mis en place des subventions à destination des maîtres d'ouvrages dans le cadre de projets d'aménagements favorables à la gestion durable des eaux pluviales. Les toitures végétalisées entrent dans cette catégorie seulement si leur profondeur de substrat est égale ou supérieure à 10 cm (Eau Seine Normandie 2016).

Les raisons de la popularité croissante des toitures végétalisées sont les mêmes que celles qui ont prévalu à leur création dans les années 1980 : la multiplicité des services environnementaux qu'ils procurent, mis en avant aussi bien au niveau de l'offre que de la demande. Parce que les toitures végétalisées sont une association de composantes abiotiques et biotiques en interaction avec leur environnement et parce que ces avantages sont « des services rendus à l'Homme par la nature » au sens du Millenium Ecosystem Assessment (2005), **on peut parler de services écosystémiques rendus par les toitures végétalisées.**

Chapitre 1. Toitures végétalisées et services écosystémiques : potentiel et importance des composantes biotiques et abiotiques

Ce chapitre cherchera à mettre en évidence la quantité et la qualité de services écosystémiques que les toitures végétalisées sont susceptibles de rendre. Pour chaque service, nous nous attacherons en premier lieu à donner les ordres de grandeur généraux, c'est à dire l'apport d'une toiture végétalisée par rapport à un toit « nu ». Il s'agira ensuite de mettre en évidence la manière dont les caractéristiques biotiques et abiotiques du toit, *i.e.* le substrat et la végétation, influent sur la réalisation de chaque service, soit directement, soit indirectement *via* certaines fonctions écosystémiques. Ce chapitre est une extension d'un chapitre de livre: *Dusza, Y., Pacteau, C., Abbadie, L. (2015). Toitures végétalisées et services écosystémiques : vers des toitures-écosystèmes (p. 117-202), dans "Toit urbain : les défis énergétiques et écosystémiques d'un nouveau territoire" (Dir. Prochazka, A., Breux, S., S.Griffith, C., Boyer-Mercier, P.), Presses universitaires de Laval, 396 pp.*

1.1 Des services écosystémiques pluriels pour un champ d'étude pluridisciplinaire

Les services écosystémiques associés aux toitures végétalisées sont largement mis en avant, aussi bien au niveau des maîtres d'œuvre que des maîtres d'ouvrage, et expliquent en grande partie leur popularité en France et ailleurs dans le monde. Le Tableau 1 montre les services attendus des toitures végétalisées, répartis selon les 4 catégories du Millenium Ecosystem Assessment (2005).

Catégorie de services	Services attendus des toitures végétalisées
Régulation (échelle de la ville)	Lutte contre les effets d'îlot de chaleur urbain Réduction du ruissellement des eaux de pluie Amélioration de la qualité de l'eau et de l'air Stockage du carbone
Régulation (échelle du bâtiment)	Protection thermique du bâtiment Protection des membranes d'étanchéité Protection sonore
Support	Biodiversité Pollinisation
Production	Agriculture urbaine
Culturel	Esthétique

Tableau 1. Services écosystémiques généralement associés aux toitures végétalisées.

Blank *et al.* (2013) ont réalisé une étude bibliométrique sur le thème des toitures végétalisées en cherchant les articles faisant référence aux toits verts sur le moteur de recherche scientifique *Web-of-Knowledge*. Le nombre de publications en anglais, établi à 4 avant 1992, s'est mis à croître régulièrement à partir des années 1990 et de manière plus prononcée dans le milieu des années 2000, jusqu'à atteindre environ 400 publications faisant directement ou indirectement référence aux toitures végétalisées en 2012. Blank *et al.* ont remarqué que les publications sur les toits verts étaient répertoriées au sein de 32 catégories différentes, de l'archéologie ou la psychologie (moins de 2 % de publications), à l'ingénierie et aux technologies de construction du bâtiment (60 %). Plus généralement, **les toitures végétalisées font l'objet d'appropriations disciplinaires très larges et souvent relativement éloignées de la biologie ou de l'écologie**. Ainsi le champ disciplinaire le plus représenté (en prenant en compte les revues mais également les laboratoires d'origine des auteurs) est celui de l'énergie et de la physique, suivi de l'hydrologie. *De facto*, la diversité

des champs disciplinaires reflète la diversité des services que peuvent rendre les toits verts. La grande majorité des publications repose toutefois sur un objectif initial similaire, à savoir la détermination de l'efficacité des toitures végétalisées vis-à-vis du service écosystémique étudié.

1.2 Services thermiques

1.2.1 Protection thermique des bâtiments

La protection thermique des bâtiments et principalement la réduction des échauffements en été et la diminution concomitante des besoins en climatisation sont les services les plus largement étudiés au sein de la littérature sur les toitures végétalisées. Dominique *et al.* (2014) ont montré qu'un toit extensif composé d'un substrat de 10 cm et d'une végétation de *Sedum* à Saint-Pierre (Ile de la Réunion) pouvait réduire la température d'un bâtiment de 5 à 7 °C. Kokogiannakis *et al.* (2011) ont modélisé différentes conditions de végétalisation de toitures à Pékin (Chine) et ont montré une réduction de 7 °C de l'air ambiant d'un bâtiment en été pour un sol de 70 cm et une végétation herbacée. Jaffal *et al.* (2012) ont observé une réduction de 2 °C due à un toit vert *Sedum* (profondeur non connue) au sein d'un bâtiment à La Rochelle (France). Ce type d'étude visant à mesurer les températures intérieures demeurent rares et sont difficilement généralisables, puisque l'isolation, le volume et la disposition du bâtiment ont une large influence sur le gain thermique et énergétique final. Ainsi, Santamouris *et al.* (2007) ont étudié l'effet d'une toiture végétalisée (informations sur le substrat et la végétation absentes) à Athènes (Grèce) sur les besoins en climatisation du bâtiment selon la disposition des pièces. Si les réductions pour l'ensemble du bâtiment fluctuaient entre 6 et 49 %, elles variaient entre 12 et 87 % pour le dernier étage. Enfin, **l'efficacité énergétique induite par une toiture végétalisée peut être très fluctuante selon les conditions climatiques.** Saiz (2006) a évalué l'impact d'un toit composé d'un substrat de 9 cm et de plantes succulentes sur la demande en énergie d'un bâtiment à Madrid (Espagne). Si durant un pic de chaleur la réduction était de 25 %, elle descendait à 6 % sur l'ensemble de la saison chaude et à 1 % sur l'ensemble de l'année.

Une approche plus courante consiste à comparer les flux de chaleur échangés au niveau du toit en présence et absence de système de végétalisation. Heidarinejad et Esmaili (2015) ont estimé à 77 % la réduction des flux de chaleur due à un couvert de *Sedum* planté

sur 10 cm de substrat, comparé à un toit en béton. Par comparaison à un toit en gravier, Getter *et al.* (2011) ont observé une réduction de 167 % des flux de chaleur entrants en été due à la présence d'un substrat de 5 cm et d'une couverture de *Sedum*. Parizotto et Lamberts (2011) ont mesuré, pour un toit dont la profondeur de sol est inconnue mais planté d'une espèce succulente (*Bulbine frutescens*), des réductions de flux de chaleur entrants atteignant 97% comparé à un toit en céramique et un toit métallique. Si la mesure est plus indirecte, la comparaison de la température des surfaces situées à la base des systèmes de végétalisation et de surfaces nues donne une idée de l'efficacité d'un toit vert sur la réduction des flux de chaleur. Une fois encore, les valeurs peuvent être grandes. Susca et al. (2011) ont observé à New-York (Etats-Unis) qu'une membrane bitumineuse noire (très présente sur les toits plats) pouvait atteindre 80 °C, contre 40 °C pour la même membrane protégée par 10 cm de substrat planté par des *Sedum*. Sur un toit à Thessalonique (Grèce), Eumorfopoulou et Aravantinos (1998) ont montré qu'une membrane nue pouvait atteindre 100°C dans certains cas extrêmes, quand une membrane sous système extensif ne dépassait jamais 25°C. Parce que les membranes nues ont à supporter les rayonnements solaires, Wong *et al.* (2003) estiment que leur protection par une toiture végétalisée permettrait d'atteindre jusqu'à 40 ans d'augmentation de leur durée de vie.

Les ordres de grandeur évoqués précédemment sont importants, mais l'efficacité du toit vert doit être relativisée au vu des caractéristiques techniques du toit en lui-même. Niachou *et al.* (2001) ont ainsi cherché à mettre en évidence la manière dont trois types d'isolation (bonne, intermédiaire, mauvaise) influençaient les flux de chaleurs entrants *via* un toit vert (caractéristiques non précisées) et un toit nu. Pour une toiture mal isolée, le toit végétalisé réduisait jusqu'à 89 % des flux entrants. En revanche, pour une toiture bien isolée, la réduction n'était que de 7 %. **Plusieurs auteurs estiment ainsi que l'intérêt des toits verts réside non pas dans le secteur du bâtiment neuf, mais dans celui de la rénovation** (Castleton *et al.* 2010; Orazio et al. 2012; Kolokotsa et al. 2013). Enfin, si la grande majorité des auteurs a porté son attention sur l'été, le rôle des toits verts en hiver est moins étudié et moins connu. Certains auteurs montrent des effets positifs (Orazio et al. 2012), neutres (Santamouris *et al.* 2007) ou négatifs (Jim & Tsang 2011).

1.2.2 Lutte contre les effets d'îlot de chaleur urbain

De nombreuses grandes villes connaissent des températures plus élevées que les zones semi-urbaines ou non urbaines qui les entourent. Ce phénomène est appelé effet d'îlot de chaleur urbain. Oke (1973) rapporte qu'une cité de plus de 1 million d'habitants peut connaître une température moyenne supérieure de 1 à 3 °C par rapport à la campagne environnante, tandis qu'en condition de nuit calme et claire, cet écart peut atteindre 12 °C. Les îlots de chaleur urbains participent à une augmentation de la consommation énergétique, favorisent l'émission et la formation de gaz polluants et gaz à effets de serre, ont des effets délétères sur la santé humaine et agissent parfois sur la qualité de l'eau (Hirano & Yoshida 2016; Vargo *et al.* 2016). **Plusieurs facteurs sont à l'origine des îlots de chaleur urbains** (Ward *et al.* 2016). Premièrement, les albédos généralement faibles de nombreuses surfaces classiques telles que l'asphalte ou le bitume (Onmura 2001) favorisent l'absorption du rayonnement solaire et sa réémission sous forme de chaleur. Deuxièmement, les activités humaines produisent de la chaleur supplémentaire, dite anthropogénique. Enfin, l'imperméabilisation et la perte de végétation qui caractérisent les milieux urbains, induisent une diminution importante de l'évapotranspiration. D'un point de vue thermique, l'évapotranspiration se réfère aux transferts d'énergie latente, c'est-à-dire la transformation de la chaleur emmagasinée par une surface en vapeur d'eau, et contribue donc au rafraîchissement local de l'atmosphère. Taha *et al.* (1991) rapportent que dans des conditions suffisantes d'humidité, les zones végétalisées des villes peuvent générer des « oasis » dont les températures sont plus basses de 2 à 8°C aux zones les plus urbanisées.

Liang & Huang (2011) ont planté une espèce de graminée (*Cynodon dactylon*) sur 13 cm de substrat sur un toit de Taiwan. En comparaison avec la partie non transformée du toit, la partie végétalisée induisait une baisse moyenne en été de 0,24 °C à 1 m de hauteur. En fin de journée, la différence pouvait s'élever à 2 °C. Jim (2012) a comparé les températures à 20, 60 et 200 cm au-dessus du sol pour trois types de végétation plantée sur 10 cm d'un toit à Hong-Kong : une légumineuse à développement végétatif rasant (*Arachis pintoï*), une graminée (*Zoysia tenuifolia*) et un arbuste à faible développement (*Duranta repens*). Pour une journée typique de juillet et par comparaison au toit nu, la couverture de graminées permettait de réduire de 1,7 °C la température à 20 cm, contre 0,6 pour la légumineuse. A 2 m, les températures au-dessus des parties végétalisées étaient encore inférieures de 0,4 à 0,6 °C au toit contrôle. Wong (2003) a comparé, sur un même toit, une partie nue et une partie à base

d'herbacées plantées sur 30 cm de substrat à Singapour. Il a mesuré une réduction de la température de l'air ambiant de 4, 2, 3 et 1 °C à respectivement 3, 30 et 100 cm de hauteur. Virk *et al.* (2015) ont modélisé le comportement d'un bâtiment de bureau typique à Londres. Ils ont estimé qu'une végétation herbacée plantée sur 15 cm de substrat permettrait de réduire de 1 °C la température à 1m au-dessus du toit. Ouldboukhité et al. (2014) ont végétalisé plusieurs blocs de 7,53 m³ simulant des bâtiments grâce à un substrat de 8 cm et des espèces de *Sedum* à La Rochelle (France). La présence du système de végétalisation a permis une réduction moyenne de 0,8 °C entre ces blocs. Les auteurs en concluent que des toitures végétalisées installées sur plusieurs bâtiments peuvent avoir un effet positif sur l'air ambiant des rues adjacentes.

Ces études montrent un potentiel réel de rafraîchissement induit par les toits verts. Toutefois, l'effet qu'aurait une végétalisation partielle des villes sur l'îlot de chaleur urbain est plus délicat à estimer. Bass *et al.* (2002) ont modélisé les effets qu'aurait la végétalisation de 50 % des toits de Toronto grâce à des systèmes extensifs de type *Sedum* et ont obtenu une réduction globale de 1 °C. L'irrigation de ces toits permettrait d'atteindre 2 °C de réduction. Smith et Roebber (2011) ont modélisé l'impact qu'aurait la végétalisation de l'ensemble des toits de la ville de Chicago et ont estimé qu'une réduction de 2 à 3°C de la température ambiante de la ville était envisageable en période chaude. Rosenzweig *et al.* (2006), en utilisant une approche similaire, ont estimé que 50 % de toitures végétalisées permettraient de réduire de 0,8°C la température de la ville de New-York. Santamouris (2012), dans une revue de la littérature, a comparé le potentiel des « *green roofs* » par rapport aux « *cool roofs* ». Les *cool roofs*, ou toits réfléchissants, sont des toits à fort albédo et généralement blancs, dont l'objectif est de réfléchir les rayonnements solaires et d'éviter le stockage en journée de la chaleur dans les villes. Santamouris a estimé que le potentiel des toits verts était similaire, ou supérieur, à celui des *cool roofs*.

1.2.3 Influence du substrat et de la végétation

Les toitures végétalisées influent sur la protection thermique des bâtiments en été et participent à la lutte contre les effets d'îlots de chaleur urbains *via* des fonctions similaires. Il s'agit en premier lieu de stopper l'absorption des rayonnements solaires par le toit lui-même et donc éviter un rayonnement de chaleur vers l'intérieur d'une part, mais également vers l'extérieur, notamment en fin de journée. Il s'agit donc d'un effet protecteur, passif, du toit

vert. En deuxième lieu, il s'agit d'évacuer la chaleur déjà absorbée par le bâtiment, *via* la fonction d'évapotranspiration. En émettant de l'énergie latente, *i.e.* de la vapeur d'eau, l'évapotranspiration permet en théorie d'éliminer une partie de l'énergie accumulée par le toit en rafraîchissant le bâtiment et l'air ambiant. **L'évapotranspiration est largement citée comme un mécanisme fondamental concernant les services de régulation thermique rendus par les toitures végétalisées. Pourtant, paradoxalement, très peu d'auteurs ont cherché à étudier son rôle direct**, notamment par comparaison aux effets de résistance thermique ou d'albédo. Lazzarin et al. (2005) ont calculé la part d'évapotranspiration dans le bilan thermique d'un toit vert de 20 cm planté de *Sedum* à Vicence (Italie). En été, lorsque le substrat était sec et donc l'évapotranspiration limitée, 60 % de l'énergie incidente était interceptée. En revanche, lorsque le substrat était humide, jusqu'à 100 % des flux de chaleur entrants étaient éliminés, tandis qu'un léger flux sortant, dû à l'évapotranspiration, a pu être mesuré. Feng et al. (2010) ont étudié un toit de 4 cm de substrat planté de *Sedum* à Guangzhou (Chine). Les auteurs ont estimé que 58,4 % de l'énergie incidente était dissipée *via* une émission d'énergie latente. Alexandri et Jones (2007), pour un toit de 10 cm de substrat et une végétation herbacée, ont observé jusqu'à 74 % d'énergie incidente dissipée par évapotranspiration. Takebayashi et Moriyama (2007) ont mesuré que 45% de l'énergie incidente était dissipée par évapotranspiration sur un toit de Kobe (Japon), pour une pelouse (espèce non précisée) plantée sur 21 cm de substrat.

1.2.3.1 COMPOSITION DU SUBSTRAT

La couche de substrat joue en premier lieu un rôle d'isolant thermique, dont les caractéristiques seront plus ou moins favorables pour limiter la pénétration des flux de chaleur. Del Barrio (1998), grâce à une approche de modélisation, a montré que le flux de chaleur entrant était réduit de près de 30% en utilisant un sol de 1100 kg.m^{-3} plutôt qu'un sol de 1500 kg.m^{-3} . L'auteur en a déduit que la porosité et la présence de poches d'air favorisait la protection thermique. De même, Lin et Lin (2011), en testant la résistance thermique de plusieurs substrats de 10 cm de profondeur à Kaohsiung (Taiwan), ont montré que le substrat le plus poreux (boue incinérée) permettait d'atteindre 75,3 % de réduction des flux de chaleur, contre 63,9 % pour le substrat le moins poreux (sable). **La question de l'humidité est plus problématique.** Pour Del Barrio, augmenter l'humidité du sol de 20 à 40 % a permis de doubler l'isolation thermique. Wong (2003), en augmentant de 40 % l'humidité d'un substrat de 10 cm à Singapour, a observé une augmentation de la résistance thermique de 0,06311

$\text{m}^2.\text{K}.\text{W}^{-1}$. Par comparaison, la France fixe à $4.5 \text{ m}^2.\text{K}.\text{W}^{-1}$ la résistance thermique que doit atteindre un toit répondant aux certificats d'économie d'énergie du Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer (2016). A l'inverse, Saiz et Bass (2005) ont observé que la résistance thermique diminuait de $0,49 \text{ m}^2.\text{K}.\text{W}^{-1}$ lorsque l'humidité du substrat de 9 cm d'un toit à Madrid (Espagne) passait de 0 à 80 %, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que l'air soit un meilleur isolant que l'eau (Castleton *et al.* 2010). Sailor et al. (2007) ont comparé la conductivité thermique de substrats à base de pierre ponce ou de shale (schiste) et ont fait varier les proportions de roche, de sable et de matière organique. La conductivité thermique est une propriété inhérente au matériau, alors que la résistance thermique prend en compte l'épaisseur du matériau de la manière suivante : *Résistance thermique = épaisseur / conductivité thermique*. Pour chaque augmentation de 10 % de l'humidité du substrat, Sailor *et al.* ont observé une augmentation de $0,038 \text{ W}.\text{m}^{-1}.\text{K}^{-1}$, c'est à dire une baisse potentielle de la résistance thermique. La pierre ponce ayant des capacités supérieures de rétention d'eau, son utilisation conduirait donc à une augmentation des flux de chaleurs entrants. Par ailleurs, les auteurs ont remarqué que l'ajout de matière organique permettait de diminuer la conductivité thermique de $0,05 \text{ W}.\text{m}^{-1}.\text{K}^{-1}$. **A notre connaissance, il s'agit du seul auteur ayant étudié les liens entre matière organique et isolation.**

Peu d'auteurs ont étudié l'effet de la composition du substrat sur les mécanismes d'évapotranspiration. Coutts *et al.* (2013) ont mesuré directement les flux d'énergie latente émise par un toit de 15 cm planté de *Sedum* à Melbourne (Australie) et ont montré l'importance de maintenir le substrat humide. Ainsi, en conditions sèches, 14% de l'énergie incidente était évapotranspirée, contre près de 30% en conditions humides. Ces valeurs sont proches de celles de Lazzarin (2005), qui remarquait que 12% de l'énergie incidente était évapotranspirée en conditions sèches, contre 25 % en conditions humides. **A notre connaissance, aucune étude n'a évalué à ce jour le rôle de la structure du substrat ou l'influence de la matière organique sur l'émission d'énergie latente. On peut toutefois supposer que les mélanges favorisant la capacité au champ favorisent *de facto* l'évapotranspiration *via* la disponibilité en eau.**

1.2.3.2 PROFONDEUR DU SUBSTRAT

La pénétration des flux de chaleur diminue quand la profondeur augmente, mais tend rapidement à atteindre un plateau. Lui et Minor (2005) ont ainsi montré qu'augmenter la profondeur du substrat sur un toit de Toronto (Canada) de 7,5 cm à 10 cm ne réduisait que de

3% les flux de chaleur entrants. De même, Wong *et al.* (2003a) ont estimé, à partir d'un toit à Singapour, que chaque augmentation de 10 cm d'épaisseur augmentait la résistance thermique de $0,4 \text{ m}^2 \cdot \text{K} \cdot \text{W}^{-1}$. Theodosiou (2003), à l'aide d'un modèle énergétique validé expérimentalement à Thessalonique (Grèce), a testé des profondeurs comprises entre 5 et 50 cm. Alors que pour les journées les plus chaudes, les flux entrants pouvaient atteindre $80 \text{ Wh} \cdot \text{m}^{-2}$ pour 5 cm, ils descendaient à $50 \text{ Wh} \cdot \text{m}^{-2}$ pour 30 cm, et jusqu'à $40 \text{ Wh} \cdot \text{m}^{-2}$ pour 50 cm. A l'inverse, Jim et Tsang (2011) ont mesuré les températures à différentes profondeurs d'un sol de 1 m sur un toit intensif à Hong-Kong. La température diminuait jusqu'à 10 cm de profondeur, puis se stabilisait. Les auteurs en concluaient qu'au-delà de 10 cm, le gain en résistance thermique de l'ajout de substrat était nul. A une échelle plus grande, Permpituck & Namprakai (2012) ont étudié à Naresuan (Thaïlande) l'effet de la profondeur du substrat sur les réductions de consommation d'un bâtiment en été. Alors qu'un substrat de 10 cm permettait une réduction de 31,07 % par rapport à un toit nu, un substrat de 20 cm permettait une réduction de 37,11%.

A notre connaissance, le rôle de la profondeur de sol sur l'émission d'énergie latente n'a pas été étudié. On peut toutefois supposer qu'une plus grande capacité au champ permette d'assurer plus longtemps les fonctions d'évapotranspiration.

1.2.3.3 ROLE DE LA VEGETATION

Le rôle de la végétation dans la limitation des flux de chaleur implique en premier lieu l'albédo. L'albédo d'un toit correspond à sa capacité à réfléchir l'énergie solaire. Augmenter l'albédo des villes, c'est à dire augmenter la réflectance et diminuer l'absorption de l'énergie solaire, est une méthode connue pour protéger thermiquement les bâtiments et limiter les îlots de chaleur urbains (Berdahl & Bretz 1997; Akbari et al. 2009). Les matériaux d'étanchéité classiques, tels que le bitume ou l'asphalte, ont des albédo bas, généralement compris entre 0,1 et 0,2 (Taha 1997; Castleton *et al.* 2010). Gaffin et al. (2005) ont estimé que l'albédo d'un toit couvert de *Sedum* à New-York était compris entre 0,7 et 0,85. Ces valeurs ont été utilisées dans les simulations évoquées plus haut (Rosenzweig *et al.* 2006; Smith & Roebber 2011). Toutefois, les albédos mesurés des toits verts sont généralement beaucoup plus faibles. Onmura (année) a mesuré que l'albédo d'une pelouse (dont l'espèce exacte n'est pas connue) était de 0,22 sur une toiture d'Osaka (Japon). Tsang et Jim (2011) ont estimé à 0,30 l'albédo d'une toiture intensive (100 cm de sol à Hong-Kong) avec une végétation variée (plantes herbacées, arbustes et arbres), contre 0,15 pour le toit nu. Susca et al. (2011) ont mesuré

l'albédo d'un toit vert de 10 cm planté de *Sedum* comparé à une membrane noire classique et une membrane blanche à haute réflectivité : l'albédo de la membrane noire était de 0,05, contre 0,2 pour le toit vert, et 0,6 pour la membrane blanche. Coutts *et al.* (2013) ont estimé à 0,15 l'albédo d'un toit *Sedum* (15 cm) à Melbourne (Australie). Cette valeur était tirée vers le bas par l'albédo du substrat nu, à base de scorie (0,10). De fait, les substrats de toits verts sont souvent sombres, surtout lorsqu'ils sont composés de matériaux volcaniques et que l'humidité augmente. Sailor *et al.* (2007) ont ainsi mesuré qu'un substrat d'albédo 0,18 (shale) pouvait descendre jusqu'à 0,04 à saturation. **L'albédo d'un toit vert dépendra donc non seulement de la végétation, mais aussi du substrat et du pourcentage de couverture végétale.** Peu d'informations sont disponibles sur les albédos de différentes espèces de plantes, mais les albédos des toits classiques, à base de *Sedum*, tendent à être plutôt bas, parfois en-dessous de l'albédo du toit initial. Ainsi, Klein et Coffman (2015) ont mesuré un albédo compris entre 0,18 et 0,21 d'un toit composé de succulentes, alors que l'albédo du toit initial, en béton, était de 0,28.

Le rôle du choix de la végétation a très peu été étudié dans le cadre des services de régulation thermique. La végétation est prise en compte dans les modèles thermiques de toits verts principalement *via* leur LAI (*leaf area index*), qui représente la densité du couvert (Theodosiou 2003), et le pourcentage de couverture végétale. Peri *et al.* (2016) ont cherché à déterminer comment étaient employées les valeurs de LAI et de couverture (mais aussi d'autres paramètres biologiques moins utilisés comme la conductance stomatique ou l'albédo des feuilles) dans la plupart des études utilisant des modèles thermiques. Les auteurs montrent l'importance d'une connaissance précise de ces paramètres pour obtenir des résultats pertinents, mais remarquent que les valeurs utilisées sont très générales, correspondant à une littérature généraliste, et n'ont souvent pas de lien direct avec les conditions spécifiques des toits verts. Les auteurs appellent ainsi à établir une base de données concernant ces paramètres et prenant en compte les espèces de plantes, les conditions de cultures ou encore l'âge de la végétation. De fait, s'éloigner des conditions optimum souvent décrites par les modèles en faisant varier le LAI ou en diminuant la couverture végétale font largement fluctuer les performances de toits verts. Hodo-Abalo *et al.* (2012) ont modélisé les flux d'énergie latente d'un toit sous des conditions climatiques typiques du Togo en variant les LAIs. Alors que 38 % de l'énergie incidente était évapotranspirée pour un LAI de 2, 100 % de l'énergie incidente était réémise sous forme d'énergie latente pour un LAI de 7. Nyukhien, Puayyok & Yu (2007) ont comparé les températures avant et après végétalisation d'un toit à

Singapour (*Sedum* sur 10 cm). A 30 et 120 cm au-dessus du toit, ils ont mesuré une augmentation de la température de près de 6,1 °C, et de 3,8 °C après la végétalisation, alors que la végétation ne recouvrait que 40 % seulement de la surface.

A notre connaissance, aucune étude n'a cherché à évaluer comment le type de végétation ou la profondeur et la composition du substrat influençaient le LAI. En revanche, plusieurs auteurs ont comparé le pourcentage de couverture entre plusieurs espèces de plantes, qu'il s'agisse d'espèces de *Sedum* (Moran 2003; Monterusso, Rowe & Rugh 2005; Durhman *et al.* 2007; Emilsson 2008; Rowe *et al.* 2012) ou d'espèces herbacées (MacIvor *et al.* 2013; Klein & Coffman 2015). La variété des espèces, des conditions d'irrigation ou des conditions météorologiques rend toutefois difficile toute généralisation, notamment parce qu'une couverture végétale est intrinsèquement liée au stress et à la survie des plantes. Sur un toit composé de 10 cm de substrat et d'une végétation herbacée à Birmingham (Royaume-Uni), Bates *et al.* (2015b) ont montré qu'au bout de 6 ans, l'espèce présentant la plus grande couverture était un *Sedum* (*S. acre*), tandis que les deux espèces les moins couvrantes étaient des espèces moins résistantes à la sécheresse (*L. corniculatus* et *L. vulgare*). Le taux de couverture végétale dépend aussi du substrat et tend à augmenter avec la profondeur (Durhman *et al.* 2007; Getter & Rowe 2008; Molineux *et al.* 2015). MacIvor *et al.* (2013), à l'aide d'espèces herbacées plantées sur un sol de 15 cm et d'espèces de *Sedum* plantées sur un sol de 10 cm, ont comparé un substrat riche en matière organique et un substrat pauvre. Ils n'observent aucun effet du substrat sur la couverture végétale. En revanche, Clark & Zheng (2014), pour un substrat de 2,5 cm à Vineland (Canada), ont montré qu'une fertilisation azotée permettait d'augmenter la couverture de *Sedum*. Sur un toit à Hong-Kong, Jim & He (2010) ont testé 3 végétations associées à trois profondeurs de substrat : une espèce de légumineuse rasante sur 3,5 cm (*Arachis pintoii*), une graminée (*Zoysia tenuifolia*) sur 5 cm et un arbuste sur 8 cm (*Duranta repens*). Si l'effet des plantes est difficile à séparer de l'effet hauteur de sol, les auteurs ont montré des réémissions sous forme d'énergie latente de 31, 35 et 50 % de l'énergie incidente pour, respectivement, les systèmes à base de graminées, légumineuses et arbustes. Dvorak & Volder (2013) ont étudié l'effet de trois espèces de plantes succulentes à faible développement racinaire (*Talinum calycinum*, *Delosperma cooperi* et *Sedum kamtschaticum*) plantées sur 8,9 cm de substrat à College Station (Etats-Unis). Le *Sedum* est apparu plus efficace pour réduire la température du substrat, parfois de 10 °C en comparaison des autres espèces.

Face à la difficulté de généraliser des résultats issus d'un choix d'espèces variées, tels que présentés ci-dessus, certains auteurs ont adopté une approche liée aux caractéristiques des plantes. A Halifax (Canada), Lundholm *et al.* (2010) ont testé 15 espèces de plantes représentant différentes formes de végétation (succulentes, herbacées graminoides et non graminoides, arbustes). Ils ont mesuré l'albédo de chaque plante et ont montré que **la température du substrat était inversement corrélée à l'albédo, mais positivement corrélée à la biomasse des plantes.** Ce lien a par la suite été confirmé par les auteurs dans une série d'études très proches (MacIvor & Lundholm 2011b; Lundholm 2015; Lundholm, Tran & Gebert 2015). Blanus *et al.* (2013) ont comparé le potentiel rafraîchissant sur 20 cm de substrat à Southwater (Royaume-Uni) d'un mélange de *Sedum* (*S. acre*, *S. spurium*, *S. album*, *S. sexangulare*) et de plantes à feuilles larges : *Stachys byzantina* (Lamiaceae), *Bergenia cordifolia* (Saxifragaceae) et *Hedera hibernica* (Araliaceae). En mesurant les températures du substrat, ils ont observé que *Stachys byzantina* pouvait rafraîchir jusqu'à 12°C le substrat comparé aux autres espèces, sans toutefois pouvoir établir de lien général entre surface de feuille et température.

Blanus *et al.* (2013) ont également montré que les conductances stomatiques de ces espèces étaient très variables, mais tendaient à augmenter avec l'humidité du sol, sans toutefois établir de lien avec la température du substrat. **A notre connaissance, il s'agit de la seule étude concernant la conductance stomatique sur les toits verts, malgré son importance dans le calcul des flux de chaleurs.** Ouldboukhitine *et al.* (2014) ont testé une Apocynaceae (*Vinca major*) et une Poacée (*Lolium perenne*) sur 15 cm de substrat. De manière indirecte, en comparant l'évapotranspiration totale des bacs plantés et des bacs nus (par pesage avant/après arrosage), ils ont estimé la part d'évapotranspiration due aux plantes. Il s'agissait de 13 % pour *Vinca major* et de 37 % pour *Lolium perenne*. Cette approche indirecte de la transpiration montre que **le choix des espèces de plantes a potentiellement une très forte influence sur les services thermiques.** **A notre connaissance, il s'agit des seules études approchant un mécanisme lié à la transpiration foliaire dans le contexte des services thermiques rendus par les toits verts.**

A l'image du rôle du choix des espèces de plantes, celui de la diversité végétale a été peu étudié. Lundholm *et al.* (2010, *cf.* ci-dessus) ont montré que la meilleure combinaison permettait de réduire la température de 1,4 % par rapport à la meilleure monoculture. A l'inverse, MacIvor & Lundholm (2011b, *cf.* ci-dessus), dans une approche

très similaire, observaient que la meilleure combinaison était de 12 % moins performante que la meilleure monoculture. De fait, **l'influence de la diversité végétale dépend en premier lieu du choix des espèces utilisées en combinaison.**

1.3 Réduction du ruissellement des eaux de pluie

1.3.1 Détention et rétention des eaux de pluie

La gestion des eaux pluviales et de leur écoulement fait partie des services écosystémiques les plus régulièrement évoqués par les collectivités territoriales lorsqu'elles investissent dans des toitures végétalisées. C'est le cas de villes comme Paris, qui cherchent à développer des méthodes alternatives de gestion de l'eau (APUR 2013), ou de certaines agences de l'eau qui proposent désormais des subventions pour la construction d'ouvrages intégrant des toitures végétalisées (Eau Seine Normandie 2016). Plus largement, les changements climatiques font aujourd'hui peser le risque d'une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements pluvieux, dans un contexte d'imperméabilisation croissante des villes (GIEC 2008) et expliquent en partie pourquoi, après les services thermiques, les services liés à la réduction du ruissellement des eaux de pluies sont les plus présents dans la littérature.

La capacité d'une toiture végétalisée à limiter le ruissellement pluvial recoupe deux fonctions proches : la détention et la rétention d'eau. La détention d'eau représente la capacité de la toiture à détenir temporairement l'eau de pluie et à la ruisseler progressivement. L'objectif recherché est de soulager les canalisations en diminuant et décalant le pic d'intensité par rapport aux toitures nues. L'eau retenue, contrairement à l'eau détenue, ne sera jamais ruisselée et n'atteindra donc jamais les canalisations. Mentens et al. (2006) ont résumé 18 études allemandes publiées entre 1987 et 2003 et rapportent que les toits intensifs étudiés permettent des rétentions annuelles comprises entre 65 et 85 %, tandis que les toits extensifs retiennent annuellement entre 27 et 81 % de l'eau pluviale. Ces fourchettes sont larges, particulièrement dans le cas des toitures extensives, et correspondent, comme le montrent Berndtsson et al. (2006) dans une revue de littérature, aux valeurs observées dans des publications plus récentes (Moran 2003; Hilten, Lawrence & Tollner 2008; Berndtsson 2010; Buccola & Spolek 2010; Stovin, Vesuviano & Kasmin 2012; Lee *et al.* 2013; Fassman-Beck *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2015).

Ces valeurs cumulées mettent en évidence un effet positif des toitures végétalisées, mais ne prennent pas en compte la réponse d'un toit vert à la fréquence ou à l'intensité des événements pluvieux. Pourtant, la réduction du ruissellement est plus recherchée en cas de précipitations intenses, lorsque le risque de saturation des canalisations est plus important (Berndtsson 2010). Lee *et al.* (2013) ont croisé une approche expérimentale et de modélisation pour déterminer l'efficacité d'un toit extensif (herbacé, 10 cm) dans des conditions de pluviométries fortes typiques de la Corée du Sud. Pour une pluie de 50 mm simulée sur 7h, ils estiment la capacité de rétention du toit à 50 %. Dans le cas d'une pluie urbaine torrentielle (80 mm sur 2 h), la rétention passe à 9 % et ne se différencie pas de celle d'un toit en béton. Par ailleurs, le décalage du pic d'intensité variait de 40 minutes pour les événements les moins intenses à 0 minutes pour les événements les plus intenses. Carter et al. (2006) ont étudié l'effet de l'intensité des événements pluvieux sur un toit en Géorgie (Etats-Unis) composé d'un substrat de 7,62 cm de profondeur et d'une végétation à base de *Sedum* et autre succulentes. Alors que le toit retenait jusqu'à 88 % de la pluie pour des orages faibles (< 25,4 mm), jusqu'à 54 % l'étaient pour des orages modérés (> 25,4 et < 76,2 mm), et jusqu'à 48 % pour des orages forts (> 76,2mm). Pour un toit de 14 cm de substrat planté de *Sedum* à Pittsburgh (Etats-Unis), Bliss et al. (2009) ont observé une réduction du débit du pic de ruissellement de 70 % pour un événement de 6 mm, contre une réduction de 5 % pour un événement de 17 mm. Simmons *et al.* (2008) ont testé à Austin (Etats-Unis) plusieurs systèmes de toitures extensives (10 cm, végétation herbacée), dont les éléments abiotiques (substrats, membranes, couches de drainage, etc.) différaient. Ils ont observé 100 % de rétention lorsque les événements pluvieux ne dépassaient pas 10 mm. A partir de 12 mm, ils ont observé des variations de rétention comprises entre 26 et 88 % selon les substrats utilisés. A 49 mm, les rétentions n'étaient plus comprises qu'entre 8 et 13 %.

1.3.2 Influence du substrat et de la végétation

1.3.2.1 COMPOSITION DU SUBSTRAT

Le rôle de la composition du substrat sur le ruissellement pluvial a reçu peu d'attention, mais joue principalement *via* sa capacité de rétention. Un toit vert ruissellera ainsi à partir du moment où le substrat atteindra sa capacité au champ (Berndtsson 2010). Getter et al. (2007) ont étudié l'évolution dans le temps d'un toit extensif âgé de 5 ans à Detroit (Etats-Unis), composé d'un substrat sablo-limoneux de 6 cm et planté avec une végétation mixte. Au

bout de 5 ans, la capacité au champ du substrat était passée de 17,07 à 67,44 %, probablement grâce à l'augmentation de la matière organique (de 2,33 à 4,25 %) et de la microporosité (de 41,41 à 81,84 %). Simmons *et al.* (2008), dans leur expérience à Austin (*cf.* ci-dessus), ont observé que les substrats les plus efficaces tendaient à être ceux composés de perlite, donc le matériau le plus poreux, par comparaison aux substrats composés de sable. En revanche, Voyde *et al.* (2010) ont testé trois substrats à Auckland à base de pierre ponce, de zéolite et d'argile expansé, mais n'ont observé aucune différence dans la rétention d'eau. Les différences de porosité entre ces substrats étaient toutefois faibles (entre 58,7 et 66,0 %). Par ailleurs, Graceson *et al.* (2013) ont testé plusieurs substrats à base de tuile ou briques artificielles, et ont montré que **la porosité intra et inter-particules sont deux facteurs importants à prendre en compte pour favoriser la rétention de l'eau.**

1.3.2.2 PROFONDEUR DU SUBSTRAT

Mentens *et al.* (2006), dans leur méta-analyse de 18 études allemandes évoquée plus haut, ont établi une corrélation positive entre profondeur du sol et rétention de l'eau. Buccola et Spolek (2010) ont comparé des profondeurs de 5 et 14 cm en milieu contrôlé, avec des plantes de type herbacé. Pour un événement intense de 85 mm en 15 minutes, le toit de 14 cm retenait en moyenne 56 % de l'eau reçue et décalait le pic d'intensité de ruissellement de 4,9 minutes, contre 20 % et 3,7 minutes pour le toit de 5 cm. VanWoert *et al.* (2005a) ont travaillé sur des interactions entre pente et profondeur de sol à Detroit (Etats-Unis). Pour une pente de 6,5 %, augmenter la profondeur de 4 à 6 cm n'a pas eu d'effet sur la rétention. En revanche, avec une pente de 2 %, une augmentation de la profondeur de 2,5 à 4 cm permettait d'augmenter légèrement la rétention totale de 84 à 87 %. Cette étude tend à montrer que **l'augmentation de la profondeur joue un rôle plus important sur les substrats très peu profonds.** Ainsi, Wong & Jim (2014) ont comparé des substrats de 4 et 8 cm plantés d'une légumineuse rasante (*Arachis pintoï*), mais n'ont pas observé de différence de rétention, qu'il s'agisse d'événements de pluies intenses (> 10 mm) ou faibles (> 2 mm).

1.3.2.3 ROLE DE LA VEGETATION

La végétation peut intervenir sur la limitation du ruissellement *via* deux fonctions distinctes. Elle peut d'abord **limiter directement la quantité d'eau qui touche le substrat** durant l'événement pluvieux. Elle peut ensuite **participer à l'évapotranspiration** de l'eau hors événement pluvieux et régénérer ainsi la capacité du substrat à retenir l'eau. De fait,

l'humidité du sol au moment de l'événement pluvieux sera déterminante. Bliss et al. (2009) ont ainsi montré qu'un substrat de 14 cm comprenant 15 % d'humidité retenait 5 fois plus d'eau que le même substrat à 30 %. Nagase et Dunnett (2012) ont testé l'effet de 12 espèces de plantes représentant 3 groupes distincts : *Sedum*, herbacées graminoides et herbacées non graminoides plantés sur 10 cm de substrat à Sheffield (Royaume-Uni). Ils ont montré que les espèces de plantes caractérisées par une hauteur plus grande, un diamètre plus large et des biomasses racinaires plus importantes étaient les plus efficaces pour limiter le ruissellement des eaux de pluie. **A l'inverse, les espèces de *Sedum*, qui combinaient petite taille, diamètre peu important et faible biomasse racinaire, engendraient une rétention d'eau inférieure au substrat nu. Au final, les herbacées graminoides apparaissaient comme les plus efficaces.**

Plusieurs études montrent un lien entre type de sol et biomasse, et notamment une augmentation de celle-ci avec l'augmentation de la matière organique (MacIvor *et al.* 2013; Clark & Zheng 2014; Kanechi *et al.* 2014; Bates *et al.* 2015b), de la profondeur du substrat (Thuring, Berghage & Beattie 2010; Rowe, Getter & Durhman 2012) et de la capacité au champ (Graceson *et al.* 2014) ou de la fréquence d'arrosage (VanWoert *et al.* 2005b; Nagase & Dunnett 2010). Par ailleurs, Ondoño et al. (2015) ont testé plusieurs espèces herbacées sur différents substrats, et ont montré qu'une plus grande porosité favorisait le développement de la biomasse racinaire. Volder & Dvorak (2014) ont étudié l'effet de trois espèces de plantes succulentes à faible développement racinaire (*Talinum calycinum*, *Delosperma cooperi* et *Sedum kamtschaticum*) plantées sur 8,9 cm de substrat à College Station (Texas, Etats-Unis). En moyenne, pour 15 événements pluvieux naturels compris entre 4,1 et 102,9 mm, le substrat nu retenait 74,9 % de l'eau pluviale. L'effet plante était faible, et se caractérisait par une rétention légèrement supérieure (82,5 %) pour *Talinum calycinum*. Anderson et al. (2010) ont comparé une espèce de mousse résistante à la sécheresse (*Racomitrium canescens*) à un mélange de *Sedum* et d'herbacées sur 12,7 cm de substrat, à Corvallis (Etats-Unis). Alors que le substrat nu et les plantes vasculaires montraient des rétentions similaires (71 %) pour un événement simulé de 6,4 mm, le toit composé de mousse montrait une rétention de 83,9 %. **Ces études tendent à montrer que le choix des espèces de plantes influe sur la rétention en eau, mais ne permettent pas de distinguer les mécanismes mis en jeu.**

D'autres études ont cherché à évaluer l'importance de l'évapotranspiration dans la régénération du substrat, soit la capacité du substrat à être de nouveau disponible pour retenir

l'eau après un événement pluvieux. A Halifax (Canada), Lundholm *et al.* (2010) ont testé 15 espèces de plantes représentant différentes formes de végétation (succulentes, herbacées graminéoïdes et non graminéoïdes, arbustes), seules ou en combinaison et ont cherché à extraire les 10 meilleurs traitements pour la rétention d'eau. Les auteurs ont observé que le sol nu était plus efficace que chacune des monocultures, avec 66 % d'eau retenue pour un événement unique de 10 mm, même si les différences étaient faibles entre l'espèce la plus performante (63 % pour une grande herbacée) et la moins performante (54 % pour une succulente). Les auteurs ont par ailleurs établi une corrélation positive entre évapotranspiration et rétention d'eau, estimée à partir de pesages du substrat. Dans une approche très similaire et au même emplacement, MacIvor & Lundholm (2011b) ont testé 15 espèces de plantes (herbacées graminéoïdes, non graminéoïdes et arbustes rampants) plantées sur 6 cm de substrat. Pour un événement simulé de 10 mm, très peu de différences ont été observées en comparaison au substrat nu (environ 80 % de rétention). En revanche, deux graminées présentaient des valeurs supérieures et inférieures au substrat : *Carex argyrantha* (environ 88 %) et *Danthonia spicata* (environ 75 %). A l'aide de pesées, les auteurs ont estimé l'évapotranspiration et ont également observé que *C. argyrantha* et *D. spicata* étaient associées à une évapotranspiration respectivement plus et moins importante que le substrat seul, confirmant l'importance de cette fonction écosystémique sur la rétention d'eau. Toujours à Halifax Wolf & Lundholm (2008) ont comparé les pertes en eau de pots plantés de 14 espèces de plantes (succulentes, herbacées graminéoïdes, herbacées dicotylédones et arbustes rampants) sous différents traitements d'humidités. Une Graminée, *Poa compressa*, engendrait le plus de pertes par évapotranspiration dans la plupart des traitements, alors que *Sedum acre*, au contraire, retenait l'eau de manière plus importante. **Les auteurs en concluaient que la forme rampante du *Sedum* empêchait l'évaporation du sol.**

Le choix des espèces de plantes sur la transpiration n'a pas été étudié directement. Berghage *et al.* (2007) ont comparé 3 espèces succulentes plantées sur 8,9 cm de substrat en Pennsylvanie (Etats-Unis) : *Sedum spurium*, *Sedum sexangulare*, et *Delosperma nubigenum*. Après avoir arrosé les systèmes à saturation, ils ont pesé des bacs plantés et non plantés afin d'obtenir, dans ce dernier cas, l'évaporation due au substrat seul. Les pertes d'eau étaient de 47,56 et 80 % supérieures au substrat nu pour, respectivement, *S. spurium*, *S. sexangulare* et *D. nubigenum*, démontrant un effet de la transpiration potentiellement important. Farrell *et al.* (2013), à l'aide d'une expérimentation en pot, ont mesuré indirectement la transpiration de plusieurs espèces de plantes susceptibles d'être utilisées sur des toitures végétalisées en pesant

les pots (19 cm de substrat) avant et après arrosage et en soustrayant l'évaporation mesurée sur un pot non planté. Les résultats (exprimés en g H₂O par pot et par jour) étaient très variables selon les espèces et fluctuaient entre 39,9 et 85,1 pour les plantes monocotylédones, entre 36,3 et 125,7 pour les herbacées non-graminoïdes et entre 14,4 et 58,5 pour les arbustes. La seule espèce succulente testée, *Sedum pachyphyllum*, présentait une transpiration sensiblement plus faible (4,3). Sur 16 cm et avec le même type d'approche, Farrell *et al.* (2012) ont comparé 5 espèces succulentes sous deux régimes d'arrosage et sous 3 substrats différents. Pour chaque substrat, les auteurs montraient que la quantité totale d'eau perdue par transpiration depuis le moment de l'arrosage jusqu'à la mort de la plante était supérieure pour *Carpobrotus modestus* et *Disphyma crassifolium* comparées à trois espèces de *Sedum* (*S. pachyphyllum*, *S. clavatum*, *S. spurium*). **Il est intéressant de noter que dans ces deux études, les espèces de *Sedum* présentent la transpiration cumulée la moins importante. Cela souligne leur capacité de résistance à la sécheresse, mais également leur faible efficacité concernant la régénération du substrat comme nous l'avons vu plus haut.**

Les études précédentes tendent donc à montrer que les toitures végétalisées grâce à des plantes de type herbacée retiennent mieux l'eau que les toitures végétalisées par des succulentes, et notamment par des espèces de *Sedum*. Pourtant, ce sont précisément leur capacité de résistance à la sécheresse qui sont à l'origine de l'omniprésence des espèces de *Sedum* sur les toits (*cf.* ci-dessus). **Il existe ainsi un compromis entre survie et rétention d'eau.** Vanuytrecht *et al.* (2014) pointe ce compromis avec une approche de modélisation. Les auteurs ont comparé une végétation de type *Sedum* et de type herbacée, en se fondant sur leur sensibilité au stress. Les herbacées n'ont pas montré de niveau de rétention supérieur du fait d'un niveau de stress plus important.

A ce jour, seules 4 études ont cherché à évaluer l'influence de combinaisons végétales par comparaison à des monocultures. Ces études sont difficiles à comparer, utilisant des espèces différentes sous des climats différents. Dunnett *et al.* (2008) ont trouvé, sous serre (10 cm) que les meilleures combinaisons étaient moins efficaces de 11,6 % pour des événements pluvieux forts que les meilleures monocultures. En conditions réelles (Sheffield, Royaume-Uni, 10 cm), ces mêmes auteurs n'ont toutefois pas observé de différences entre combinaisons et monocultures. MacIvor *et al.* (2011b), à Halifax (Canada) et sur un toit de 6 cm de substrat, ont en revanche observé que la meilleure combinaison permettait d'améliorer la rétention de 20 % en comparaison avec la meilleure monoculture. Lundholm *et al.* (2010, Halifax, 6 cm),

observaient une augmentation de la rétention de 8,4 % due à la diversité par rapport à la meilleure monoculture, tandis que Lundholm (2015), en observant le même système dans le temps, n'observait pas de différence significative entre meilleure combinaison et monoculture.

1.4 Qualité des eaux de ruissellement

Deux approches coexistent quant aux services écosystémiques liés à la qualité de l'eau de ruissellement. La première consiste à considérer une toiture végétalisée comme un **système capable d'améliorer la qualité de l'eau** de ruissellement par rapport à un toit nu, dans **une démarche de type phyto-remédiation** principalement associée aux métaux lourds (Gomes *et al.* 2016). La deuxième tend à considérer qu'une toiture végétalisée, parce qu'elle implique l'ajout de matière organique, est un **émetteur de pollution organique**. En ce sens, le service écosystémique tend alors à limiter au maximum la fuite de polluants et éviter le « desservice » de pollution.

1.4.1 Métaux lourds

Les toits sont souvent associés au rejet de métaux lourds, provenant directement des matériaux qui les composent (Chang *et al.* 2004). Dans une ville comme Paris, dont la majorité des toits sont en zinc (Simon 2015), le ruissellement des toitures peut charrier jusqu'à 20 mg.L⁻¹ de zinc et contribue directement à son accumulation dans les sédiments fluviaux et les boues de dragage de la Seine. A titre de comparaison, le seuil de potabilisation en France pour le zinc est fixé à 3 mg.L⁻¹ (Thévenot *et al.* 2002). Berndtsson *et al.* (2006) ont étudié les émissions de polluants tels que le cadmium, chrome, cuivre, fer, manganèse, plomb et zinc de plusieurs toitures plantées de *Sedum* en Suède, pour des substrats de 3 à 8 cm. En comparaison avec l'eau courante utilisée pour simuler une pluie artificielle, ils rapportent pour tous ces éléments un effet source, correspondant parfois à des standards d'eau modérément polluée. Les auteurs notent toutefois des valeurs généralement plus faibles que pour un toit nu (les réductions pouvant atteindre 94 % pour le plomb, 24 % pour le manganèse, 61 % pour le chrome et 8 % pour le zinc), mais jusqu'à 5 fois plus de cuivre et deux fois plus de fer. Steusloff (1998) a étudié l'effet d'un toit vert extensif (10 cm) et d'un toit vert semi-intensif (22 cm), tous deux plantés d'une graminée (*Festuca rubra*), sur différents polluants. Par comparaison à un toit composé de graviers, ils ont observé un effet

puits pour l'ensemble des éléments étudiés. Les toits végétalisés permettaient ainsi de réduire de près de 90 % les concentrations de plomb, zinc, cuivre et cadmium en été. En hiver, les réductions étaient plus faibles, comprises entre 60 et 90 %. Seidl *et al.* (2013) ont montré que deux systèmes de 6 et 16 cm plantés de *Sedum* pouvaient réduire de respectivement 76 % et 35 % la charge en zinc et cuivre par rapport à un toit nu. Une étude de Vanseters *et al.* (2009) ont montré sur un toit à Toronto (Canada ; 14 cm de substrat ; végétation non spécifiée) des réductions de 32 et 58 % pour le zinc et le cuivre par rapport au toit nu. Gregoire et Clausen (2011) ont étudié un toit extensif (diverses espèces de *Sedum* plantées sur 10,2 cm) à Storrs (Etats-Unis). Si, par rapport au toit nu, ils observent un effet puits pour le zinc (82 % de réduction), ils ont observé en revanche un effet source pour le cuivre, dû à l'absence totale de cuivre dans les lessivats du toit référence. Au final, **si les études tendent à montrer un effet puits concernant les métaux lourds**, notamment en ce qui concerne le plomb et le zinc, **l'effet** est plus variable concernant le cuivre et le zinc, et **dépendra surtout du matériau initial avec lequel le toit vert est comparé** (Chang *et al.* 2004; Seidl *et al.* 2013).

1.4.2 Azote et phosphore

Dans le cadre des premières recherches sur la conception de substrats pour toits verts, la question d'une pollution organique a été clairement posée (Rowe, Monterusso & Rugh 2006), car l'azote (N) et le phosphore (P) sont des éléments pouvant conduire à l'eutrophisation des milieux aquatiques (Conley *et al.* 2009). **La littérature reste indécise sur l'effet négatif ou positif des toits verts concernant les rejets d'azote et plus précisément de nitrate dans les eaux de ruissellement** par comparaison avec l'eau de pluie ou un toit nu. Gregoire et Clausen (2011), sur le toit évoqué plus haut (*Sedum* ; 10,2 cm), ont mesuré 0,369 mg.L⁻¹ de nitrate + nitrite dans les lessivats issus du toit vert, soit deux fois moins que le toit contrôle (0,702 mg.L⁻¹), mais observent près de 7 fois plus de phosphates dans les lessivats issus du toit vert (0,025 *vs.* 0,165 mg.L⁻¹). Teemusk et Mander (2007) ont étudié un toit de 10 cm de profondeur, planté de *Sedum* et herbacées, à Tartu (Estonie). Les auteurs ont observé 0,46 mg.L⁻¹ de nitrate issu du toit vert (0,18 pour l'eau de pluie), contre 0,26 mg.L⁻¹ pour un toit contrôle. En revanche, seulement 0,036 mg.L⁻¹ de phosphate avait lixivié, contre 0,054 mg.L⁻¹ pour le contrôle (0,004 pour l'eau de pluie). Hathaway *et al.* (2008) ont observé en Pennsylvanie (Etats-Unis) (toit de profondeur 10 cm ; communauté dominée par du *Sedum*) que pour le phosphore total, le toit vert rejetait 1,03 mg.L⁻¹ en moyenne, soit 0,05 mg.L⁻¹ de plus que le contrôle, et 0,7 mg.L⁻¹ de plus que l'eau de pluie.

1.4.3 Carbone organique dissous

Le carbone organique dissous (DOC) représente une quantité de matière organique et est donc associé aux lessivats de tout type d'écosystème. L'Union Européenne fixe à 7 mg.L⁻¹ le seuil de DOC acceptable dans les cours d'eau. Tusseau-Vuillemin *et al.* (2007) ont montré que la concentration de la Seine était de 4,2 mg.L⁻¹, alors qu'elle était au sortir de stations d'épuration de Paris, à une concentration moyenne de 9,4 mg.L⁻¹, montrant un effet important de la ville sur le fleuve. Or, le DOC est susceptible d'influencer la demande en oxygène d'un cours d'eau (Kwak et al. 2013). Boët et al. (1999) montraient encore qu'en 1999, malgré 30 ans de fortes réductions des pollutions organiques, des orages forts pouvaient conduire à une surmortalité de poisson dans la Seine à cause d'une décharge importante de DOC et de l'anoxie qui en résultait. **La concentration en DOC dans les lessivats de toits verts est potentiellement forte.** Contrairement au phosphore ou à l'azote, les toits verts sont une source avérée et constante de DOC. Aitkenhead-Peterson *et al.* (2010) ont testé plusieurs types de végétation sur un sol de 11 cm à Austin (États-Unis). Ils observent des rejets compris entre 38 et 42 mg.L⁻¹, pour des valeurs inférieures à 5 mg.L⁻¹ concernant le toit contrôle. Beck et al. (2011), à Portland (Etats-Unis), pour un toit de 11 cm, ont observé des rejets compris entre 73 et 79 mg.L⁻¹. Berndtsson et al. (2009) ont comparé des toits très différents en Suède (3 cm de sol, *Sedum*) et au Japon (40 cm de sol, végétation variée et présence d'arbres). Dans chaque cas, les contrôles (toits nus) montraient des concentrations en DOC inférieures à 5 mg.L⁻¹. Le toit vert japonais rejetait 40 mg.L⁻¹, tandis que le toit vert suédois en rejetait 12. Ces valeurs sont importantes et peuvent correspondre à des lessivats issus de tourbières (Mulholland 2003).

1.4.4 Influence du substrat et de la végétation

1.4.4.1 COMPOSITION DU SUBSTRAT

La qualité de l'eau qui ruisselle d'un toit vert dépend fortement de la composition de son substrat. Le risque d'effet source de métaux lourds est accru en présence de matériaux recyclés, de type tuiles ou briques urbaines concassées (Alsup et al. 2009). Alsup *et al.* (2011) ont testé les effets sources ou puits de métaux lourds d'un type d'argile expansée, l'arkalyte, (10 cm ; *Sedum*) à Edwardsville (Etats-Unis) durant 22 mois. Ils ont montré que ce substrat pouvait rejeter régulièrement des concentrations en plomb supérieures aux valeurs de toxicité chroniques, et parfois de toxicité aigüe définies par les normes aux Etats-Unis. La

composition du substrat influe également fortement sur les pertes en azote et phosphore, notamment s'ils excèdent les besoins des plantes. En ce sens, la fertilisation peut favoriser la pollution en N et P. Clark et Zheng (2014) ont testé un mélange de *Sedum* plantés sur 2,5 cm du substrat à Vineland (Canada) et ont montré qu'un régime important de fertilisation (60,0 g.m⁻² N et 9,8 g.m⁻² P) conduisait à des concentrations de 7 mg.L⁻¹ NO₃⁻ et 2 mg.L⁻¹ TP (phosphore total) dans les lessivats. En l'absence de fertilisant, les concentrations étaient respectivement de 0 et 1,1 mg.L⁻¹. Emilsson *et al.* (2007) ont testé plusieurs régimes de fertilisation sous serre pour des substrats de 5 cm plantés de succulentes. Pour le régime de fertilisation le moins dosé (2,5 g.m⁻² N et 0,73 g.m⁻² P), les concentrations en nitrate et phosphate étaient de 8,0 et 0,05 mg.L⁻¹. Pour le régime maximum (10,0 g.m⁻² N et 1,6 g.m⁻² P), les concentrations atteignaient 116 mg.L⁻¹ NO₃⁻ et 6 mg.L⁻¹ PO₄³⁻. Vijayaraghavan et al. (2012) ont comparé à Singapour deux substrats de 15 cm plantés de *Sedum*. Le premier était un substrat de jardinage (argile + tourbe), le deuxième un substrat classique de toit vert à base de matériau volcanique. Alors que le toit nu et le sol de jardin lessivaient environ 5 mg.L⁻¹ de nitrate, la concentration associée au substrat classique était de 25 mg.L⁻¹. **Malheureusement, comme cela est souvent le cas, la composition exacte du substrat relève du secret industriel et empêche de comparer l'effet exact des composantes des sols.** Beecham et Razzaghmanesh (2015) ont étudié à Adelaïde (Australie) l'effet de deux profondeurs (10 et 30 cm) croisé avec trois types de substrats (à base de brique concassée, à base de scorie, ou à base de scorie amandé de 50% de matière organique). Les substrats les plus riches tendaient à émettre plus de nitrate et de phosphate. Ainsi, sur 30 cm, le substrat « scorie » conduisait à un minimum de 1,75 mg.L⁻¹ NO₃⁻ (2 mg.L⁻¹ PO₄³⁻), contre 10 mg.L⁻¹ NO₃⁻ pour le substrat à base de scorie enrichi de 50% de matière organique (100 mg.L⁻¹ PO₄³⁻).

1.4.4.2 PROFONDEUR DU SUBSTRAT

Alsup *et al.* (2011), dans l'expérience citée plus haut, ont testé plusieurs profondeurs de substrat entre 5 et 20 cm, mais n'ont pas observé d'effet de la profondeur sur le lessivage des métaux lourds. Seidl *et al.* (2013) ont comparé deux profondeurs de substrats, plantés de *Sedum* et herbacées à Marne-la-vallée (France). Ils ont mesuré des concentrations de nitrate de 1,1 mg.L⁻¹ pour 6 cm, contre 5,0 mg.L⁻¹ pour 16 cm. Concernant le phosphate, les concentrations étaient de 3,8 et 6,0 pour respectivement 6 et 16 cm. Enfin, la concentration en DOC atteignait 50 mg.L⁻¹ sur 6 cm, et 93 mg.L⁻¹ sur 16 cm. A Tianjin (Chine), Wang *et al.* (2013) ont testé la profondeur du système, pour une végétalisation à base de *Sedum*, non pas

en ajoutant du substrat, mais en ajoutant une couche d'adsorbant. Pour une couche de 5 cm, les auteurs ont observé des concentrations en nitrate de l'ordre de $1,0 \text{ mg.L}^{-1}$, contre $0,40 \text{ mg.L}^{-1}$ pour 30 cm. Dans les mêmes conditions, les concentrations en phosphore total ont également diminué en augmentant la profondeur de la couche d'adsorbant, passant de 0,7 à $0,20 \text{ mg.L}^{-1}$. Retzlaff *et al.* (2008) ont comparé des profondeurs de 5 et 10 cm pour des toits plantés de *Sedum* à Edwardsville (Etats-Unis). Alors que le toit contrôle montrait des concentrations de l'ordre de 4 mg.L^{-1} , les deux substrats de 5 et 10 cm rejetaient environ 12 mg.L^{-1} . Dans l'article de Beecham et Razzaghmanesh (2015) cité plus haut, les auteurs n'ont pas observé de différences pour le nitrate et le phosphate entre les substrats de 10 et de 30 cm. **Au final, deux mécanismes se confondent lorsque l'on augmente la profondeur du sol d'un toit vert.** La quantité de matière lessivable augmente, mais la rétention d'eau, plus importante (*cf.* ci-dessus) permet une présence plus longue au sein du substrat, ce qui favoriserait une sorption plus importante par le substrat ou une absorption plus importante par les plantes. Berndtsson *et al.* (2006) ont mis en évidence un troisième mécanisme appelé « effet de première chasse ». Après une période de sécheresse, le premier événement pluvieux entraîne un lessivage relativement important d'éléments accumulés au fond du substrat.

1.4.4.3 ROLE DE LA VEGETATION

Les études ayant comparé l'effet d'espèces différentes sur la qualité de l'eau sont à ce jour au nombre de trois. Monterusso *et al.* (2005) ont montré qu'une végétation composée de *Sedum* rejetait jusqu'à $22,7 \text{ mg.L}^{-1}$, alors qu'une sélection d'herbacées n'en rejetait que 0,22. Aitkenhead-Peterson *et al.* (2010) ont testé trois espèces de plantes succulentes : *Talinum calycinum*, *Delosperma cooperi* et *Sedum kamtschaticum* sur un sol de 7,1 cm à College Station (États-Unis). Les auteurs ont observé des concentrations de nitrate similaires pour le *Sedum* et le substrat nu (environ $0,5 \text{ mg.L}^{-1}$), mais de l'ordre de $6,5 \text{ mg.L}^{-1}$ pour les deux autres espèces. A l'inverse, aucune différence due aux plantes n'était visible concernant l'orthophosphate ($0,3 \text{ mg.L}^{-1}$) ou le DOC (40 mg.L^{-1}), qui restaient dans les deux cas proches des concentrations de substrats non plantés mais largement supérieurs aux toits nus. Beck *et al.* (2011), à Portland (Etats-Unis), ont observé qu'un toit (11 cm) planté d'une graminée, *Lolium perenne*, rejetait plus de nitrate qu'un toit planté de *Sedum hispanicus* ($63,4 \text{ mg.L}^{-1}$ vs. $17,9 \text{ mg.L}^{-1}$), mais moins que le sol nu ($178,0 \text{ mg.L}^{-1}$). En revanche, le système à base de graminées rejetait moins de DOC que le système à base de *Sedum* ($73,6$ vs. $78,8 \text{ mg.L}^{-1}$), et toujours moins que le sol nu ($139,8 \text{ mg.L}^{-1}$). L'ajout de biochar (charbon à usage

agricol) a entraîné une augmentation des concentrations en nitrate chez *S. hispanicus* (concentration finale de 22.5 mg.L⁻¹), mais une forte baisse chez *L. perenne* (2 mg.L⁻¹). En présence de biochar, les deux espèces rejetaient moins de DOC (25,7 mg.L⁻¹ pour *S. hispanicus* et 21.6 pour *L. perenne*). Enfin, l'ajout de biochar n'a pas modifié les concentrations en phosphate pour *S. hispanicus* (7,3 mg.L⁻¹), mais a conduit à une baisse des concentrations pour *L. perenne* (14,8 mg.L⁻¹ et 9,2 mg.L⁻¹). **Cette étude montre non seulement que le choix des espèces de plantes peut modifier les concentrations de polluants, mais que les interactions avec le substrat sont susceptibles de faire fortement varier le niveau et le sens de l'influence des espèces de plantes.**

1.5 Qualité de l'air

1.5.1 Particules fines et gaz

Les liens entre pollution de l'air et toitures végétalisées ont reçu, comparés aux services évoqués précédemment, relativement peu d'attention. Toutefois, dans un contexte où les villes peuvent concentrer des niveaux élevés de polluants dangereux pour la santé (Mayer 1999), les toits verts sont malgré tout régulièrement cités comme une méthode supplémentaire de lutte contre la pollution atmosphérique (Rowe 2010; Vijayaraghavan 2016). L'organisation Mondiale de la Santé (OMS 2006) recense dans ses lignes directrices relatives à la qualité de l'air plusieurs polluants nocifs pour la santé, à savoir l'ozone (O₃), le dioxyde d'azote (NO₂), le dioxyde de soufre (SO₂) et les particules en suspension de différents diamètres (PM). Banting (2005) a montré l'effet positif mais indirect que peuvent avoir les toitures végétalisées sur la qualité de l'air grâce à la réduction des îlots de chaleur urbains et rapporte ainsi que si Los Angeles était rafraîchie de trois degré, la réduction des émissions d'oxydes d'azotes (précurseurs d'ozone) due à la réduction de la climatisation serait réduite de 25 %. Yok et Sia (2005) ont comparé la qualité de l'air d'un toit vert (profondeurs comprises entre 5 et 10 cm ; végétation herbacée) et d'un toit classique à Singapour. Ils ont observé une diminution de 37 % de NO₂, de 21 % de protoxyde d'azote (N₂O) et de 6% de PMs due au toit vert. En revanche, 48 % d'acide nitrique (HNO₃) supplémentaire était émis. Yang et al. (2008) ont évalué que 19,8 ha de toits verts extensifs à Chicago pouvaient ôter 1675 kg de pollution par an, parmi laquelle 52 % d'O₃, 27 % de NO₂, 14 % de PM et 7 % de SO₂. Currie et Bass (2008) ont estimé à 7870 kg la pollution retirée par 109 ha de toits verts à Toronto. Sailor (2008) ont estimé que plus de 3500 tonnes de CO₂ par an ne seraient pas émis, si

l'ensemble du campus de 1,1 km² de l'université d'État du Michigan était végétalisé, grâce aux économies d'énergie induites par les services thermiques. Getter *et al.* (2009) sont ainsi les seuls auteurs à avoir mesuré le stockage du C par des toits verts. Pour 12 toits plantés de *Sedum* dans le Maryland et le Michigan (Etats-Unis), ils ont estimé qu'en moyenne, 162 g C m⁻² étaient stockés dans la biomasse épigée. Les auteurs ont ensuite planté plusieurs espèces de *Sedum* sur un toit de 6 cm de profondeur. Les quantités de C stockées au bout de 2 ans variaient selon les espèces, de 37 g.m⁻² pour *Sedum acre* à 239 g.m⁻² pour *Sedum album*, tandis que 100 g.m⁻² de carbone étaient stockés par le substrat.

1.5.2 Influence du substrat et de la végétation

A notre connaissance, aucune étude n'a évalué l'influence de la profondeur du substrat de la composition du substrat ou du choix des espèces de plantes sur la pollution de l'air.

1.6 Support de biodiversité et pollinisation

1.6.1 Diversité végétale et animale

Les services précédemment cités correspondent à des services de régulation et sont régulièrement évoqués en introduction de nombreux articles ou ouvrages. Au contraire, alors que les toitures végétalisées, par leur caractère de micro-écosystème, permettent de réintroduire une composante vivante dans la ville, la fourniture d'un support pour améliorer la biodiversité des villes n'est qu'irrégulièrement évoquée dans la littérature (Berardi et al. 2014; Vijayaraghavan 2016). Pourtant, les collectivités territoriales soulignent régulièrement la participation de ces infrastructures dites vertes aux politiques locales ou nationales de la biodiversité (APUR 2013 ; Ville de Paris 2016). **Les liens entre toits verts et biodiversité végétale sont ambigus.** Vendus clefs en main, végétation comprise, ils n'ont initialement pas vocation à accueillir d'autres espèces que celles initialement présentes. L'arrachage des « mauvaises herbes », en ce sens, fait partie de l'entretien régulier d'une toiture semi-intensive ou intensive. Catalano *et al.* (2016) ont étudié l'évolution des communautés de plantes sur 15 toitures intensives (16 cm ; graminées) âgées de 30 ans à Hanovre (Allemagne) et installées en 1985 dans un éco-quartier. Ils ont montré une augmentation de la diversité végétale entre 1987 et 1999, et notamment la colonisation d'espèces résistantes à la

sécheresse. Entre 1999 et 2014, les communautés végétales ont ensuite très peu varié. Köhler (2006) a observé à Berlin (Allemagne) l'évolution sur 20 ans de la végétation présente sur deux toits extensifs (10 cm ; végétation herbacée). Ils ont observé une augmentation de la diversité, mais les communautés restaient dominées par les espèces herbacées initialement présentes.

Les premières recherches sur la diversité faunistiques se sont concentrées sur la macrofaune, et il a été régulièrement montré que différentes espèces pouvaient utiliser les toits verts comme habitats, qu'il s'agisse d'oiseaux (Baumann 2006), de chauves-souris (Parkins et Clark 2015), d'araignées ou de scarabées (Brenneisen 2006). Plus récemment, quelques auteurs se sont intéressés à la diversité et à l'abondance des arthropodes sur les toitures végétalisées. MacIvor et Lundholm (2011a) ont observé que sur 5 toits intensifs (Halifax, Canada ; végétation variée ; substrat supérieur à 30 cm), la richesse et l'abondance des espèces d'insectes étaient moins importantes qu'au niveau de la rue, pour des communautés végétales similaires. Kadas (2006) a observé 9 toitures de profondeur et végétation variées, à Londres (Royaume-Uni), et a remarqué une diversité et abondance importantes pour les arachnides, coléoptères et hyménoptères, tandis que 10 % des espèces trouvées étaient désignées comme rares au Royaume-Uni. Schrader et Boning (2006) ont étudié 10 toits à Hanovre (Allemagne), composés d'une végétation herbacée plantée sur 8 cm de substrat en moyenne, et ont montré que les toits verts pouvaient servir d'habitat à plusieurs espèces de Collembolés.

1.6.2 Services de pollinisation

La question de la pollinisation est un sujet en plein essor en écologie urbaine (Geslin *et al.* 2013). Certaines études montrent que les milieux urbains peuvent favoriser l'abondance (Winfrey *et al.* 2007) et la diversité (Carré *et al.* 2009) des abeilles et bourdons, grâce à la multiplication des micro-habitats et des ressources, mais aussi aux capacités de ces espèces à être généralistes et à butiner de *patch* en *patch* (Potts *et al.* 2010). Colla *et al.* (2009) ont comparé deux toitures extensives à Toronto (Canada) à base de *Sedum* et plantes herbacées (profondeur non précisée) à des sites au sol (bois, pelouse et compositions herbacées). Ils n'ont pas remarqué de différences dans la diversité des espèces d'abeilles et de bourdons entre toit et sol. Tonietto *et al.* (2011) ont comparé 6 toitures végétalisées à Chicago (Etats-Unis) de type *Sedum*/herbacées, et 6 espaces herbacés dans des parcs urbains.

Contrairement à Colla et al. (2009), ils ont trouvé que l'abondance et la diversité des bourdons et abeilles étaient moins grandes sur les toitures. MacIvor et al. (2015), en étudiant le pollen porté par les abeilles et les bourdons sur une toiture de *Sedum* à Toronto (Canada) ont observé que les insectes de tailles moyenne et large étaient plus représentés sur les toits verts que les petites abeilles. **A notre connaissance, aucune étude n'a cherché à ce jour à évaluer directement les interactions plantes-pollinisateurs sur une toiture végétalisée.**

1.6.3 Influence du substrat et de la végétation

1.6.3.1 COMPOSITION DU SUBSTRAT

A notre connaissance, aucune étude n'a porté sur la composition des substrats en lien avec les services de support de biodiversité

1.6.3.2 PROFONDEUR DU SUBSTRAT

Dunnett, Nagase & Hallam (2008) ont observé l'évolution sur 6 ans des communautés végétales de toits verts sur 10 et 20 cm de substrat, initialement plantés de *Sedum* et herbacée à Sheffield (Royaume-Uni). Ils ont montré que sur 20 cm, la survie des espèces initialement présentes étaient meilleure. Sur 10 cm, la diversité d'espèces colonisatrices était plus importante et la communauté se caractérisait par des espèces rasantes et la présence de mousses. Rowe et al. (2012) ont étudié l'évolution sur 7 ans de communautés de plantes succulentes à East-Lansing (Etats-Unis), sur des toits de 2,5, 5 et 7,5 cm. Pour chaque profondeur, le nombre d'espèces au bout de 7 ans était jusqu'à 3 fois inférieur au nombre initial, mais des différences dans les compositions ont été observées selon les profondeurs. Ainsi, les toits de 2,5 cm étaient dominés par *Sedum album* et *Sedum acre*, les toits de 5 cm par *Phedimus spurius* et les toits de 7,5 par *Sedum middendorffianum*. **A notre connaissance, aucune étude n'existe sur les liens entre profondeur du substrat et diversité animale ou pollinisation.**

1.6.3.3 ROLE DE LA VEGETATION

Madre *et al.* (2013) ont observé la diversité des arthropodes sur 135 toits verts en France, et ont montré la présence de groupes variés, dont la diversité augmentait avec la complexité des plantes. Il s'agit à ce jour de la seule étude faisant état de l'influence de la

végétation sur une communauté animale. **Aucune étude n’a cherché à ce jour à évaluer les liens entre espèces de plantes et service de pollinisation.**

1.7 Autres services

Dans cette partie, nous avons regroupé trois services très peu explorés : un service de régulation (protection sonore), un service de production (agriculture urbaine) et un service culturel (esthétique).

1.7.1 Protection sonore

Les toitures végétalisées sont souvent proposées comme un moyen d’isolation phonique et d’isolation face au bruit. A notre connaissance, ce service est toutefois peu mis en avant par les constructeurs ou acheteurs de toitures végétalisées et peu étudié. Connelly et Hodgson (2008) ont montré qu’un toit de substrat 15 cm planté de *Sedum* pouvait réduire de 5 à 13 dB les basses et moyennes fréquences (50-20000Hz), et de 6 dB les hautes fréquences. VanRenterghem et Botteldooren (2014) ont évoqué 10 dB de réduction maximale pour un toit de 7 cm. L’OMS définit à 30 dB (Bruitparif 2016) le niveau maximum de décibels considéré comme sans effet gênant sur le sommeil. Dans ce contexte, les réductions induites par des toits verts peuvent avoir un effet positif, si toutefois ils se situent au-dessus de bâtiments bas et exposés au son urbain (Yang et al. 2012). Connelly et Hodgson (2015) ont testé l’effet de la profondeur (5 et 20 cm), du substrat (6 substrats variés) et des communautés (*Sedum*, herbacées variées, graminées). Ils ont montré une augmentation de l’absorption du son avec l’augmentation de la profondeur du substrat, mais aussi avec l’augmentation du pourcentage de matière organique du substrat et la couverture végétale du substrat. En revanche, aucun effet du type de végétation n’a été observé.

1.7.2 Production agricole

La production agricole en ville est évoquée par de nombreuses villes et les expériences empiriques se multiplient (Ville de Paris 2016). **A ce jour, toutefois, la production agricole sur toit n’a encore jamais fait l’objet de publication dans une revue scientifique à comité de lecture.**

1.7.3 Esthétique

L'aspect visuel d'une toiture végétalisée est un critère très important pour expliquer l'achat d'une toiture végétalisée (Adivet 2014). Malgré son caractère de service écosystémique culturel, les liens entre toits verts et appréciation ou bien-être des personnes y ayant accès restent majoritairement empirique. Au Royaume-Uni, White et Gatersleben (2011), à l'aide de photos présentées à un panel de personnes, ont observé une préférence plus grande lorsque le toit était composé d'une végétation de type prairie par rapport à un toit nu. A l'inverse, les toitures *Sedum* et engazonnées n'étaient pas perçues différemment des toits nus. Fernandez-Cañero *et al.* (2013) ont observé, à l'aide de photos en Espagne, une préférence accrue pour les toitures intensives, plantées d'arbustes et arbres, par comparaison aux toits *Sedum*. De même, Lee *et al.* (2014), à l'aide de photos, ont observé en Australie une préférence pour des toits végétalisés comparé aux toits nus. En revanche, les préférences étaient plus grandes pour des plantes plus complexes et hautes, comparées aux plantes à faible développement (*Sedum*). Plus généralement, la préférence augmentait avec la diversité de la végétation et des couleurs. A l'inverse, Jungels *et al.* (2013) ont observé, pour 7 toits d'Amérique du Nord, une préférence pour les toits *Sedum*, plutôt que des graminées, car celles-ci donnaient une impression de désordre.

1.8. Synthèse. Compromis entre services : rôle du type de végétation, du type et de la profondeur du substrat

Au travers de cette revue de littérature, nous avons montré que les toitures végétalisées présentent un réel potentiel en termes de services écosystémiques, dont l'efficacité dépendra en grande partie de l'environnement technique, climatologique et météorologique du bâtiment. Les toitures végétalisées ont des effets positifs sur la réduction du ruissellement des eaux de pluie, mais leur efficacité diminue avec l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements pluvieux. De même, si la littérature pointe des effets importants concernant la protection thermique des bâtiments, cette efficacité diminue fortement avec l'augmentation de l'isolation du bâtiment. Les toitures végétalisées peuvent participer à la réduction de température de l'air ambiant immédiat, et de celui de la ville si les échelles considérées sont suffisamment grandes. Toutefois, si la végétation d'une toiture est peu couvrante, il existe un risque non négligeable de renforcement de l'effet d'îlot de chaleur urbain. Les toitures végétalisées sont des sources avérées de DOC. Les systèmes étudiés sont

tour à tour décrits comme sources ou puits de métaux lourds, de nitrate et de phosphate. La même incertitude est présente concernant la qualité de l'air. Par leur caractère de micro-écosystèmes, les toitures végétalisées ont une action positive sur l'abondance et la diversité des espèces animales et végétales. Enfin, les toitures végétalisées présentent un intérêt esthétique et sonore, si les bâtiments ne sont pas trop élevés, et entourés de bâtiments voisins.

Les initiatives publiques prises en exemple plus haut (Loi biodiversité du 08 août 2016, guide Natureparif 2013, Ville de Paris 2012, Eau Seine Normandie 2016) montrent une demande croissante en termes de quantité, mais surtout de qualité, des services écosystémiques associés aux toits verts. Pourtant, **maîtres d'œuvre comme maîtres d'ouvrage s'accordent à évoquer un manque d'outils pour concevoir et gérer des toitures végétalisées associées à des services écosystémiques « de qualité »**. Ce manque n'est qu'en partie comblé par la littérature existante sur les toits verts. Dans cette revue de littérature, nous avons présenté les études ayant explicitement cherché à évaluer l'effet du type de végétation, de la composition ou de la profondeur du substrat sur les fonctions et services écosystémiques rendus par les toits verts. **Ces études sont peu nombreuses**. En lien avec le substrat (composition ou profondeur confondues), une quinzaine d'études existe concernant les services thermiques, une dizaine concernant la réduction du ruissellement, une dizaine également concernant la qualité de l'eau, une seule concernant la qualité de l'air, aucune concernant les autres services. Le nombre d'études ayant explicitement comparé plusieurs espèces de plantes est également réduit. Moins de 10 pour les services thermiques et le ruissellement, moins de 5 pour la pollution de l'eau et les services esthétiques, 1 pour le support pour la biodiversité, aucune concernant les autres services. Comment expliquer ce faible intérêt pour les relations entre composantes d'une toiture végétalisée et niveaux de services ? Une première explication tient au caractère technique des toitures végétalisées. Comme nous l'avons évoqué plus haut, les toits verts correspondent dans leur grande majorité à des systèmes précis et livrés clefs en main, dont la conception est hautement normalisée. C'est ce qui explique l'homogénéité des systèmes à travers le monde. Qu'il s'agisse de la Grèce, du Canada, de la Grande-Bretagne, de Singapour ou de l'Australie (cf. ci-dessus), les toits verts étudiés ont souvent en commun des substrats industriels classiques plantés d'espèces de *Sedum*. En considérant majoritairement que la conception et la gestion d'un toit vert relèverait d'une industrie spécifique dominée par les entreprises d'étanchéité, l'industrie s'est focalisée sur l'évaluation des systèmes existants en comparaison à des toits nus, mais non sur la manière dont les toitures végétalisées pouvaient être améliorées. Le Tableau 2

résume les liens établis par la littérature entre services et composantes d'un toit vert. **Cette faible place réservée à l'influence des composantes d'un toit vert sur les services associés tient également à leur pluridisciplinarité.** Les revues *Energy* et *Energy and building* sont de loin les plus représentées dans la littérature des toits verts. Or, proposer des pistes de conception de systèmes plus efficaces thermiquement nécessiterait des compétences en thermodynamique, sciences des matériaux, écologie des sols, physiologie des plantes voire climatologie, disciplines par essence peu habituées à dialoguer entre elles.

Service écosystémique	Profondeur	Composition du substrat			Végétation	
		↗ porosité	↗ carbone et azote	↗ Capacité au champ	Herbacée (vs. <i>Sedum</i>)	Diversité
Bâtiment	+	+	+	+/-	+/-	+/-
ICU	+	?	?	+/-	+/-	+/-
Ruissellement	+/-	+/-	?	+	+/-	+/-
Qualité eau	+/-	?	-	+/-	+/-	?
Qualité air	?	?	?	?	?	?
Biodiversité	?	?	?	?	+	+
Pollinisation	?	?	?	?	?	?
Son	+	+	+	-	?	?
Esthétique	?	?	?	?	+/-	+/-

Tableau 2. Relations entre composantes d'une toiture végétalisée et services écosystémiques. Le tableau se fonde sur la mise en évidence explicite et directe de liens entre composantes et services par la littérature. Les hypothèses non testées concernant certains liens ne sont donc pas comptabilisées. « ↗ » = augmentation ; « ICU » = « Ilot de chaleur urbain » ; « + » correspond à l'existence d'un effet positif de la composante du toit vert sur le service, « - » correspond à la présence d'un effet négatif, « +/- » correspond à l'existence d'études ayant montré un effet positif et d'études ayant montré un effet négatif, « ? » correspond à l'absence d'étude.

La généralisation des études sur le rôle de la profondeur du substrat, de sa composition et du choix des espèces de plantes est délicate, parce que les études sont rares, les régions climatiques et les conditions expérimentales variées, mais **certaines tendances semblent malgré tout bien établies**. Augmenter la profondeur du substrat favorise les services thermiques et la réduction du ruissellement des eaux de pluie. Pris dans le sens opposé, il est important d'éviter les substrats particulièrement peu profonds. Augmenter la profondeur tend à favoriser la diversité végétale, si toutefois celle-ci est un objectif. En revanche, augmenter la profondeur peut apparaître problématique pour la qualité de l'eau. La composition du substrat a été étudiée sous différents points de vue selon les services considérés. Ainsi, favoriser la porosité favorise les services thermiques et la réduction du ruissellement. Favoriser la capacité de rétention d'eau d'un sol optimise la réduction du ruissellement, mais conduit à une double lecture concernant les services thermiques. En termes d'isolation, il est plus efficace de diminuer la capacité de rétention d'eau. En revanche, augmenter la capacité de rétention d'eau du substrat favorise l'évapotranspiration, tout en permettant, en l'absence d'irrigation, d'assurer une couverture végétale plus importante et plus durable. Augmenter la quantité de C, N et P dans le sol influence négativement la qualité de l'eau. La végétation, *via* le rôle des espèces de plantes, est de loin le paramètre le moins étudié, mais apparaît pourtant centrale pour l'ensemble des services écosystémiques. Le manque de données spécifiques concernant LAI, conductances stomatiques ou couvertures végétales rend hasardeux la modélisation des flux évapotranspiratoires des toits verts. Pourtant, les quelques études existantes tendent à montrer que les systèmes à base de succulentes rasantes seraient moins efficaces que d'autres systèmes fondés sur des espèces de type herbacées, à la fois pour les services thermique et de ruissellement mais aussi la réduction de la pollution de l'eau et les services de support. Le chapitre suivant visera à établir les objectifs de la thèse en réponse à cette revue de littérature, et à présenter les expérimentations mises en place pour y répondre.

Chapitre 2. Objectifs et méthodologie générale

2.1 Objectifs de la thèse : interactions et multifonctionnalité

L'apport environnemental des toitures végétalisées résulte principalement des services de régulation thermiques et hydrologiques, mais aussi de support tels que la pollinisation. Ils feront l'objet des développements à venir au sein de cette thèse. **L'influence variable de certaines composantes du toit sur les services attendus souligne la possibilité de compromis (ou *trade-offs*) entre ces services.** Autrement dit, optimiser un service en particulier est théoriquement susceptible de réduire le niveau d'un autre service (*cf.* chapitre 1, Tableau 2, p57). Cette possibilité de compromis résulte principalement des cycles des nutriments et de l'eau au sein d'un toit vert. Il s'agit en premier lieu d'éviter au maximum l'écoulement de l'eau sous forme liquide tout en favorisant son évacuation sous forme gazeuse *via* l'évapotranspiration. Il s'agit ensuite de faciliter le stockage du carbone et de l'azote par les plantes et le substrat en limitant son lessivage. Cycle de l'eau et cycle des nutriments sont intrinsèquement liés *via* différentes fonctions écosystémiques. Par exemple, la transpiration dépend de la surface foliaire et la biomasse totale des plantes, qui elles-mêmes résultent de la disponibilité des nutriments, dont le lessivage est déterminé par l'humidité du substrat, conditionnée par la transpiration des plantes, lors d'un événement pluvieux.

L'évapotranspiration a été approchée dans la littérature sur les toitures végétalisées *via* les flux d'énergie latente, ou *via* la quantité cumulée d'eau perdue pour une période donnée. Trois études (Berghage *et al.* 2007; Farrell *et al.* 2012; Farrell *et al.* 2013) ont cherché à isoler la transpiration de l'évaporation, principalement en comparant des substrats nus et des substrats plantés. Ces approches ne sont pas pleinement satisfaisantes, car les plantes jouent de deux manière opposées sur l'évapotranspiration : elles transpirent, mais peuvent aussi limiter l'évaporation en ombrageant le substrat. A ce jour, aucune étude n'a cherché à évaluer directement la transpiration foliaire dans un contexte de toit vert. Les cycles du C et de l'N ont principalement été étudiés *via* la qualité des eaux de ruissellement, mais les résultats contradictoires démontrent un besoin supplémentaire de connaissances. Enfin, la pollinisation n'a jamais été mesurée sur un toit vert. Pourtant, ce service support est lié à la durabilité du toit, mais aussi à la préservation de la biodiversité à l'échelle de la ville. **La Figure 1 montre certaines interactions majeures entre fonctions et services.** Parce que l'on demande aux

toits d’êtres multi-services, ils doivent être multifonctionnels. Pourtant, de nombreuses fonctions, notamment associées au fonctionnement du sol ou des plantes sont très mal connues dans le contexte des toits verts. **Certaines fonctions majeures liées aux cycles du C, de l’N et de l’eau ainsi qu’à la pollinisation ont ainsi fondé notre trame de réflexion pour cette thèse.**

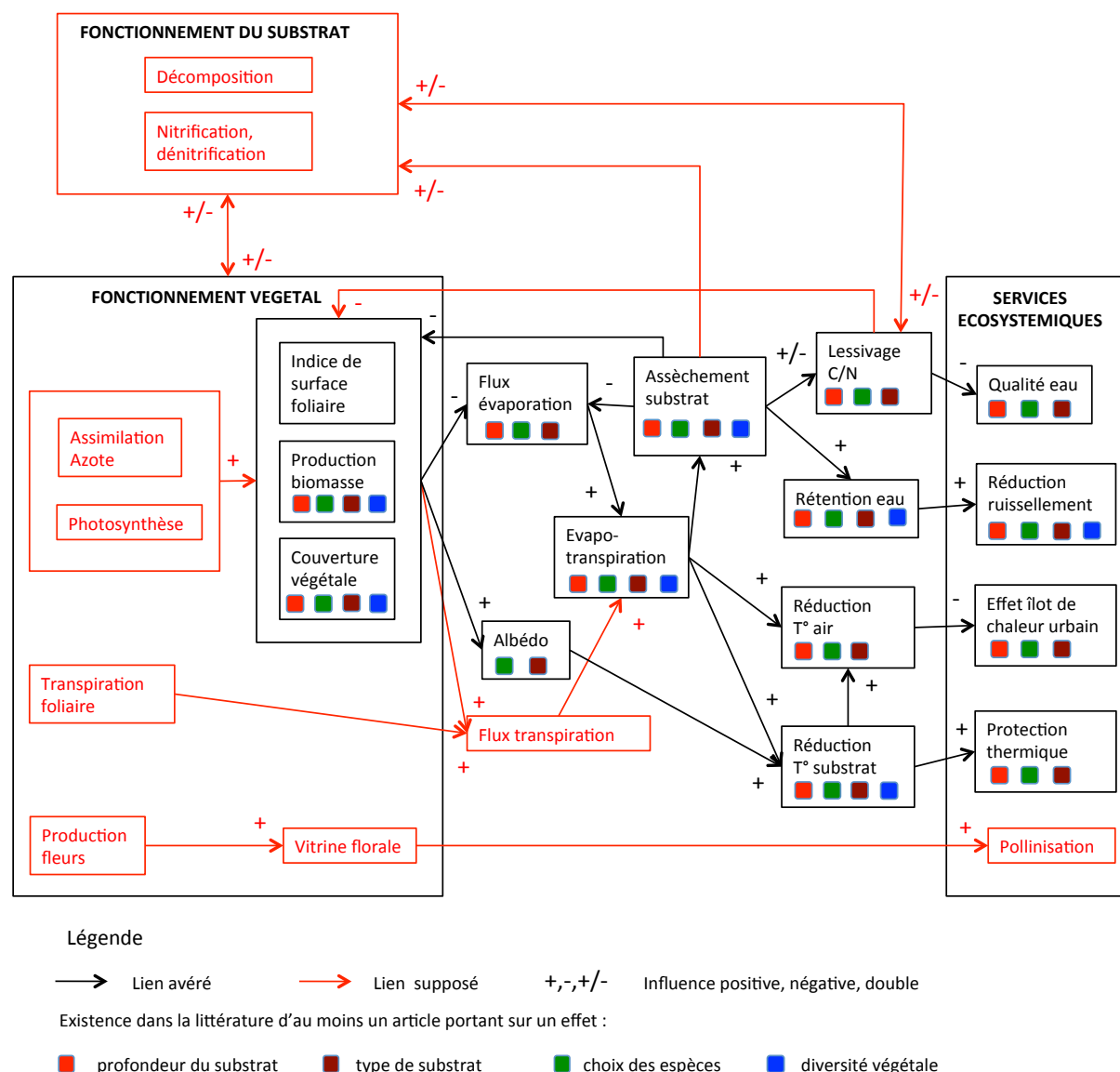


Figure 1. Représentation simplifiée des relations entre fonctions et certains services écosystémiques. Les flèches représentent les liens entre fonctions. Les textes, flèches et symboles en rouge n’ont fait l’objet d’aucune étude. *Ces relations sont donc supposées mais non avérées.* Les symboles « + », « - » et « +/- » représentent l’existence, connue dans la littérature ou supposée, d’effets positifs, négatifs ou doubles. Les carrés représentent l’existence d’au moins un article portant sur la composante étudiée, mais ne donnent pas la direction de l’effet.

Alors que les informations sur les liens entre composantes/caractéristiques d'un toit et les fonctions ou services qu'il remplit restent parcellaires, les études ayant cherché à croiser deux de ces facteurs sont rares. En laboratoire, Beck et al. (2011), en croisant deux types de substrats et deux espèces de plantes, ont montré que chacune des deux espèces pouvait s'avérer être la plus performante (qualité de l'eau) selon le substrat considéré. Nardini et al. (2011) ont comparé à Trieste (Italie) un substrat de 12 cm planté (ou non) d'une végétation herbacée, et un substrat de 20 cm planté (ou non) d'une plante ligneuse (*Cotinus coggygria*). Si le substrat nu de 20 cm retenait plus d'eau que le substrat nu de 12 cm, le même niveau de rétention était observé entre l'association « 20 cm / ligneux » et « 12 cm / herbacée ». **Ce type d'étude souligne un point crucial pour la conception de toitures végétalisées de qualité : les interactions entre sols et plantes, largement ignorées, sont susceptibles d'influencer les fonctions attendues des toits verts. Pourtant, à ce jour, aucune étude à notre connaissance n'a cherché à évaluer l'influence des interactions entre profondeur du substrat, composition du substrat et espèces de plantes sur aucune des fonctions ou services d'une toiture végétalisée.**

Lundholm (2015) est le premier auteur à utiliser explicitement le terme de **multifonctionnalité** dans le contexte des toitures végétalisées. En observant comment des espèces de plantes, en monoculture ou en combinaison de plantes, influaient simultanément sur la température du substrat, la rétention et la production de biomasse, il a établi un indice de multifonctionnalité représentant une moyenne des fonctions. Lundholm a ainsi considéré **trois types de traitements** en relation avec les services désirés : les moins et les plus efficaces pour un service donné ainsi que ceux qui montraient l'indice de multifonctionnalité le plus élevé. Cette approche est très novatrice dans le champ disciplinaire des toits verts. En se fondant sur l'étude de plusieurs fonctions simultanément, elle permet d'établir des liens entre services auparavant étudiés séparément. Les résultats de Lundholm confirment ce que notre revue de littérature a mis en évidence : l'existence de compromis entre services et fonctions sous-jacentes. **Toutefois, aucune étude n'a encore cherché à évaluer l'influence des interactions entre composition du substrat, profondeur du substrat et choix des espèces sur les compromis entre fonctions écosystémiques.**

Trois questions ont ainsi émergé pour ce travail de thèse :

(1) Les interactions entre type de substrat, composition du substrat et espèces de plantes influencent-elles le niveau de certaines fonctions liées aux cycles de l'eau, des nutriments et à la pollinisation ? Nous avons attaché une importance particulière à étudier des fonctions n'ayant fait l'objet d'aucune étude préalable (transpiration et photosynthèse foliaires, stockage du C et de l'N dans les plantes, production de fleurs, attractivité aux pollinisateurs) en relation avec des fonctions centrales des toits verts (production de biomasse, couverture végétale, rétention de l'eau, lessivage du carbone et de l'azote).

(2) Comment les interactions substrats/plantes influencent ces fonctions lorsqu'elles sont considérées simultanément ? Autrement dit, la multifonctionnalité d'un toit vert est-elle affectée par des interactions triples, et la prise en compte de ces interactions peut-elle permettre de réduire les compromis entre fonctions?

(3) Au-delà des espèces elles-mêmes, la diversité végétale a-t-elle une influence sur ces fonctions et compromis entre fonctions ?

2.2 Approche générale et présentation des chapitres

Les objectifs de cette thèse découlent de l'absence de connaissances sur la manière dont les interactions sols-plantes influencent les fonctions et les services attendus des toitures végétalisées, mais également de l'absence de connaissances sur certaines fonctions pourtant fondamentales pour la réalisation des services écosystémiques : transpiration, stockage C/N dans les plantes, pollinisation et interactions entre fonctions. Dans cette thèse, la nouveauté porte donc autant sur les facteurs explicatifs - les interactions sols-plantes - que sur les facteurs à expliquer – les fonctions et leurs interactions. **Pour répondre à cette approche doublement exploratoire, j'ai adopté une démarche expérimentale qui s'est exprimée d'abord en milieu contrôlé à l'échelle des espèces de plantes, puis en conditions réelles à l'échelle de la communauté végétale.**

L'objectif du chapitre 3 était d'établir **(1)** un premier socle de connaissances sur le rôle des interactions sols-plantes en lien avec certaines fonctions majeures des cycles de l'eau, du carbone et de l'azote, mais également d'évaluer **(2)** si des compromis ou synergies entre

fonctions pouvaient découler de ces interactions. J'ai opté pour une expérimentation sous serre, en milieu contrôlé. **Le travail sous serre, qui s'est déroulé au Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale et Prédictive & Ecotron Ile-de-France (CEREEP, Figure 2) avait un double objectif.** Le premier était de pouvoir tester un plus grand nombre de paramètres qu'en conditions réelles. De fait, tester les interactions entre les trois composantes majeures des toits verts (les plantes, la profondeur du substrat et la composition du substrat) impliquait au minimum deux types de sols, deux profondeurs et deux espèces végétales. Si ces interactions n'ont jamais été étudiées, il existe d'ores et déjà des connaissances sur le rôle seul du substrat et de la profondeur. A l'inverse, très peu d'études ont comparé différentes espèces de plantes. **J'ai donc choisi de mettre l'accent sur la variété des espèces végétales.** Le dispositif d'une expérimentation en pot nous a permis de tester 20 espèces différentes de plantes, issues de 10 genres et de 5 familles (Asteraceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Fabaceae, Poaceae) susceptibles d'être employés sur des toits verts. Cette approche avait pour but de déterminer le potentiel de plusieurs espèces de plantes, mais aussi de tester si des niveaux phylogénétiques supérieurs à l'espèce permettaient des prédictions en termes de fonctions. Au total, nous avons croisé deux types de sol, deux profondeurs de sol et 20 espèces de plantes, pour un total de 400 pots. Nous avons sélectionné des espèces connues pour avoir déjà été plantées sur des toitures végétalisées (Dunnett and 2008; Snodgrass and Snodgrass 2009). Par ailleurs, nous avons utilisé les indices d' Ellenberg (Hill *et al.* 1999), qui décrivent les niveaux de tolérance de nombreuses espèces végétales européennes en réponse à différents paramètres environnementaux. Dans notre cas, nous avons vérifié que les espèces pré-sélectionnées étaient capables de supporter des niveaux de sécheresse et de luminosité importants. Enfin, les espèces sélectionnées étaient toutes natives d'Ile-de-France. **Nous avons mesuré les fonctions suivantes :** production de biomasse hypogée et épigée, transpiration foliaire, carbone et azote foliaire, rétention d'eau, lessivage de carbone organique dissous et de nitrate. L'expérimentation et la collecte des données ont été réalisées entre Juillet 2013 et Juillet 2014.

a.



b.



Figure 2. a. Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale et Prédictive & Ecotron Ile-de-France (CEREEP). b. Vue d'un tablar de l'expérimentation n°1.

Le chapitre 4 s'appuie sur les fondamentaux du chapitre 3 en intégrant un changement d'échelle. Après avoir montré grâce à la première expérimentation l'importance des interactions sols-plantes sur la réalisation des fonctions, mais aussi après avoir déterminé que l'échelle de la famille de plantes était pertinente, **l'objectif de cette deuxième expérimentation était de (1) tester en conditions réelles la réalisation de fonctions liées aux cycles du carbone, de l'azote et de l'eau en réponse aux interactions sols-plantes et (2) tester l'influence de la diversité végétale sur ces fonctions.** Dans cette expérimentation, nous avons construit des mésocosmes que nous avons installés sur **une toiture (Le Millénaire 1, ICADE, Figure 3) située dans le 19^{ème} arrondissement de Paris**. Cinq espèces issues des cinq familles testées dans la première expérimentation ont été choisies, et ont été plantées en monocultures et en mélange. J'ai également conservé les deux profondeurs et les deux types de sols précédemment testés. Les mesures ont été réalisées à **deux niveaux : (1) caractéristiques du couvert** (hauteur des plantes, surfaces foliaires, couverture végétale, densité de la canopée, transpiration foliaire), **(2) fonctions liées aux cycles C, N et H₂O** (rétention d'eau cumulée sur le printemps, rétention d'eau après un évènement artificiel, nitrate et carbone organique dissous dans les lessivats). Afin de contrôler au mieux les conditions expérimentales, des stations météorologiques ont été installées.

Initialement, deux saisons de mesures étaient prévues sur ce dispositif, l'une en 2014, l'autre en 2015. Toutefois, la difficulté de trouver un site expérimental m'a empêché d'initier les mesures en 2014. J'ai visité plusieurs bâtiments, publics comme privés, en 2013 et 2014, mais je me suis heurté à plusieurs difficultés, qu'il s'agisse de limitations techniques

(portances, absences d'éléments de sécurité adéquats) ou administratives (obtention des autorisations). Une fois le choix de la toiture effectué (ICADE, 35 rue de la Gare, 75019 Paris), un bureau d'étude (ARCOBA) a été missionné pour vérifier les portances. Des travaux ont été nécessaires et, *in fine*, nous n'avons pu installer le dispositif qu'à partir du 20 Juin 2014. Les plantations ont eu lieu le 04 Juillet 2014, empêchant la collecte de données pour la saison de croissance 2014. Les mesures associées au chapitre 4 ont été effectuées entre Mars et Septembre 2015.

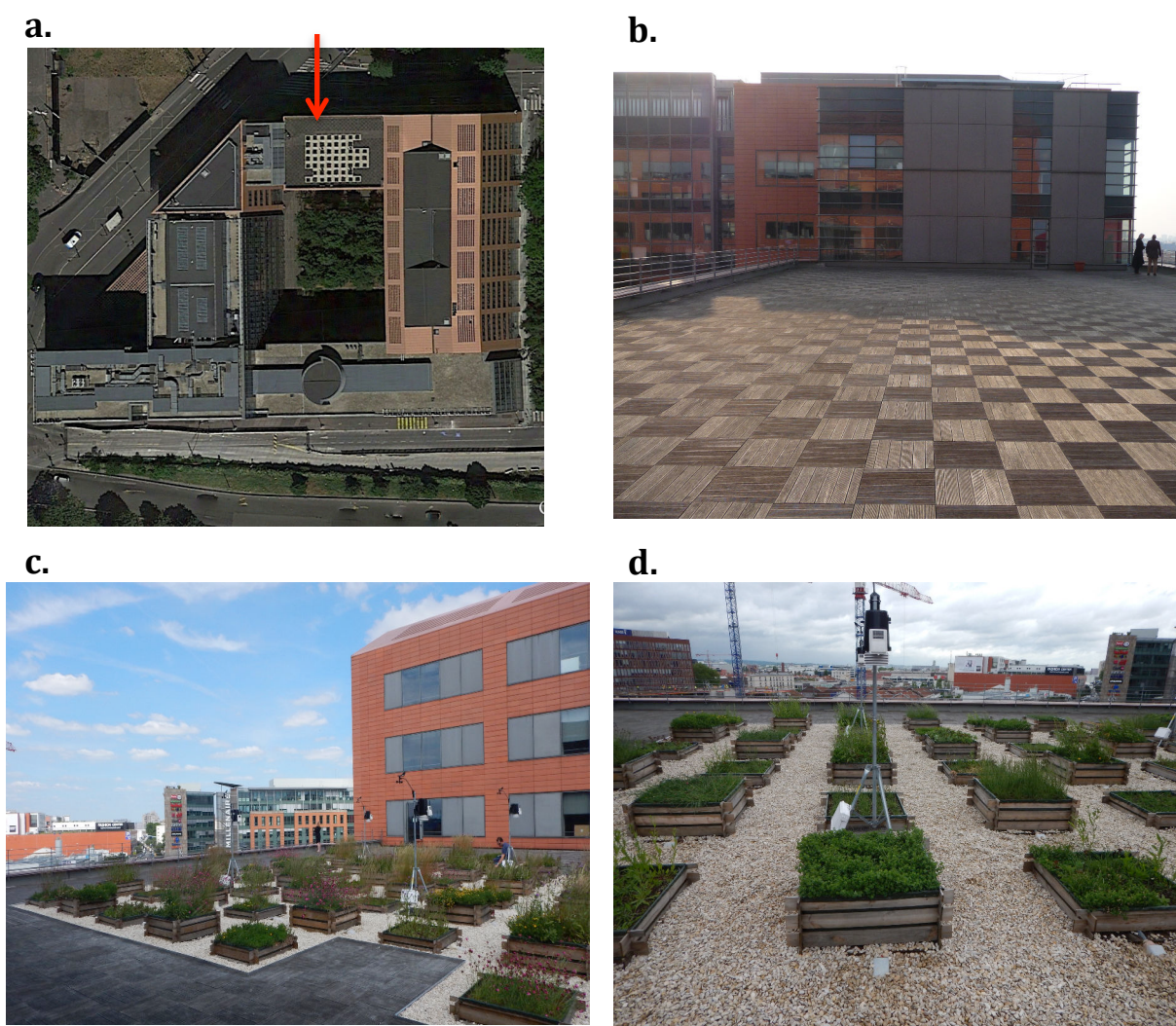


Figure 3. Photographies de l'expérimentation. **a.** Vue aérienne du bâtiment Le Millénaire 1 (ICADE, Paris) et du dispositif expérimental (désigné par la flèche rouge). **b.** Toiture avant travaux **c.** Vue de côté de l'expérimentation. **d.** Mésocosmes et stations météorologiques.

Le chapitre 5 repose sur le *design* expérimental du chapitre 4, mais s'extrait des cycles biogéochimiques pour se focaliser uniquement sur des **fonctions liées au service de pollinisation**. L'objectif était de déterminer si la fréquence et la diversité des pollinisateurs était influencée par **(1)** la communauté végétale et **(2)** le type et la profondeur du substrat. Les mesures effectuées se rapportaient à la vitrine florale (nombre de fleurs, diamètres floraux) et aux interactions plantes-pollinisateurs. L'expérimentation a eu lieu entre Juin et Août 2015.

Plus généralement, parce que j'ai cherché à approcher des fonctions et des services écosystémiques variés, j'ai employé une pluralité de méthodes sur des compartiments variés, à savoir les plantes en elles-mêmes (caractéristiques physiologiques), les interactions plantes-atmosphère (transpiration notamment), les interactions plantes-pollinisateurs et les lessivats (quantité, qualité). *Le Tableau 1 résume les différentes méthodologies employées.*

Echelle de mesure	Fonctions et caractéristiques mesurées	Méthodes et appareillages	CH.1	CH.2	CH.3
Feuille	Transpiration	Analyseur infra-rouge (Licor 6400XT)	X	X	
	Carbone et Azote	Analyseur élémentaire de C,H et N (Thermo Finnigan Flash EA1112)	X		
	Surface	Mesures de largeurs et longueurs de feuilles		X	
Plante et couvert	Biomasse épigée	Pesées (poids sec)	X		
	Biomasse hypogée	Pesées (poids sec)	X		
	Hauteur des plantes	Mesures manuelles		X	
	Densité de la canopée	Nombre de contacts entre aiguille et couvert		X	
	Couverture végétale Nombre de fleurs	Analyses de photos (Image J) Comptages		X	X
Lessivat (quantité)	Rétention cumulée (naturelle)	Récupération et pesage de lessivats après évènements naturels		X	
	Rétention d'événements intenses (simulés)	Simulation d'évènement pluvieux intenses et pesage des lessivats	X	X	
Lessivat (qualité)	Nitrate/Ammonium	Chromatographie ionique haute performance (ICS-3000, Dionex)	X	X	
	Carbone organique dissous	Analyseur de carbone organique total (TOC-VCSH)	X	X	
Interactions plantes-pollinisateurs	Attractivité	Comptage d'évènements de butinages			X

Tableau 1. Tableau récapitulatif des paramètres mesurés et des méthodologies associées aux trois chapitres (CH)

Chapitre 3. Influence des interactions entre espèces de plantes, profondeur du substrat et type de substrat sur la multifonctionnalité

3.1 Introduction du chapitre

Dans le chapitre 1, j'ai montré que l'influence des composantes des toitures végétalisées (espèces de plantes, profondeur du substrat et type du substrat) sur les fonctions écosystémiques et les services associés avait très peu été étudiée jusqu'ici, tandis que le rôle des interactions entre ces composantes ne l'avait jamais été. Dans ce chapitre 3, j'ai cherché à évaluer le rôle des interactions sols-plantes sur certaines de ces fonctions. A l'aide d'une expérimentation en milieu contrôlé (serre du Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale et Prédictive (CEREEP), Ecotron Ile-de-France serre), j'ai testé 20 espèces de plantes susceptibles d'être utilisées sur des toitures végétalisées, appartenant à 10 genres et 5 familles de plantes (Asteraceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Fabaceae et Poaceae), deux types de sols (substrat artificiel typique des toitures végétalisées et sol naturel sablo-limoneux) et deux profondeurs de substrat (10 et 30 cm).

J'ai mesuré les fonctions suivantes : transpiration foliaire, stockage d'azote et de carbone dans les feuilles, production de biomasses hypogée et épigée, rétention d'eau, rejets de carbone organique dissous et de nitrate dans les lessivats. Ces fonctions sont reliées aux cycles du carbone, de l'azote et de l'eau. Elles sont en ce sens associées aux services de réduction du ruissellement des eaux de pluie, d'amélioration de la qualité de l'eau et aux services de régulation thermiques (îlots de chaleur urbains, protection du bâtiment).

J'ai cherché à répondre aux questions suivantes. **(1)** Le type de substrat et sa profondeur influencent-ils les fonctions écosystémiques ? **(2)** Les espèces de plantes modulent-elles ces fonctions ? **(3)** Les interactions sols-plantes induisent-elles des compromis entre fonctions écosystémiques ? Répondre à ces questions constitue une première étape pour l'établissement de principes généraux visant la conception de toitures végétalisées multifonctionnelles. Le détail de cette expérimentation, ses résultats et l'interprétation que nous en avons faite sont présentés dans la partie suivante.

3.2 Multifunctionality is affected by interactions between green roof plant species, substrate depth and substrate type

Ecology and Evolution (in press)

**Yann Dusza^{1*}, Sébastien Barot¹, Yvan Kraepiel¹, Jean-Christophe Lata^{1,2}, Luc Abbadie¹
and Xavier Raynaud¹**

¹*Sorbonne Universités, UPMC Univ. Paris 06, IRD, CNRS, INRA, UPEC, Univ. Paris Diderot, Institute of Ecology and Environmental Sciences-Paris, iEESParis, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France; ²Department of Geoecology and Geochemistry, Institute of Natural Resources, Tomsk Polytechnic University, Lenin Avenue, 30, 634050 Tomsk, Russia*

*Corresponding author: iEES-Paris / UPMC
Tours 44-45, 2^{ème} étage (218)
4, place Jussieu 75005 PARIS
t: +33.1.44.27.47.30 / f: +33.1.44.27.35.16
yann.dusza@upmc.fr

3.2.1 Abstract

1. Green roofs provide ecosystem services through evapotranspiration and nutrient cycling that depend, among others, on plant species, substrate type and substrate depth. However, no study has assessed thoroughly how interactions between these factors alter ecosystem functions and multifunctionality of green roofs.

2. We simulated some green roof conditions in a pot experiment. We planted 20 plant species from 10 genera and 5 families (Asteraceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Fabaceae, Poaceae) on two substrate types (natural vs. artificial) and two substrate depths (10 cm vs. 30 cm). As indicators of major ecosystem functions, we measured aboveground and belowground biomasses, foliar nitrogen and carbon content, foliar transpiration, substrate water retention and dissolved organic carbon and nitrate in leachates.

3. Interactions between substrate type and depth strongly affected ecosystem functions. Biomass production was increased in the artificial substrate and deeper substrates, as was water retention in most cases. In contrast, dissolved organic carbon leaching was higher in the artificial substrates. Except for the Fabaceae species, nitrate leaching was reduced in deep, natural soils. The highest transpiration rates were associated with natural soils.

4. All functions were modulated by plant families or species. Plant effects differed according to the observed function and the type and depth of the substrate. Fabaceae species grown on natural soils had the most noticeable patterns, allowing high biomass production and high water retention but also high nitrate leaching from deep pots.

5. No single combination of factors enhanced simultaneously all studied ecosystem functions, highlighting that soil-plant interactions induce trade-offs between ecosystem functions. Substrate type and depth interactions are major drivers for green roof multifunctionality.

Key-words

evapotranspiration, nitrogen and carbon cycles, soil-plant interactions, trade-offs, urban ecology, water retention, ecosystem services

3.2.2 Introduction

While urban areas accounted for 54% of the world population in 2014 (United Nations 2014), there is growing evidence that urban ecosystems are crucial to tackle environmental issues in cities. Recent studies have shown that urban forests, rivers, wetlands, cultivated lands, grassland parks and street greenery can provide multiple, scale-dependant, ecosystem services. In contrast, green roofs have received less attention so far (Luederitz *et al.* 2015). As urban constructed ecosystems, they are able to provide multiple ecosystem services, such as thermal regulation of buildings, urban heat island mitigation, runoff water mitigation, water and air quality improvement, carbon storage, sound proofing, and biodiversity support (Oberndorfer *et al.* 2007).

Green roof design is constrained by load capacities of buildings, in particular when the installation of green roofs is decided after building construction. This need for lightness has led to develop porous draining substrates based on light mineral components (Ondoño, Martínez-Sánchez & Moreno 2015) such as pozzolan, a light and porous volcanic material. Green roof typologies are therefore based on substrate weight and depth. "Extensive" green roofs have thin substrate layers (usually less than 15 cm), need little maintenance but only allow for a low number of species. "Intensive" green roofs have thicker substrates (usually above 15 cm), can require more maintenance but allow for a larger diversity of plant species. Whatever the green roof type, the above-described substrate characteristics, alongside with higher wind speed and sun exposure compared to ground (Cao, Tamura & Yoshida 2013), lead to frequent dry conditions for plants. Consequently, green roof vegetation is frequently based on drought resistant *Sedum* species that form the most widespread green roof systems when planted on shallow substrates (Vijayaraghavan 2016).

Ecosystem functions in combination provide ecosystem services. For example, maintaining the long term fertility of green roofs, avoiding the release of polluted water and storing carbon require closing nitrogen and carbon cycles. Similarly, evapotranspiration from green roofs participate to the mitigation of urban heat island effects. To date, studies of nutrients and water cycles in green roofs have mainly examined pre-existing *Sedum*-based extensive green roofs (Vijayaraghavan 2016), but little is known on the relative influence of substrate composition, substrate depth and plant species on the closing of carbon and nitrogen cycles, evapotranspiration and water retention.

Substrate composition has been found to affect water quality and it appears that more fertile substrates lead to higher carbon and nitrogen leaching rates (Vijayaraghavan, Joshi & Balasubramanian 2012; Beecham & Razzaghmanesh 2015). More specifically, increasing nitrogen fertilisation leads to more intense nitrate leaching (Emilsson *et al.* 2007; Clark & Zheng 2014), while higher nitrogen contents induce higher plant growth (Rowe, Getter & Durhman 2012; Clark & Zheng 2014; Kanechi *et al.* 2014). Substrate composition also affects the amount of retained water. In natural soils, water retention is driven by the pore size distribution (Ding *et al.* 2016). In contrast, green roof manufactured substrates (*e.g.*: pozzolan, expanded clay) are designed to be highly porous to reduce their mass/volume ratio. Therefore, water retention not only depends on the inter-particle pore size distribution, but also on intra-particle pore sizes (Graceson *et al.* 2013).

Deeper substrates tend to lead to better plant growth (VanWoert *et al.* 2005b; Thuring, Berghage & Beattie 2010; Nagase & Dunnett 2010). There is also evidence that increasing depth leads to higher water retention (Mentens, Raes & Hermy 2006; Buccola & Spolek 2010). However, the role of depth concerning water quality is less consistent. Seidl *et al.* (2013) observed that 16 cm depth substrates led to higher nitrate and dissolved organic carbon (DOC) leaching compared to 6 cm depth substrates. This study suggests that increasing substrate nitrogen and carbon content, through the increase of the total amount of substrate (mineral and organic matter), is likely to decrease water quality. In contrast, Retzlaff *et al.* (2008) and Razzaghmanesh, Beecham & Salemi (2016) did not report any difference in nitrate concentrations of leachates from green roof systems when comparing respectively 5/10 cm and 10/30 cm depths. Substrate depth could thus modulate the pollution of runoff water by other mechanisms. For instance, higher depths reduce water leaching, especially during low intensity rainfall events (Vijayaraghavan 2016), leading potentially to more nitrogen and carbon holding. Effects of substrate on evapotranspiration are strongly related to water retention and substrate moisture content (Lazzarin, Castellotti & Busato 2005; Coutts *et al.* 2013). Intriguingly, the direct impact of substrate depth and type on transpiration has never been assessed thoroughly, although it could influence plant transpiration efficiency through effects on water availability.

Little is known about the influence of plant species on green roof nutrient and water cycles. Lundholm, Tran & Gebert (2015), using a plant functional trait approach, showed that

higher plant biomass led to lower amounts of nitrate in soils, presumably because plants stored more nitrogen in their tissues. Because *Sedum* species are usually mat-forming, shallow-rooting plants, *Sedum*-based green roofs should release high nitrogen concentrations. However, previous comparisons between species did not show clear patterns. For example, green roof trays planted with *Lolium perenne* (Poaceae) exhibited a higher nitrate release compared to green roof trays planted with *Sedum hispanicum* (Beck, Johnson & Spolek 2011). In contrast, another study reported much higher nitrate concentrations in leachate from *Sedum kamtschaticum* green roof modules, comparable to bare substrate leachates, than from two other succulent species (Aitkenhead-Peterson *et al.* 2010). Nevertheless, all species increased the amount of released DOC when compared to a bare substrate. Plant species could also influence the water cycle. MacIvor & Lundholm (2011) found only weak differences of water retention between the bare substrate and the fifteen species (forbs, graminoids and creeping shrubs) they compared in monocultures, but a *Carex* species (Cyperaceae) and a *Danthonia* species (Poaceae) led to lower and higher levels of water retention, respectively. This suggests that plants might only play a marginal role on these processes compared to substrate, though Dunnett *et al.* (2008) and Nagase & Dunnett (2012) observed that water retention was enhanced by species having higher biomass and height. When comparing evapotranspiration between bare substrates and plants, there is evidence that plant species may enhance total evapotranspiration (Ouldboukhitine, Belarbi & Sailor 2014). Blanus *et al.* (2013) found that some large leaf herbaceous species can have higher stomatal conductances than *Sedum* species. However, to our knowledge, no author directly measured leaf transpiration in a green roof context.

Predicting the ecosystem services delivered by green roofs requires taking into account complex interactions between plant species, substrate type and substrate depth and developing a multifunctional approach. Lundholm (2015) developed a multifunctional index for an extensive green roof and assessed that the global performance (including water retention, thermal regulation, nutrient uptake and carbon sequestration) was enhanced by plant diversity. However, trade-offs between functions, and by extension services, may occur. For instance, high nutrient content is expected to favour biomass productivity, and in turn total transpiration, but is also expected to increase nutrient leaching. In natural ecosystems, multiple functions are studied simultaneously to assess trade-offs and synergies between ecosystem services and “disservices” (Butterfield & Suding 2013), but to date no study has focused on the influence of soil-plant interactions on trade-offs between multiple ecosystem

functions under green roof conditions.

This study aims to evaluate the respective influence of soil-plant interactions on some major ecosystem functions determining important ecosystem services, such as urban heat island mitigation and limitation of runoff pollution. A second aim of this work is to determine whether these interactions lead to trade-offs or synergies between ecosystem functions. This is an important step to provide general principles to design green roofs. We addressed these issues using a pot experiment under greenhouse conditions that allowed us to test 20 plant species, two substrate types and two substrate depths in a full factorial design. A pot experiment cannot strictly reproduce the conditions experienced by full size green roofs, but it represents the only realistic way to implement 2x2x20 treatments with the desired level of replication. Despite their small size, microcosms are indeed useful in understanding larger scale ecological processes (Benton *et al.* 2007) and pots with diameters as low as 100 or 110 mm have already been used to simulate green roof conditions (VanWoert *et al.* 2005b; Durhman, Rowe & Rugh 2006; Wolf & Lundholm 2008; Lu *et al.* 2015). We assessed the following functions: water retention, nitrogen and carbon storage in leaves, maximum leaf transpiration, aboveground and belowground biomass production, DOC and nitrate leaching. These functions are related to C, N, and H₂O cycling. They can thus be linked to ecosystem services such as runoff water quantity and quality, air quality and urban heat island mitigation. Based on this experiment, our aims were to answer the following questions: (i) Do substrate type and depth affect ecosystem functions? (ii) Do plant species modulate ecosystem functions? (iii) Do soil-plant interactions lead to trade-offs or synergies between ecosystem functions?

3.2.3 Material and methods

3.2.3.1 SOIL MATERIAL

Two substrate types were used. One was a commercial green roof substrate made of pozzolan and peat (i.D. Flore SP, Le Prieuré – Vegetal i.D., Moisy, France), thereafter named “artificial substrate”. The other was a natural sandy-loam soil taken from a temperate grassland site (CEREED-Ecotron Ile-de-France, Saint Pierre-lès-Nemours, France), thereafter named “natural soil”. The natural soil was sieved (<5mm) to remove roots, plant debris and stones and then homogenized. Substrate characteristics are summarized in Table 1.

3.2.3.2 PLANT MATERIAL

We used 20 plant species that were known to have already been used on green roofs, belonging to 10 genera and 5 families (2 genera per family, 2 species per genus). Species were all native to the Ile-de-France region (France) under subatlantic climate influence and were selected on their theoretical ability to perform well under dry conditions, based on their Ellenberg’s indicators (Hill *et al.* 1999). Species used were *Sedum album*, *Sedum acre*, *Hylotelephium telephium* and *Hylotelephium maximum* for Crassulaceae; *Achillea millefolium*, *Achillea tomentosa*, *Centaurea jacea* and *Centaurea scabiosa* for Asteraceae; *Cerastium alpinum*, *Cerastium tomentosum*, *Dianthus deltoides* and *Dianthus carthusianorum* for Caryophyllaceae; *Festuca filiformis*, *Festuca glauca*, *Koeleria glauca* and *Koeleria pyramidata* for Poaceae; *Lotus alpinus*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium fragiferum* and *Trifolium repens* for Fabaceae. *Hylotelephium telephium*, *Cerastium alpinum* and *Trifolium fragiferum* were removed from statistical analyses due to low germination rates.

3.2.3.3 EXPERIMENTAL DESIGN

PVC cylinders (125 mm diameter) having a height of 12 or 32 cm were used as pots. Bottoms were made of PVC plates, stuck with PVC glue and drilled with 5 equidistant holes (1 cm diameter) to allow for drainage. Pots were filled with 10 or 30 cm of substrate, thereafter named “shallow” or “deep” treatments. Sixteen seeds were sown directly into pots on July 17, 2013 and thinned to only 4 plants per pot 2 weeks after germination. Five replicates were set up for each treatment combination making a total of 400 pots: 20 species x 2 substrate depths x 2 substrate types x 5 replicates. Pots were randomly placed in a greenhouse (CEREED-Ecotron Ile-de-France, Saint Pierre-lès-Nemours, France). To avoid

shadowing effects from 30 cm depth pots, 10 cm depth pots were raised at the same level. Photoperiod was set at 15 hours a day with natural light and sodium lamps when natural light dropped under $200 \text{ W m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Air temperature followed daily outside variations, but was maintained between 15°C and 34°C. Plants were watered by hand directly onto the soil surface every two days with 200 ml of tap water.

3.2.3.4 LEAF TRANSPIRATION

We used a portable infra-red gas analyser Li-6400XT (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) equipped with a CO₂ mixer (6400-01) and a chamber with an internal red/blue LED light source (LI-6400-02B) to measure maximum transpiration rates 5 months after plantation. For each treatment, measurements were performed on 4 replicates, on 1 leaf per pot left attached on the plant. The selected leaves exhibited the same light exposure and a similar size for each species. The whole measurement session lasted 4 weeks. To reduce time effects, a replicate of each treatment was measured each week. Time effects were tested with mixed effect models but were not significant. Transpiration was measured at $1200 \mu\text{mol photons cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ under 400 ppm CO₂, and leaf temperatures were kept at 24 °C. Leaves were allowed to stabilize inside the measurement chamber for 2 to 4 minutes before each record. During the whole experiment, relative humidity was kept between 55 and 60 %.

Leaves smaller than the 6 cm^2 chamber surface were excised after measurement. For particularly narrow leaves (*e.g.* Poaceae), 5 to 10 leaves were placed inside the chamber. Transpiration being expressed as $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, the leaves were photographed and their area determined using Image J software (Schneider, Rasband & Eliceiri 2012). To avoid high hydric stress of leaves, measurements were made only if soil moisture content in pots (ThetaProbe soil moisture sensor, Delta-T devices, Cambridge, England) exceeded $0.1 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$.

3.2.3.5 RUNOFF WATER QUANTITY AND QUALITY

Water runoff quantity and quality were assessed through simulated rain events 6 months after plantation. Pots were slowly manually watered with 150 ml every 10 minutes, directly onto the substrate to avoid confusing effect of foliage interception, 6 times during one hour. They consequently received 900 ml in total, corresponding to an intense, though common for the Ile-de-France region, 18.3 mm h^{-1} rain event. Soil moisture content was measured on the first 10 cm of substrate before watering (ThetaProbe soil moisture sensor, Delta-T devices,

Cambridge, England). Pots were placed on recipients filled with PEHD-freezer bags. Once water stopped running-off, bags were weighted. Water retention was expressed as the percentage of incoming water that did not run-off. Runoff water was then homogenised and filtered (GF/F Whatman, Thermo Fisher Scientific, San Jose, California, USA). To measure (DOC) concentrations, 35 ml were collected and fixed with 35 μ l orthophosphoric acid (85%). For nitrate (NO_3^-) concentrations, samples were directly placed in -20°C freezer after filtration. DOC was measured with a total organic carbon analyser (TOC-VCSH, Shimadzu, Kyoto, Japan). Nitrate were measured by high performance liquid chromatography (ICS-3000, Dionex, Sunnyvale, California, USA) equipped with an AS15 anion exchange column.

3.2.3.6 BIOMASS AND LEAF TOTAL CARBON/NITROGEN CONTENT

Seven months after plantation, plants were unpotted. Roots were recovered after water-sieving. Roots and shoots were separately dried at 80°C during 2 days and weighted. Dry leaves of each pot were mixed and crushed for carbon and nitrogen analysis using a CHN elementary analyser (Thermo Finnigan Flash EA1112, Thermo Fisher Scientific, San Jose, California, USA). C/N ratios were calculated to evaluate how substrate type and substrate depth affect the availability of nitrogen and plant capacities to store carbon and nitrogen, which are related to important functions and services such as air and water quality.

3.2.3.7 STATISTICAL ANALYSES

Data analyses were performed using the R statistical software (version 3.2.2; R Core Team, 2015) with the significance level set at 5%. For biomasses, leaf carbon and nitrogen, water quality and retention, linear mixed-effects models were fitted to all measures testing the effect of substrate type, substrate depth and family (*nlme* package; Pinheiro *et al.* 2015). Genera and species were considered as nested random factors. Non-normal data were transformed with log or cubic square roots when necessary. We used the *r.squaredGLMM* function (*MuMIn* package; Bartoń 2015) to calculate marginal and conditional R^2 values and to obtain the part of variance explained by both fixed and random effects (Nakagawa & Schielzeth 2013). Such models with families as fixed effects did not fit well for maximum transpiration ($R^2_m=26\%$). We therefore used linear mixed-effects models with substrate depth, substrate type and plant species as fixed effects. Family and genera were considered as random effects.

Pairwise comparisons were calculated from these different models using the Tukey-Kramer method (*lsmeans* package; Lenth 2015). For biomasses, leaf carbon, water retention, DOC and nitrate in leachates, comparisons were performed between substrate treatments within each family, and between families within each substrate treatment. For transpiration, comparisons were calculated between plant species within substrate types, and between substrate types within each species.

Green roof multifunctionality and interactions between ecosystem functions were analysed by Principal Component Analysis (PCA) and Between-Class Analysis which can be seen as an exploratory generalisation of the one-way analysis of variance (*ade4* package; Dray & Dufour 2007). Tests for between-treatments differences were calculated from a Monte-Carlo test (10000 replicates) on Between-Class Analysis.

3.2.4 Results

3.2.4.1 BIOMASS PRODUCTION

Below, above and total biomasses were significantly affected by substrate depth and type, but only above and total biomasses showed significant differences between plant families (Table 2). Nonetheless, fixed factors explained 77 % of variations for aboveground biomass, but only 36 % for belowground biomass. For each family and each substrate type, plants grown on deep substrate exhibited higher aboveground biomasses (Fig. 1) with more marked effects when growing on natural soil. On natural soil, biomasses from deep pots were 2 (Crassulaceae) to 3 times (Asteraceae) higher than from shallow pots, whereas biomasses from deep artificial pots were 1.4 (Fabaceae) to 1.9 times (Caryophyllaceae) higher than from shallow artificial pots. Depth effects were less obvious concerning root biomasses, without significant increase for Crassulaceae. Caryophyllaceae and Fabaceae showed an increase with depth only on natural soil whereas only Asteraceae and Poaceae exhibited increases on both substrates.

Artificial substrates led to higher aboveground biomasses, about 2 times for Caryophyllaceae, Crassulaceae and Poaceae, than natural soil for each depth, except for Fabaceae and Asteraceae grown on deep pots. This substrate type effect was more pronounced for shallow depths with increases of 2.5 times (Caryophyllaceae, Crassulaceae, Asteraceae) to almost 3.5 times (Poaceae), though Fabaceae exhibited only an increase of about 1.5 times. For shallow depths, except Fabaceae, all families showed 2 times (Caryophyllaceae) to almost 4 times (Poaceae) higher belowground biomasses on artificial substrate compared to natural soil. These differences in belowground biomasses between both substrates were similar but weaker for deep pots, from 1.2 times (Caryophyllaceae) to 2.8 times higher (Crassulaceae).

Within each substrate treatment, few differences between families were detected. Aboveground biomasses of Fabaceae species were 2 to 3 times higher on natural soils than the other families, but were higher than only Asteraceae species on artificial substrates. No significant difference was found for belowground biomasses between families.

3.2.4.2 WATER RETENTION

A significant negative relationship was found between substrate moisture content and water retention for each depth (Fig. S3). Water retention was significantly affected by

substrate depth, substrate type and plant family (Table 2). For each substrate type, increasing depth increased the amount of retained water. Differences were always significant for the artificial substrate, but highly variable, from 1.2 times (Fabaceae) to 2.2 times (Crassulaceae) higher for deep artificial substrate treatments than shallow artificial substrate treatments. For the natural soil, differences were only significant with Asteraceae and Fabaceae (Fig. 2). Interestingly, Fabaceae pots exhibited the lowest increase of water retention with increasing depth for the artificial substrate, but the highest increase (more than 3 times) for the natural soil, even more than the Asteraceae pots.

Substrate type effects were strongly dependent on plant family. For shallow depths, only Asteraceae, Poaceae and Fabaceae exhibited higher significant water retention on artificial substrates, with an increase of about 1.5 times. For deep pots, when planted with Caryophyllaceae and Poaceae, the artificial substrate retained about 1.7 times and 1.4 times more water respectively than the deep natural soil. On the contrary, Fabaceae grown in deep natural soil retained twice as much water as the deep artificial substrate.

Considering comparisons between families within each substrate treatment, Fabaceae exhibited at least a doubling of water retention as compared to the other families in deep natural soil, but showed for both shallow treatments a retention that was only higher than the Crassulaceae. No significant difference was observed on the deep artificial substrate.

3.2.4.3 DISSOLVED ORGANIC CARBON CONCENTRATIONS

DOC concentrations of leachates were always significantly higher for artificial substrates than for natural soils (Table 2; Fig. 3). On shallow substrates, the increases were of around 7-9 times for all families, except for Fabaceae (only 2 times). On deep substrates, differences were less pronounced: close to 2 times for Fabaceae and Poaceae, and up to 3 times for Asteraceae species (Fig. 3).

Depth effects on DOC concentrations were substrate and family dependent. DOC concentrations were 3 times higher in deep than in shallow natural soils, except for Fabaceae. In contrast, DOC concentrations in the artificial substrate were about 1.3 times higher for shallow compared to deep pots for Fabaceae and Poaceae, while no significant difference between depths was observed for Crassulaceae, Asteraceae and Caryophyllaceae.

Considering plant family effects within each substrate treatment, Fabaceae showed at least a doubling of DOC concentrations for shallow natural soils as compared to other families (though significance was not achieved with Caryophyllaceae). On the contrary,

Fabaceae showed lower DOC concentrations in the deep artificial substrate, whereas the highest concentration was found for Crassulaceae. No difference between families was found for deep natural soil and shallow artificial substrate.

3.2.4.4 NITRATE CONCENTRATIONS

Nitrate concentrations in leachates were influenced by substrate depth, substrate type and plant family (Table 2). All families except Fabaceae exhibited the lowest values on deep natural soil (Fig. 4). No difference was found between other substrate treatments except for Poaceae. In this case, deep artificial substrates led to higher values than both shallow treatments. Fabaceae exhibited a very different pattern, with no difference between all the four treatments.

The analysis of plant family effects within substrate treatment showed no difference for nitrate on shallow natural soils, but Fabaceae exhibited 2 to 8 times higher concentrations on deep natural soils than other families (Fig. 4). For both depths of artificial substrates, Fabaceae showed higher nitrate concentrations than Caryophyllaceae.

3.2.4.5 LEAF TRANSPIRATION

Transpiration was impacted by substrate type and plant species (Table 2). Transpiration rates were higher on natural soil for *Festuca filiformis*, *Koeleria glauca*, *Centaurea scabiosa* and *Dianthus carthusianorum* (see Fig. S1 in Supporting Information).

Looking now at the plant species effect within each substrate treatment, transpiration rates differed between plant species grown on natural soil (see Fig. S1; *Dianthus deltoides*, *Sedum acre* < *Festuca filiformis*, *Festuca glauca*, *Koeleria glauca*, *Koeleria pyramidata*, *Achillea tomentosa*). Similarly, few differences between species were found on the artificial substrate (*Dianthus Carthusianorum*, *Dianthus deltoides*, *Sedum acre*, *Lotus alpinus*, *Achillea millefolium* < *Koeleria pyramidata* and *Achillea tomentosa*).

3.2.4.6 FOLIAR CARBON AND NITROGEN

Substrate depth and plant family significantly affected the leaf C/N ratio (Table 2). Depth effects were found only for artificial substrates and for three families (Crassulaceae, Caryophyllaceae and Poaceae) with values about 1.2 to 1.3 times higher for shallow depths (Fig. S2). The patterns for total nitrogen were similar to C/N ratio but no difference was

found for total foliar carbon except a slightly smaller value for Crassulaceae for shallow natural soil than for the other substrate treatments.

Considering plant family effects within each substrate treatment, Fabaceae always exhibited the lowest leaf C/N ratios (below 0.2, when other families were at least at 0.3; Fig. S2). No difference was found between the 4 other families on both deep substrates. The shallow treatments induced similar patterns regardless of the type of substrate, Poaceae exhibiting 1.5 times higher ratios than Asteraceae and Caryophyllaceae.

Aboveground nitrogen stocks were estimated from species biomass values and respective foliar N content. They followed the same pattern as biomasses: relatively less nitrogen was stocked in aboveground biomass for deeper substrates than for shallow ones (data not shown).

3.2.4.7 INTERACTIONS BETWEEN FUNCTIONS

Principal Component Analysis indicated that nitrate leaching and leaf nitrogen were strongly correlated (Fig. 5). DOC/NO₃⁻ concentrations in leachates and retention tended to increase with biomass. Between-Class Analysis revealed that the 4 different substrate treatments (substrate type x substrate depth) were at different positions in the PCA space (p-value <0.0001, representing 24.3% of the total inertia). In order to synthesize visually our results, a heat map of the relative performance of each plant species / substrate type / substrate depth association for each studied function is shown in Fig. 6.

3.2.5 Discussion

3.2.5.1 GREEN ROOF ECOSYSTEM FUNCTIONS ARE THE RESULTS OF SUBSTRATE TYPE/DEPTH INTERACTIONS

Biomass production

Our results are consistent with several studies that showed a positive effect of increasing depth on plant biomass (Durhman *et al.* 2007; Dunnett, Nagase & Hallam 2008; Thuring, Berghage & Beattie 2010; Lu *et al.* 2015). Although we simulated dry environmental conditions, water was regularly provided. Therefore the higher biomass on deep substrates is more likely due to a higher nutrient content rather than higher water content as increasing nitrogen availability has been shown to increase biomass (Rowe, Getter & Durhman 2012; Clark & Zheng 2014; Kanechi *et al.* 2014). This is consistent with the fact that in our study, the deep artificial substrate pots that had the highest nitrogen content (the artificial substrate contained 7 times as much nitrogen as the natural soil) led to the highest biomasses. Besides, increasing depth had stronger effects on natural soils and differences between both substrates were stronger with shallow substrates, suggesting that growth does not increase linearly with the amount of nutrients. These effects were less pronounced for belowground biomasses, suggesting that our species allocated more resources to aboveground structures when more nutrients were available. Interestingly, with the exception of Poaceae species, deep natural soil led to the same biomasses as shallow artificial substrate. This might be due to their fasciculate root system that, compared to tap-roots of other species, might have allowed a better exploration of substrate across its whole depth.

Water retention

It has been shown that water retention increases with drier substrates (Bliss, Neufeld & Ries 2009; Stovin, Vesuviano & Kasmin 2012). This is consistent with our results, as we found a negative relationship between moisture content and retention for each depth (Fig. S3). Multiplying substrate depth by 3 should have multiplied the number of pores by 3, although retention was 3 times higher only for Fabaceae and Asteraceae species on natural soil. For all other treatments, the retention capacity of a unit of substrate (total retention divided by the volume of substrate) was higher for shallow depths, suggesting that pore water content was higher before rain simulation for higher depths probably because shallow soils dried out faster. Overall, if positive effects of depth are usually found in literature (Mentens, Raes &

Hermý 2006), the size of this effect highly differs between authors and substrate depths. VanWoert et al. (2005a) observed a slight increase of 3 % of water retention when increasing depth from 2.5 to 4 cm for a 2% slope roof, while Buccola & Spolek (2010) found an increase of 36 % from 5 to 14 cm. Besides, the size and intensity of rain events strongly influence water retention (Carter & Rasmussen 2006), suggesting that the effects of substrate depth on water retention are likely to depend on the strength of the rain event.

Dissolved organic carbon leaching mitigation

In all conditions, artificial substrate led to higher carbon concentrations in the leachates than natural soil, highlighting the strong initial differences in carbon content between the two substrates and suggesting weaker associations between mineral and organic matter in the artificial substrate. Studies focusing on DOC leaching from artificial substrates report high but variable concentrations. Berndtsson, Bengtsson & Jinno (2009) found 12 mg L⁻¹ DOC for an extensive green roof in Sweden (3 cm, crushed lava), but 40 mg L⁻¹ for an intensive green roof in Japan (40 cm, perlite). Aitkenhead-Peterson *et al.* (2010) and Beck, Johnson & Spolek (2011) found concentrations of 40 and 75 mg L⁻¹ of DOC, respectively, in leachates from 11 cm depth green roofs. Our results for the artificial substrate are within the same range. Effects of substrate depth were less obvious. Whereas multiplying depth by 3 in natural soil led to a 3 times increase of DOC leachate concentrations, with the exception of Fabaceae species, increasing depth of the artificial substrate led either to smaller values, or did not induce significant differences. A sufficient time of contact between sorbed DOC and water flow is necessary to allow for leaching (McTiernan *et al.* 2001). Water flow through the artificial substrate was rapid because of its high macro-porosity (Fig. S4). Consequently, each unit of substrate could have less contact with water in the deep substrate. On the contrary, the natural sandy-loam texture substrate was likely to retain water longer because of smaller pores, allowing the deep treatment to leach proportionally as much DOC as the shallow substrate. Alternatively, shallow substrates were more likely to dry, thus producing more DOC because of higher rate of microbial lysis (Lundquist, Jackson & Scow 1999).

Nitrate leaching mitigation

According to the literature, reported nitrate concentrations in leachates are highly variable and primarily depend upon the initial nitrogen quantity (Emilsson *et al.* 2007). Beecham & Razzaghmanesh (2015) compared different substrates and depths. A 30 cm substrate based on scoria led to 1.75 mg L⁻¹ of nitrate in leachates, while the same substrate

enriched with organic matter led to 10 mg L⁻¹ of nitrate. However, similarly to our results for the artificial substrate and using the same substrate depths, they did not find depth effect. For other authors, increasing depth has been shown to either increase nitrate concentrations (Seidl *et al.* 2013) or to have no effect (Retzlaff *et al.* 2008). The very low nitrate concentration we observed in leachates from deep natural soils was an intriguing result. The relatively lower storage of nitrogen in aboveground biomass for higher depth substrates compared to shallow depth suggests that nutrients were no longer limiting factors in deep substrates, leading to less nitrate uptake by unit of substrate volume. Similarly, root density (biomass of root per unit of substrate volume) was higher for shallow than for deep artificial substrate, suggesting a possible higher mineral nutrition per unit of soil volume in shallow substrates. A higher initial nitrogen stock and a weaker relative nitrate uptake on deep soils should have allowed more nitrate leaching, but this was not the case.

We measured ammonia along with nitrate, but we could not analyse these data due to high numbers of samples under detection limit. Nonetheless, ammonia was only detectable in samples from deep natural soil, whose nitrate concentrations were the lowest, suggesting that nitrification occurred at reduced rate in this treatment. This could be due to a lower rate of water loss during the whole experiment, deeper layers experiencing less aerobic conditions thus limiting nitrification (Emilsson *et al.* 2007), while increasing denitrification rates.

Foliar transpiration

In our experiment, effects of the substrate type were not due to the immediate water status of substrates, as no difference in soil moisture content was found. The higher leaf transpiration rate on natural soil might be linked to smaller biomasses and thus leaf area index, inducing a smaller total water consumption and more available water for each leaf (Albert *et al.* 2012). Alternatively, the drier conditions induced by the artificial, draining substrate might have led to drought adaptations strategies, such as reduced stomatal densities (Yoo *et al.* 2010).

3.2.5.2 MODULATING GREEN ROOF FUNCTIONS THROUGH PLANT FAMILIES AND SPECIES

Except for transpiration, we chose to group plant species and genera to analyse the effect of families. Hence it was not possible to test the effects of species or genus. The lack of family effect concerning biomass was likely to be due to low homogeneity within families. For instance, although the Crassulaceae species showed many similarities (succulent,

shallow-rooting), *Hylotelephium* species formed high epigeous structures, whereas *Sedum* species were mat-forming. Besides, the use of pots might have result in some edge effects, especially concerning belowground biomass. Some shallow-rooting species such as Crassulaceae species may have been less impacted by such effects than deep-rooting species such as Asteraceae species. Overall, we found that Fabaceae species have an interesting potential for green roofs. Fabaceae grown on natural soils showed higher aerial biomasses than other families, reflecting their ability to fix nitrogen as leguminous species on poor medium. On deep natural soils, Fabaceae led to 2 to 3 times higher water retention and nitrate leaching than other plants, suggesting a faster drying of substrate and high nitrification induced by these aerobic conditions, this family also led to higher DOC concentrations, maybe due to higher production of exudates. To date, green roof substrate microbial communities have not received much attention, though both their structure and functioning might be affected by green roof conditions (Ondoño, Bastida & Moreno 2014). We showed with the principal component analyses that higher biomasses were associated with more water retention. This is consistent with the findings of Nagase & Dunnett (2012) and Lundholm, Tran & Gebert (2015) who found that higher plants were associated with higher retention rates. In particular, under the deep natural soil conditions, Fabaceae species may have experienced a higher water requirement to sustain the higher biomass.

Few significant differences were observed between species for leaf transpiration. On natural soil, the lowest transpiration rate was found for two species having a low growth form (*Sedum acre*, *Dianthus deltoides*), as it had been observed in natural ecosystems (Körner, Scheel & Bauer 1979). Farrell *et al.* (2013) estimated total transpiration by comparing the weights of bare pots and pots planted with various species. Though technically the loss of water due to plants cannot fully be attributed to transpiration, as plants may have opposing effects on evaporation and transpiration (Lundholm *et al.* 2010), these authors showed that plant species had strong and varied effects on total water loss. In the future, combining such an approach with detailed foliar gaseous exchanges and under various substrate moisture contents would be useful to understand trade-offs between evaporation and transpiration and how plant species affect the resulting ecosystem services (mainly thermal and water regulation). Finally, few differences were found between species concerning foliar and nitrogen content, except for Fabaceae species, whose high N content was due to its capacities to fix nitrogen.

3.2.5.3 TRADE-OFFS BETWEEN ECOSYSTEM FUNCTIONS

Lundholm (2015) showed that various monocultures or mixture treatments were associated with different levels of functions (mainly substrate temperature reduction and water retention). This is consistent with our results summarized in Fig. 6 that show that all functions cannot be maximized simultaneously, thus suggesting that trade-offs are likely to occur between different ecosystem services on green roofs as a result of soil-plant interactions, as it is already documented for natural ecosystems (Butterfield & Suding 2013). For instance, if urban heat island mitigation is an important aim, high transpiration species such as *Koeleria pyramidata* on deep substrates are to be preferred due to high biomass and high soil water retention capacities thus leading to higher evapotranspiration. If water retention during rainstorm events is to be promoted, then species with denser root systems such as Fabaceae species on deep natural soil are likely to be more efficient. On the contrary, limiting nitrate pollution implies using the same soil treatment, without Fabaceae species, while DOC pollution is to be mitigated with shallow natural soils.

Research under real green roof conditions is required to test the robustness of our findings on the impact of soil-plant interactions on trade-offs between ecosystem services. For instance, biomass, foliar transpiration, vegetation cover, leaf area index and water retention need to be jointly taken into account to predict evapotranspiration which, depending on environmental conditions, influences urban heat island mitigation. Our experiment was short-term, but long-term evolution of green roofs is also a key issue. For example, high nutrient leaching after the installation of a green roof might lead to impoverished substrates after a few years thus altering the provision of ecosystem services.

Finally, our substrates had various bulk densities and the heaviest (deep natural soil), which was often associated with the most efficient treatments, might not be applicable on many existing buildings. Though shallow depths can also induce high function levels, they might nonetheless lead to plant stress and reduced efficiency under prolonged drought on roofs (Van Mechelen, Dutoit & Hermy 2015), thus requiring some watering to maintain multifunctionality. This is particularly true for the artificial substrate that had the highest maximum retention, but dried faster (Fig. S4).

Taken together, our results suggest that the provision of ecosystem services by green roofs may result from complex interactions between substrate type, substrate depth and plant species, and that these interactions likely lead to trade-offs between services. Though green roofs have been initially installed on existing buildings, the development of environmental

policies in cities will lead to the emergence of new green buildings. More multifunctional green roofs should emerge if multifunctionality is addressed during the conception stage, allowing a wider variety of substrate types, substrate depths and plant species.

Acknowledgements

We thank David Carmignac, Amandine Hansart, Stéphane Loisel, Jacques Mériguet, Nicolas Delpierre and Emma Rochelle-Newall for their help during field and laboratory work. We are grateful to all the members of the CEREEP Ecotron Ile-de-France. We thank the Mission Economie de la Biodiversité of CDC-Biodiversité (Caisse des Dépôts et Consignations group) and the Paris City Council for funding.

3.2.6 References

- Aitkenhead-Peterson, J.A., Dvorak, B.D., Volder, A. & Stanley, N.C. (2010) Chemistry of growth medium and leachate from green roof systems in south-central Texas. *Urban Ecosystems*, **14**, 17–33.
- Albert, K.R., Kongstad, J., Schmidt, I.K., Ro-Poulsen, H., Mikkelsen, T.N., Michelsen, A., van der Linden, L. & Beier, C. (2012) Temperate heath plant response to dry conditions depends on growth strategy and less on physiology. *Acta Oecologica*, **45**, 79–87.
- Bartoń, K. (2015). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.1.
- Beck, D.A., Johnson, G.R. & Spolek, G.A. (2011) Amending greenroof soil with biochar to affect runoff water quantity and quality. *Environmental Pollution*, **159**, 2111–2118.
- Beecham, S. & Razzaghmanesh, M. (2015) Water quality and quantity investigation of green roofs in a dry climate. *Water Research*, **70**, 370–384.
- Benton, T.G., Solan, M., Travis, J.M.J. & Sait, S.M. (2007) Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 516–521.
- Berndtsson, J.C., Bengtsson, L. & Jinno, K. (2009) Runoff water quality from intensive and extensive vegetated roofs. *Ecological Engineering*, **35**, 369–380.
- Blanusa, T., Vaz Monteiro, M.M., Fantozzi, F., Vysini, E., Li, Y. & Cameron, R.W.F. (2013) Alternatives to Sedum on green roofs: Can broad leaf perennial plants offer better ‘cooling service’? *Building and Environment*, **59**, 99–106.
- Bliss, D.J., Neufeld, R.D. & Ries, R.J. (2009) Storm water runoff mitigation using a green roof. *Environmental Engineering Science*, **26**, 407–418.

- Buccola, N. & Spolek, G. (2010) A pilot-scale evaluation of greenroof runoff retention, detention, and quality. *Water, Air, & Soil Pollution*, **216**, 83–92.
- Butterfield, B.J. & Suding, K.N. (2013) Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology*, **101**, 9–17.
- Cao, J., Tamura, Y. & Yoshida, A. (2013) Wind tunnel investigation of wind loads on rooftop model modules for green roofing systems. *Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics*, **118**, 20–34.
- Carter, T.L. & Rasmussen, T.C. (2006) Hydrologic behavior of vegetated roofs. *Journal of the American Water Resources Association*, **42**, 1261–1274.
- Clark, M.J. & Zheng, Y. (2014) Fertilizer rate influences production scheduling of sedum-vegetated green roof mats. *Ecological Engineering*, **71**, 644–650.
- Coutts, A.M., Daly, E., Beringer, J. & Tapper, N.J. (2013) Assessing practical measures to reduce urban heat: Green and cool roofs. *Building and Environment*, **70**, 266–276.
- Ding, D., Zhao, Y., Feng, H., Peng, X. & Si, B. (2016) Using the double-exponential water retention equation to determine how soil pore-size distribution is linked to soil texture. *Soil and Tillage Research*, **156**, 119–130.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dunnett, N., Nagase, A., Booth, R. & Grime, P. (2008) Influence of vegetation composition on runoff in two simulated green roof experiments. *Urban Ecosystems*, **11**, 385–398.
- Dunnett, N., Nagase, A. & Hallam, A. (2008) The dynamics of planted and colonising species on a green roof over six growing seasons 2001 – 2006: influence of substrate depth. *Urban Ecosystems*, **11**, 373–384.
- Durhman, A.K., Rowe, D.B., Building, S., Lansing, E. & Rugh, C.L. (2007) Effect of substrate depth on initial growth, coverage, and survival of 25 succulent green roof plant taxa. *HortScience*, **42**, 588–595.
- Emilsson, T., Czemielerndtsson, J., Mattsson, J. & Rolf, K. (2007) Effect of using conventional and controlled release fertiliser on nutrient runoff from various vegetated roof systems. *Ecological Engineering*, **29**, 260–271.

- Farrell, C., Szota, C., Williams, N.S.G. & Arndt, S.K. (2013) High water users can be drought tolerant: Using physiological traits for green roof plant selection. *Plant and Soil*, **372**, 177–193.
- Graceson, A., Hare, M., Monaghan, J. & Hall, N. (2013) The water retention capabilities of growing media for green roofs. *Ecological Engineering*, **61**, 328–334.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B. & Bunce, R.G.H. (1999) Ellenberg's indicator values for British plants. *ECOFAC Volume 2 Technical Annex*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, 46pp.
- Kanechi, M., Fujiwara, S., Shintani, N., Suzuki, T. & Uno, Y. (2014) Performance of herbaceous *Evolvulus pilosus* on urban green roof in relation to substrate and irrigation. *Urban Forestry & Urban Greening*, **13**, 184–191.
- Körner, C.H., Scheel, J.A. & Bauer, H. (1979) Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, **13**, 45–82.
- Lazzarin, R., Castellotti, F. & Busato, F. (2005) Experimental measurements and numerical modelling of a green roof. *Energy and Buildings*, **37**, 1260–1267.
- Lenth, R. (2015) lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.20-23.
- Lu, J., Yuan, J., Yang, J., Chen, A. & Yang, Z. (2015) Effect of substrate depth on initial growth and drought tolerance of *Sedum lineare* in extensive green roof system. *Ecological Engineering*, **74**, 408–414.
- Luederitz, C., Brink, E., Gralla, F., Hermelingmeier, V., Meyer, M., Niven, L., Panzer, L., Lundholm, J.T. (2015) Green roof plant species diversity improves ecosystem multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 726–734.
- Lundholm, J., MacIvor, J.S., MacDougall, Z. & Ranalli, M. (2010) Plant species and functional group combinations affect green roof ecosystem functions. *PLoS ONE*, **5**(3): e9677.
- Lundholm, J., Tran, S. & Gebert, L. (2015) Plant functional traits predict green roof ecosystem services. *Environmental Science and Technology*, **49**, 2366–2374.
- Lundquist, E.J., Jackson, L.E. & Scow, K.M. (1999) Wet-dry cycles affect dissolved organic carbon in two California agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 1031–1038.

- MacIvor, J.S. & Lundholm, J. (2011) Performance evaluation of native plants suited to extensive green roof conditions in a maritime climate. *Ecological Engineering*, **37**, 407–417.
- McTiernan, K.B., Jarvis, S.C., Scholefield, D. & Hayes, M.H.B. (2001) Dissolved organic carbon losses from grazed grasslands under different management regimes. *Water Research*, **35**, 2565–2569.
- Mentens, J., Raes, D. & Hermy, M. (2006) Green roofs as a tool for solving the rainwater runoff problem in the urbanized 21st century? *Landscape and Urban Planning*, **77**, 217–226.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (2010) Drought tolerance in different vegetation types for extensive green roofs: Effects of watering and diversity. *Landscape and Urban Planning*, **97**, 318–327.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (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**, 356–363.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R.R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K.K.Y. & Rowe, B. (2007) Green roofs as urban ecosystems: Ecological structures, functions, and services. *BioScience*, **57**, 823–833.
- Ondoño, S., Bastida, F. & Moreno, J.L. (2014) Microbiological and biochemical properties of artificial substrates: A preliminary study of its application as Technosols or as a basis in Green Roof Systems. *Ecological Engineering*, **70**, 189–199.
- Ondoño, S., Martínez-Sánchez, J.J. & Moreno, J.L. (2016) The composition and depth of green roof substrates affect the growth of *Silene vulgaris* and *Lagurus ovatus* species and the C and N sequestration under two irrigation conditions. *Journal of Environmental Management*, **166**, 330–340.
- Ouldboukhitine, S.-E., Belarbi, R. & Sailor, D.J. (2014) Experimental and numerical investigation of urban street canyons to evaluate the impact of green roof inside and outside buildings. *Applied Energy*, **114**, 273–282.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models R package version 3. 1–122.
- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Razzaghmanesh, M., Beecham, S. & Salemi, T. (2016) The role of green roofs in mitigating Urban Heat Island effects in the metropolitan area of Adelaide, South Australia. *Urban Forestry & Urban Greening*, **15**, 89–102.
- Retzlaff, W., Ebbs, S., Alsup, S., Morgan, S., Woods, E., Jost, V. & Luckett, K. (2008) What is that running off my green roof? *Conference Proceedings of the Sixth Annual Greening Rooftops for Sustainable Communities Conference Awards and Trade Show. Baltimore, MD, April 30 – May 2*.
- Rowe, D.B., Getter, K.L. & Durhman, A.K. (2012) Effect of green roof media depth on Crassulacean plant succession over seven years. *Landscape and Urban Planning*, **104**, 310–319.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671–675.
- Seidl, M., Gromaire, M.-C., Saad, M. & De Gouvello, B. (2013) Effect of substrate depth and rain-event history on the pollutant abatement of green roofs. *Environmental Pollution*, **183**, 195–203.
- Stovin, V., Vesuviano, G. & Kasmin, H. (2012) The hydrological performance of a green roof test bed under UK climatic conditions. *Journal of Hydrology*, **414–415**, 148–161.
- Thuring, C.E., Berghage, R.D. & Beattie, D.J. (2010) Green roof plant responses to different substrate types and depths under various drought conditions. *HortTechnology*, **20**, 395–401.
- United Nations Population Division, Population Estimates and Projections Section. (2014) World urbanization prospects: The 2012 Revision [database online]. Updated April 2014. Available at: <http://esa.un.org/wpp/>.
- Van Mechelen, C., Dutoit, T. & Hermy, M. (2015) Adapting green roof irrigation practices for a sustainable future: A review. *Sustainable Cities and Society*, **19**, 74–90.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J. a, Rugh, C.L., Fernandez, R.T. & Xiao, L. (2005a) Green roof stormwater retention: effects of roof surface, slope, and media depth. *Journal of environmental quality*, **34**, 1036–1044.

- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J.A., Rugh, C.L. & Xiao, L. (2005b) Watering regime and green roof substrate design affect Sedum plant growth. *HortScience*, **40**, 659–664.
- Vijayaraghavan, K. (2016) Green roofs: A critical review on the role of components, benefits, limitations and trends. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, **57**, 740–752.
- Vijayaraghavan, K., Joshi, U.M. & Balasubramanian, R. (2012) A field study to evaluate runoff quality from green roofs. *Water Research*, **46**, 1337–1345.
- Wolf, D. & Lundholm, J. (2008) Water uptake in green roof microcosms: Effects of plant species and water availability. *Ecological Engineering*, **33**, 179–186.
- Yoo, C.Y., Pence, H.E., Jin, J.B., Miura, K., Gosney, M.J., Hasegawa, P.M. & Mickelbart, M. V. (2010) The Arabidopsis GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1. *The Plant Cell*, **22**, 4128–4141.

Table 1. Substrates characteristics (mean $\pm$ SE)

Soil characteristics	Natural soil	Artificial substrate
Type	Sandy-loam	Pozzolan-peat
Dry bulk density (kg.m ⁻³)	1.6 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.02
Saturated bulk density (kg.m ⁻³)	2.1 $\pm$ 0.03	1.5 $\pm$ 0.03
Water retention (% of dry soil)	33 $\pm$ 2.13	41 $\pm$ 2.99
C content (g.kg ⁻¹)	9.71 $\pm$ 0.26	51.14 $\pm$ 0.39
N content (g.kg ⁻¹)	0.74 $\pm$ 0.03	4.97 $\pm$ 0.04
pH	7.7 $\pm$ 0.09	7.4 $\pm$ 0.18

Table 2. Squared-R, degrees of freedom, F-values and significance for ANOVAs performed on fitted models. D stands for depth, S for substrate type, F for family and Sp for species. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’

Measures	Model		ANOVA degrees of freedom/F-values/significance							
	R ² m	R ² c		Depth	Substrate	Family	D*S	D*F	S*F	D*S*F
Aboveground biomass	0.77	0.86	DF(num,den)	1.269	1.269	4.5	1.269	4.269	4.269	4.269
			F-value	382.602	407.862	12.485	23.073	1.234	13.883	1.272
			Significance	***	***	**	**		***	
Belowground biomass	0.36	0.78	DF(num,den)	1.269	1.269	4.5	1.269	4.269	4.269	4.269
			F-value	88.946	206.6120	0.604	2.163	1.156	10.549	1.687
			Significance	***	***				***	
Total biomass	0.72	0.83	DF(num,den)	1.269	1.269	4.5	1.269	4.269	4.269	4.269
			F-value	291.311	410.051	6.352	17.245	1.333	13.061	1.581
			Significance	***	***	**	***		***	
Retention	0.59	0.60	DF(num,den)	1.279	1.279	4.5	1.279	4.279	4.279	4.279
			F-value	140.293	21.048	23.481	3.981	3.982	7.747	10.660
			Significance	***	***	**	*	**	***	***
Dissolved Organic Carbon	0.87	0.88	DF(num,den)	1.280	1.280	4.5	1.280	4.280	4.280	4.280
			F-value	74.867	1699.950	3.572	164.390	9.839	19.630	4.496
			Significance	***	***		***	***	***	***
Nitrate	0.65	0.69	DF(num,den)	1.253	1.253	4.5	1.280	4.253	4.253	4.253
			F-value	29.008	79.571	20.448	81.823	4.943	10.646	11.830
			Significance	***	***	**	***	***	***	***
C/N ratio	0.70	0.76	DF(num,den)	1.274	1.274	4.5	1.274	4.274	4.274	4.274
			F-value	22.332	0.797	57.010	3.330	3.534	0.376	0.662
			Significance	***		***		**		
ANOVA degrees of freedom/ F-values/significance										
	R ² m	R ² c		Depth	Substrate	Species	D*S	D*Sp	D*Sp	D*S*Sp
Transpiration	0.58	0.58	DF(num,den)	1.167	1.167	16.167	1.167	16.167	16.167	16.167
			F-value	0.091	14.842	10.646	3.476	1.157	1.111	0.902
			Significance		***	***				

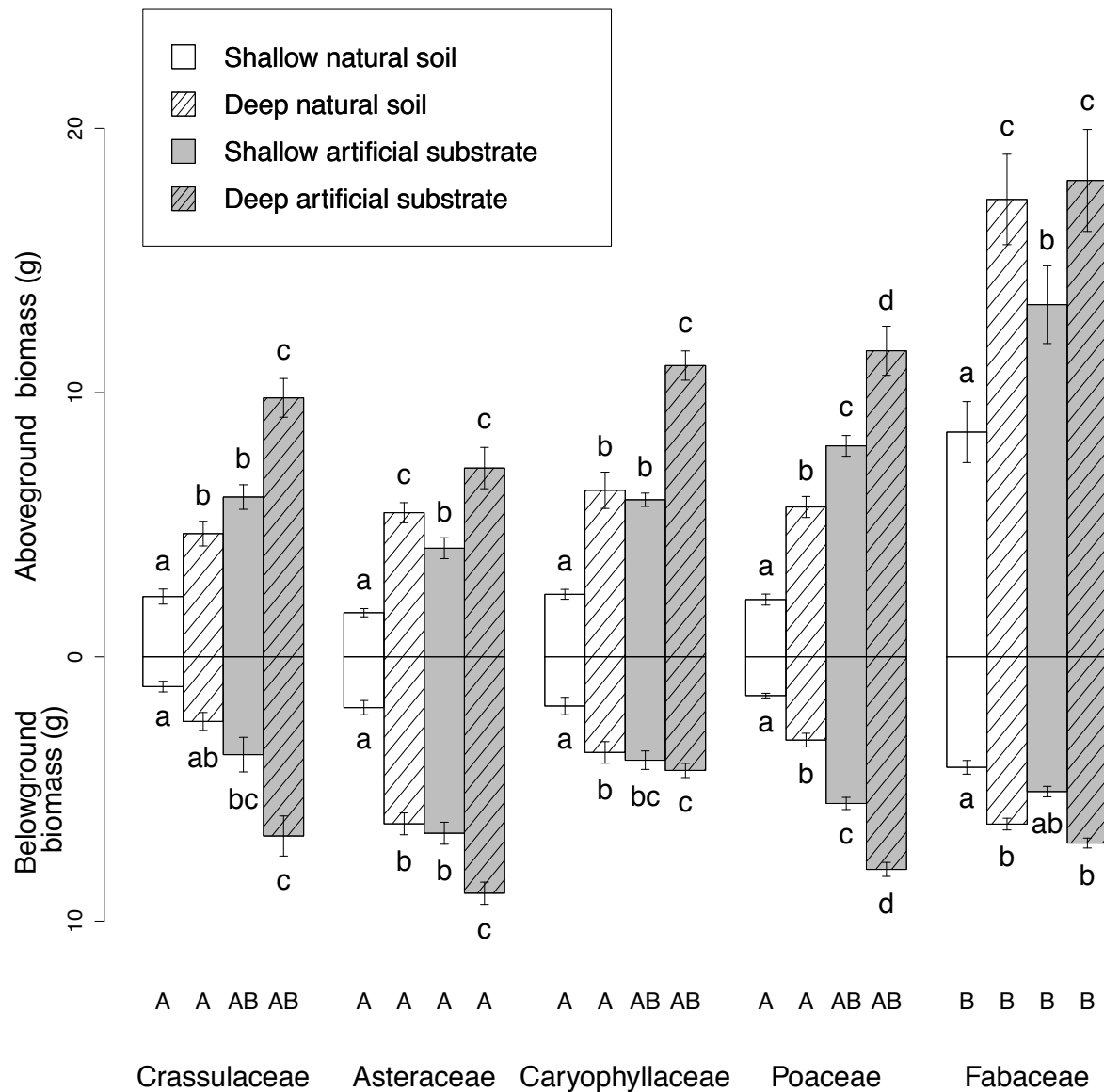


Fig. 1. Average above- and belowground biomasses as a function of substrate depth and type ($\pm$ SE). Biomasses from the different species were pooled for each family. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each family. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) in aboveground biomass between families within each type/depth treatment

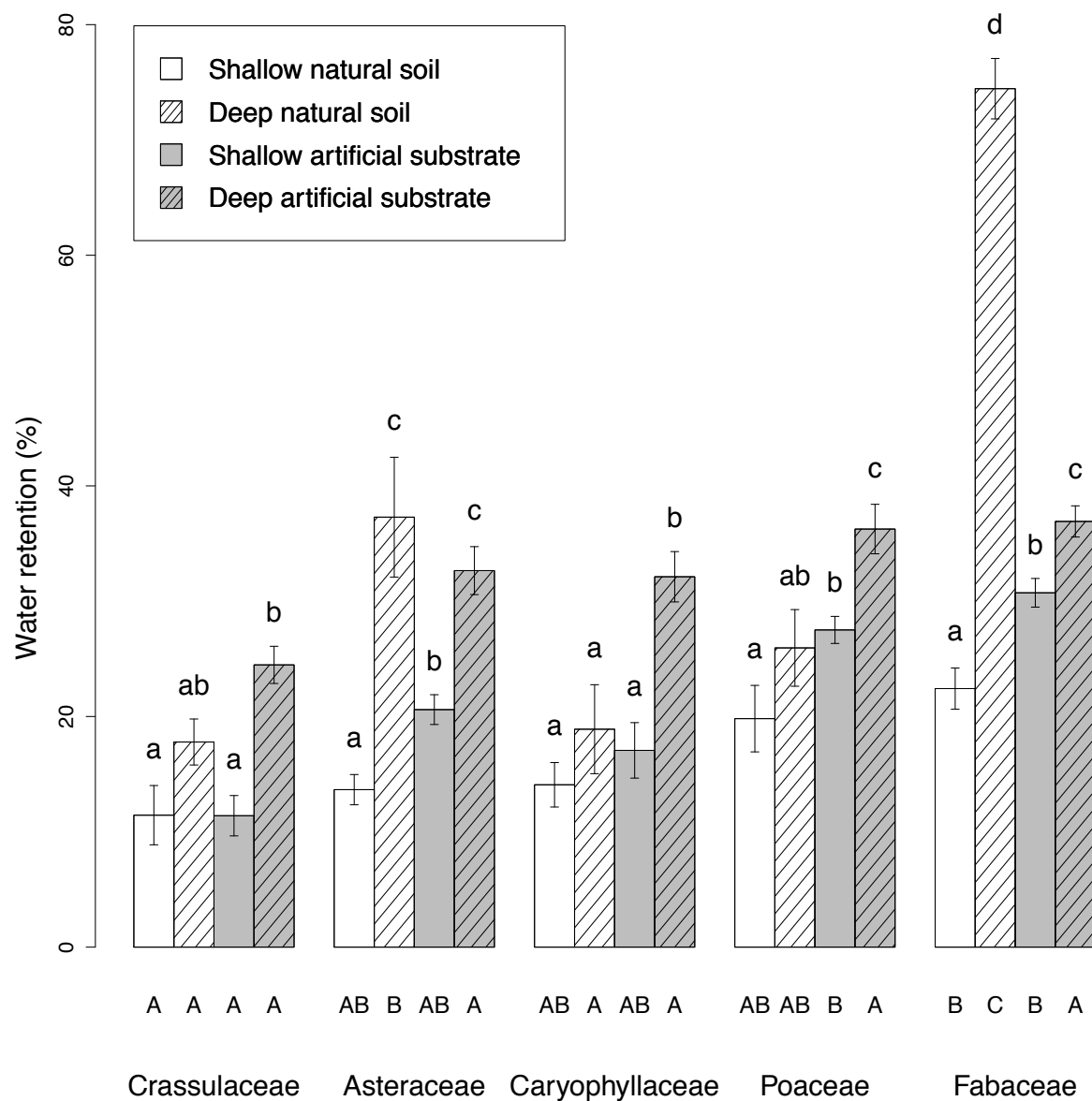


Fig. 2. Average water retention as a function of substrate depth and type ($\pm$ SE). Retention for the different species was pooled for each family. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each family. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between families within each type/depth treatment.

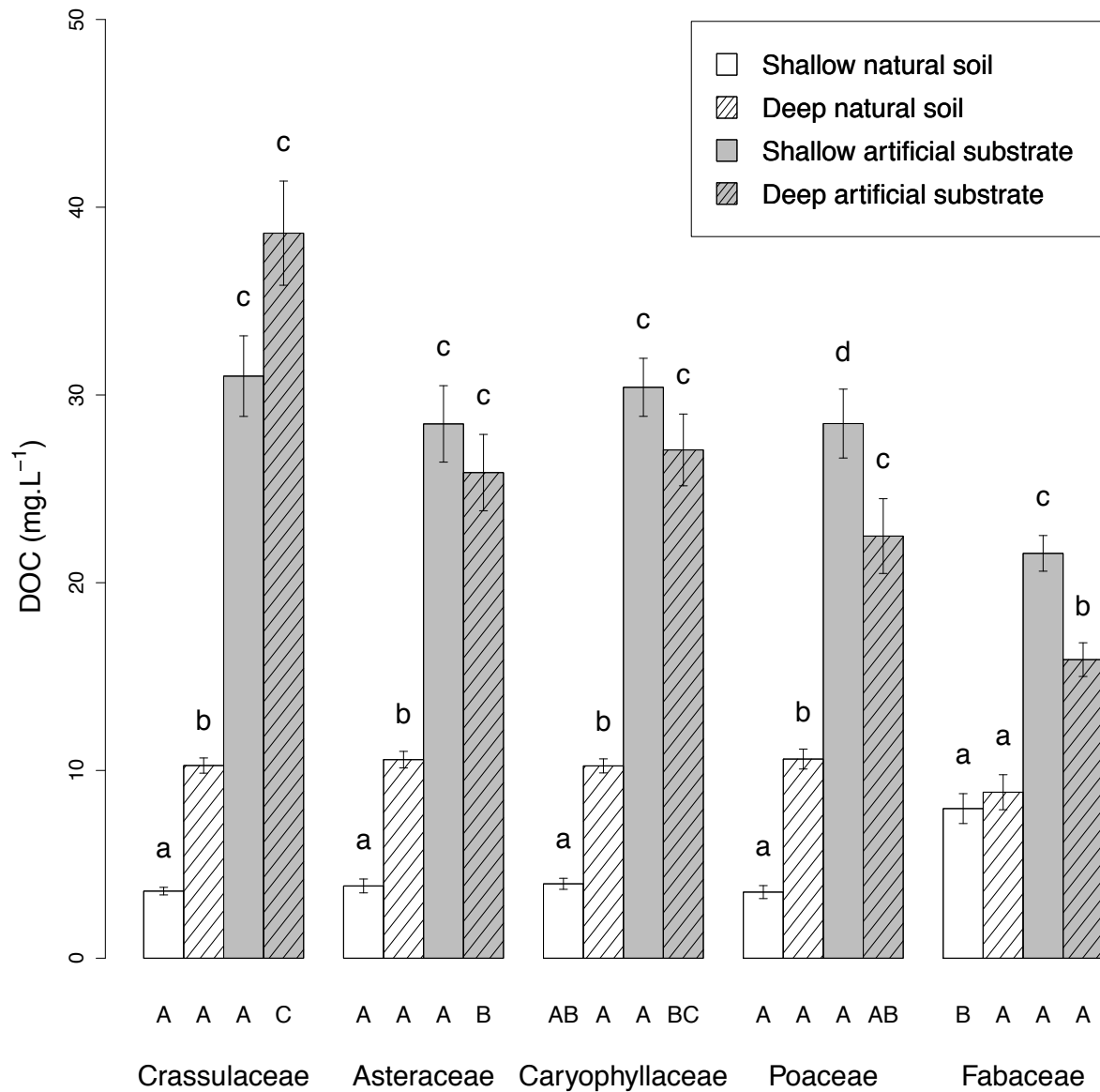


Fig. 3. Average dissolved organic carbon (DOC) concentration in leachate as a function of substrate depth and type ($\pm$ SE). DOC concentrations for the different species were pooled for each family. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each family. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between families within each type/depth treatment.

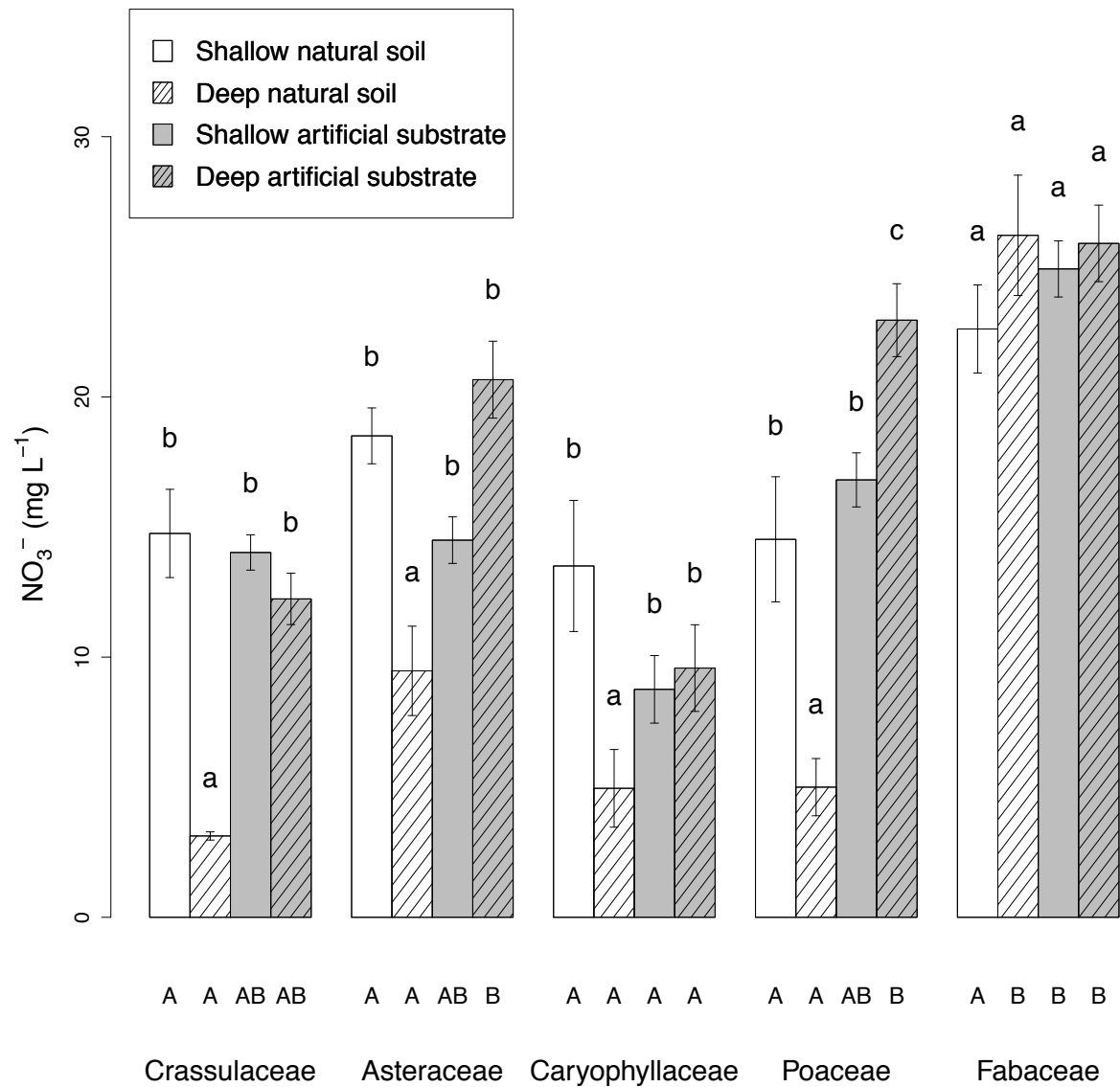


Fig. 4. Average nitrate concentration in leachate as a function of substrate depth and type ($\pm$ SE). Nitrate concentrations for the different species were pooled for each family. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each family. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between families within each type/depth treatment.

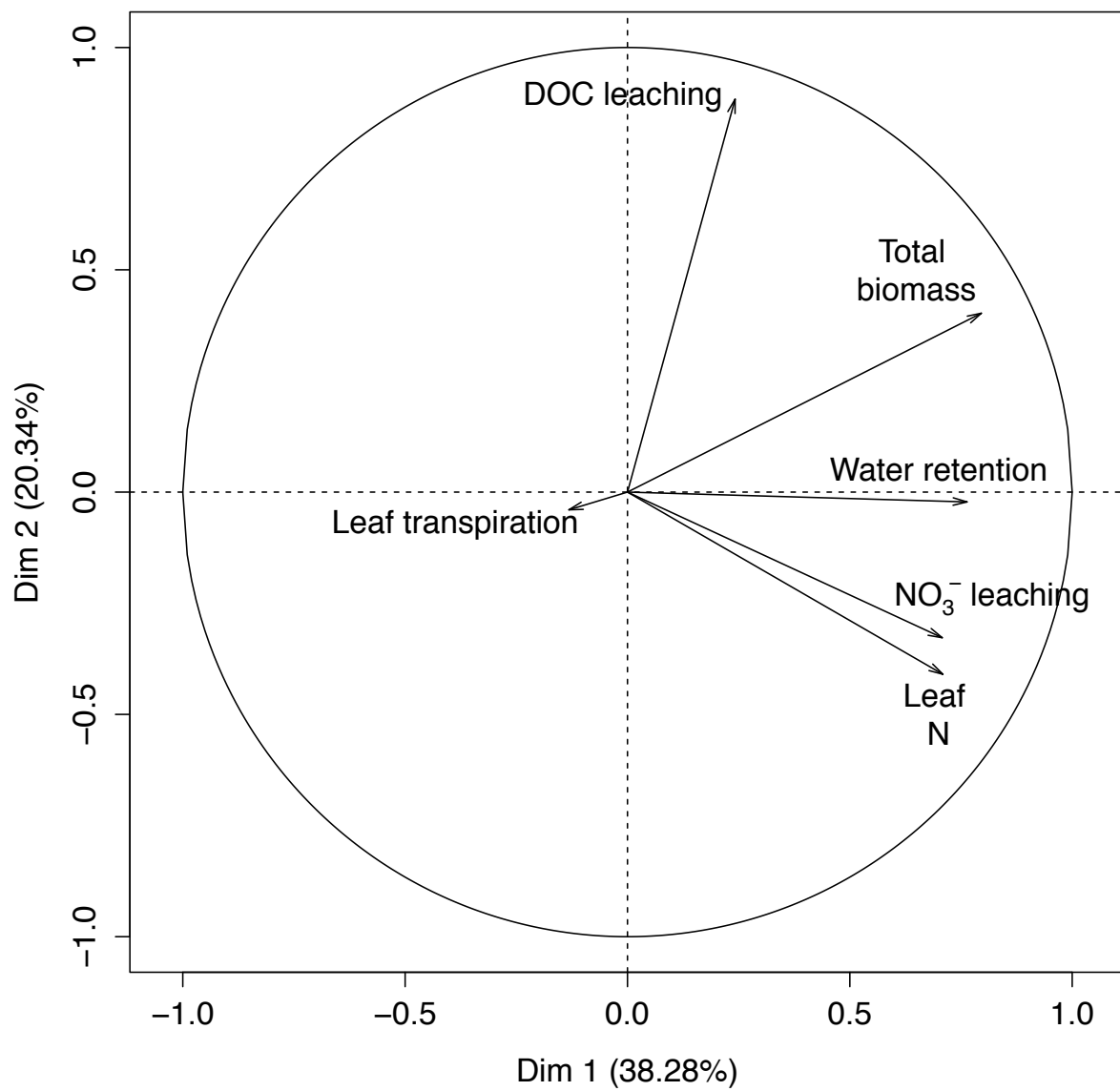


Fig. 5. Correlation circle of the PCA computed on data of all ecosystem functions.

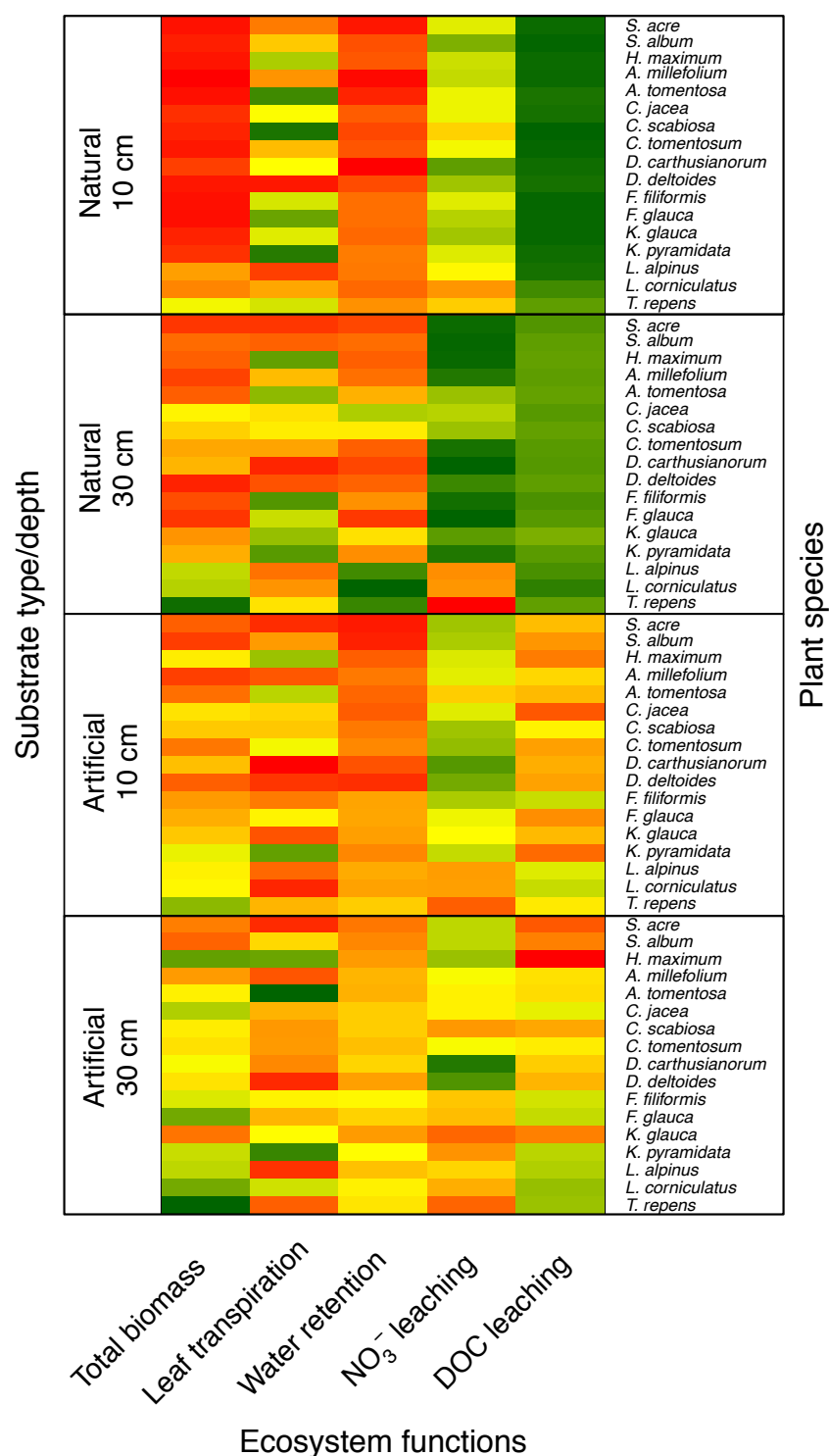


Fig. 6. Heatmap of mean centred values of ecosystem functions for each treatment. The shading from red to green represents gradation from low to high relative performances. DOC and NO₃⁻ leaching have been inversed compared to raw values, so high concentrations (*i.e.* low performance of cycle closeness) are shown in red.

Supporting information

Fig. S1. Average maximum leaf transpiration rates as a function of substrate type ($\pm$ SE). Transpiration rates were pooled for each species. Lower cases letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each species. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between species within each substrate type.

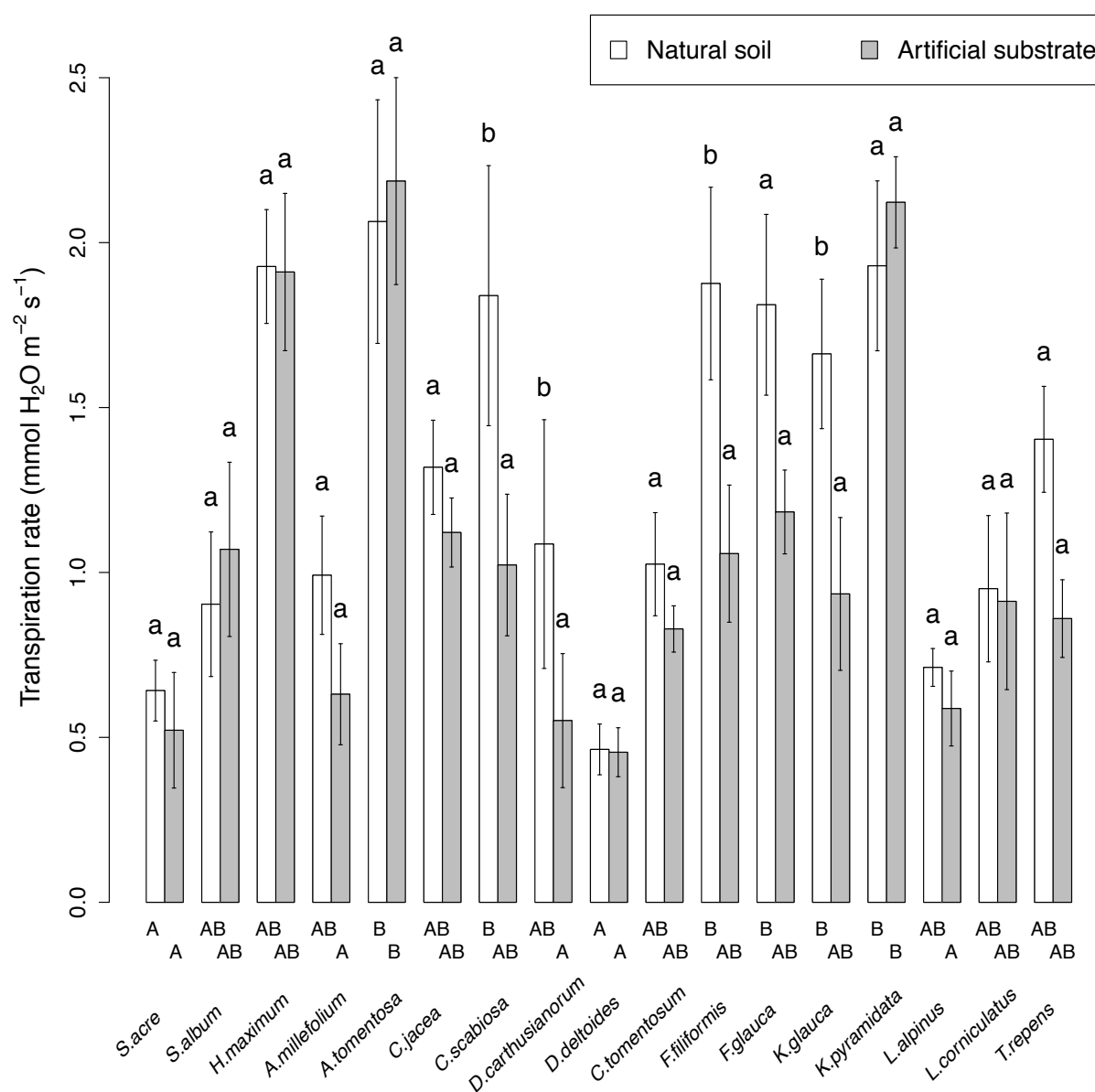


Fig. S2. Average C/N ratio as a function of substrate depth and substrate type ($\pm$ SE). Ratios were pooled for each family. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between treatments within each family. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between families within each type/depth treatment.

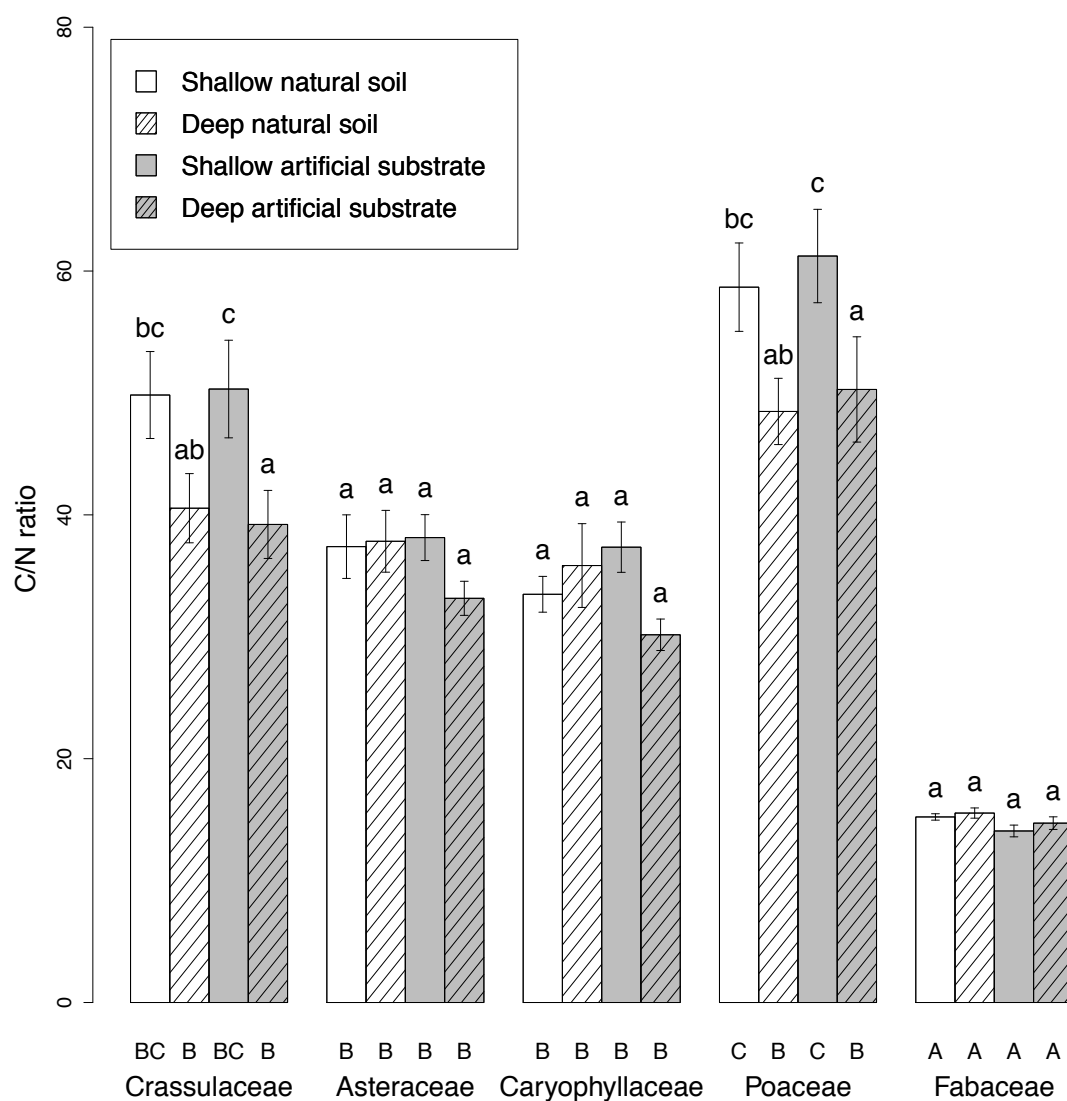
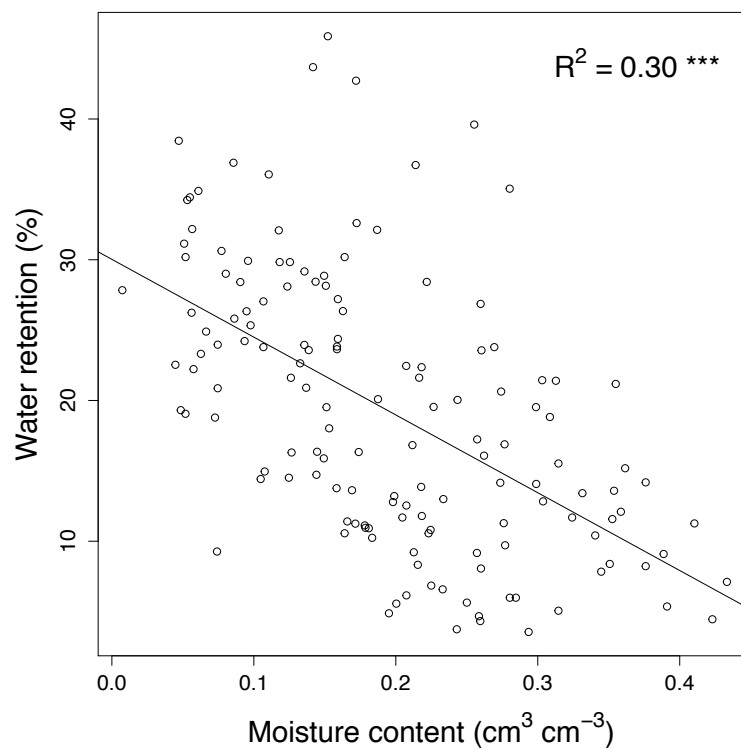


Fig. S3. Relation between water retention and substrate moisture content measured on the first 10 cm before the watering experiment. ‘*’ stands for significance (p-value<0.0001). a. Relation for the shallow substrates. b. Relation for the deep substrates.**

a.



b.

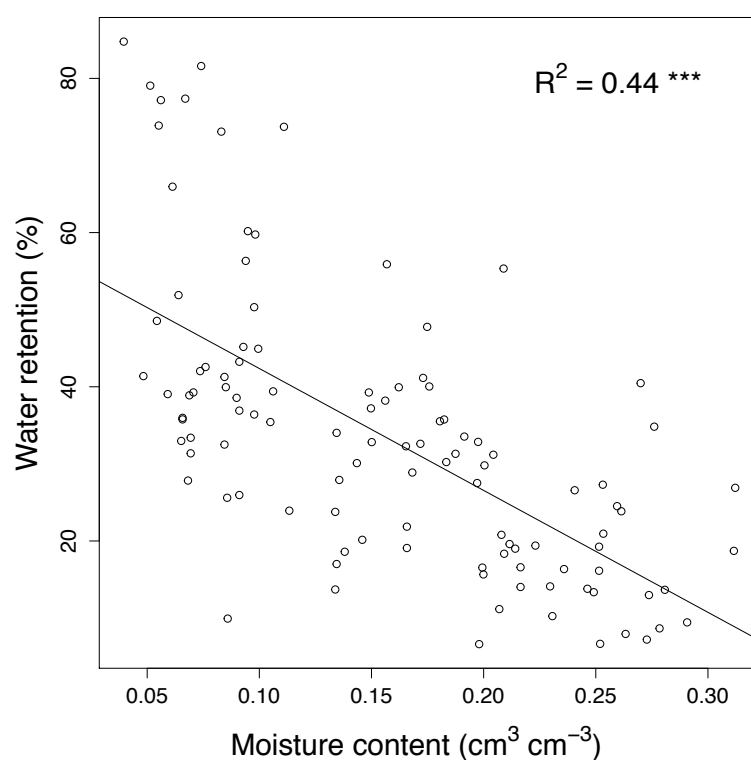
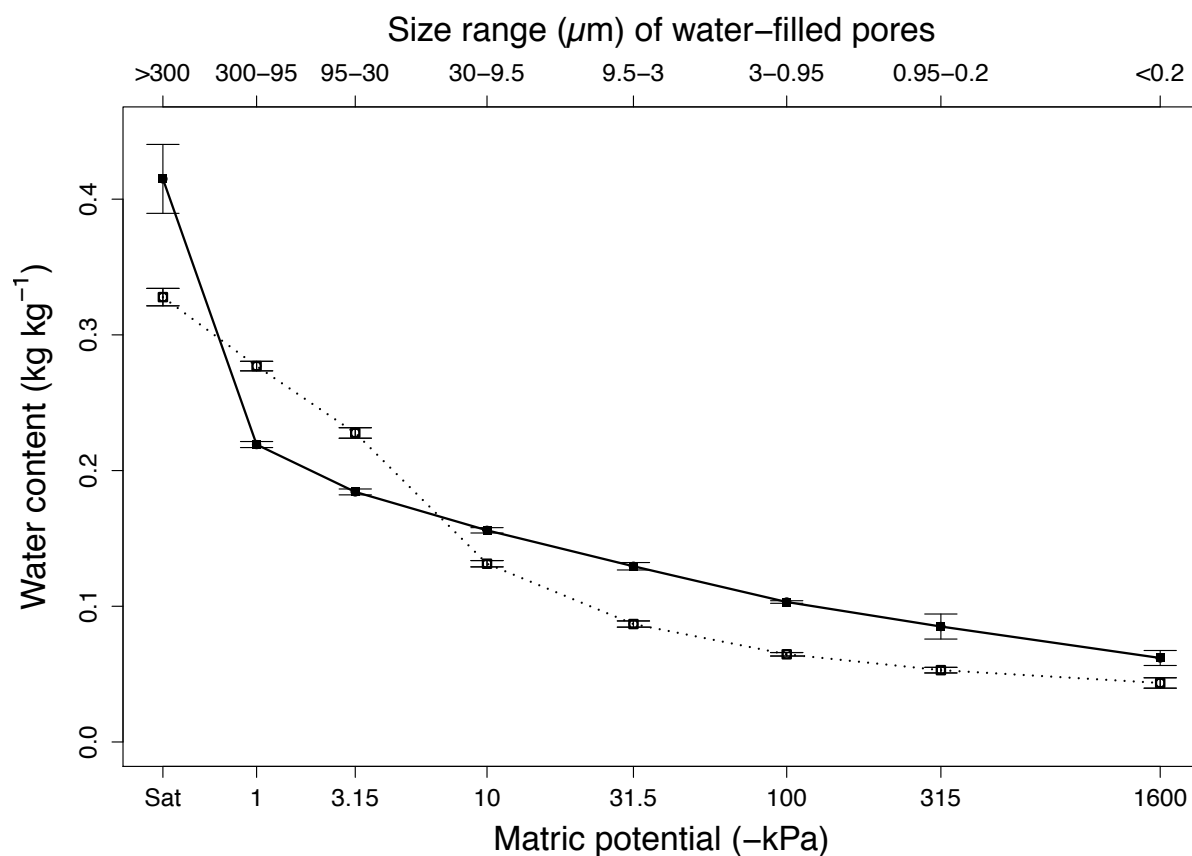


Fig. S4. Retention curve for the substrates used in the experiment ($\pm$ SE). Empty squares and dashed lines represent the natural soil. Full squares and full lines represent the artificial substrate. “Sat” stands for “saturation”.



3.3 Conclusion et perspectives

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence l'influence des interactions sols-plantes sur la multifonctionnalité. Nous avons montré que la profondeur et le type de substrat influençaient fortement les niveaux de fonctions écosystémiques. La production de biomasse et la rétention d'eau étaient dans la plupart des cas favorisées sur le substrat artificiel et par les traitements de substrats profonds. En revanche, le substrat artificiel était associé à des niveaux de DOC élevés, présentant un risque important de « desservice ». Pour toutes les familles de plantes sauf les Fabaceae, le lessivage du nitrate était fortement diminué par l'utilisation du sol naturel profond.

Toutes les fonctions ont été affectées par les espèces de plantes, généralement à l'échelle des familles, mais les effets observés étaient particulièrement variés. Les *patterns* les plus marquants étaient associés aux Fabaceae, qui présentaient des biomasses importantes, des niveaux de rétention élevés, mais également des rejets en nitrate importants.

Aucune combinaison n'a permis d'améliorer simultanément l'ensemble des fonctions souhaitées. Nous avons ainsi montré que les interactions sols-plantes engendrent des compromis entre fonctions. La présence de ces compromis suggère qu'il n'est pas possible d'améliorer simultanément l'ensemble des services écosystémiques pouvant être rendus par une toiture végétalisée. Toutefois, cette expérimentation en pots ne peut simuler complètement une véritable toiture. La confirmation du rôle des interactions sols-plantes dans la fourniture de services par les toitures végétalisées nécessite donc le passage à une échelle plus grande : celle du toit et de la communauté végétale. Dans le chapitre suivant, nous nous sommes attachés à tester en conditions réelles les liens entre interactions sols-plantes et multifonctionnalité.

Chapitre 4. Favoriser la multifonctionnalité des toitures végétalisées via les interactions sols-plantes et la combinaison d'espèces végétales

4.1 Introduction du chapitre

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que les interactions entre type de substrat, profondeur du substrat et espèces de plantes influençaient de manière différentielle plusieurs fonctions des cycles de l'azote, du carbone et de l'eau et engendraient des compromis entre ces fonctions. Ce chapitre 4 se propose de vérifier en conditions réelles les résultats du chapitre précédent.

Pour ce faire, nous avons installé 56 mésocosmes (81 x 81cm) sur une toiture parisienne (ICADE, 19e arrondissement de Paris). Nous avons sélectionné 5 plantes issues des 5 familles déjà testées dans l'expérimentation précédente : *Centaurea jacea* (Asteraceae), *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae), *Hylotelephium maximum* (Crassulaceae), *Lotus corniculatus* (Fabaceae) et *Koeleria pyramidata* (Poaceae). Comme pour l'expérimentation précédente, nous avons testé deux profondeurs (10 et 30 cm) et deux types de substrats (substrat artificiel et sol naturel). Les conditions climatiques ont été constamment suivies à l'aide de stations météorologiques. Dans le chapitre 3, nous avons travaillé à l'échelle de la monoculture. Dans ce chapitre 4, nous avons planté les espèces en monoculture ou en mélange de 5 espèces. Nous avons étudié l'effet des interactions sols-plantes sur des caractéristiques des plantes (couverture, hauteur, surface foliaire, transpiration foliaire) et sur des fonctions à l'échelle des mésocosmes (densité de la canopée, rétention d'eau, lessivage de DOC et de nitrate).

Nous nous sommes posés les questions suivantes : **(1)** Les caractéristiques des plantes et les fonctions sont-elles affectées par les espèces de plantes ou la combinaison de ces espèces? **(2)** Les caractéristiques des plantes et les fonctions sont-elles affectées par le type et la profondeur du substrat? Le détail de cette expérimentation, ses résultats et l'interprétation que nous en avons faite sont présentés dans la partie suivante.

4.2 Enhancing green roof multifunctionality through soil-plant interactions and plant species combination

Dusza, Y., Abbadie, L., Lata, J-C., Kraepiel, Y., Barot, S., Raynaud, X.

4.2.1 Abstract

1. Green roofs provide ecosystem services through multiple ecosystem functions. However, interactions between substrate type, substrate depth and plant diversity have never been assessed on green roofs in regards to multifunctionality.

2. We used mesocosms on a rooftop in Paris (France). Five plant species from five plant families (*C. jacea*, *D. carthusianorum*, *H. maximum*, *K. pyramidata* and *L. corniculatus*) were planted in monoculture or mixture on a substrate dedicated to green roofs, at two substrate depths (10 vs. 30 cm). Mixtures were also planted on a natural soil at both depths. As indicators of plant and ecosystem functioning, we measured plant characteristics (leaf transpiration, leaf area, plant height and green coverage) and ecosystem functions (cumulated water runoff over spring, water retention from artificial event, DOC and nitrate concentrations in leachates and canopy density).

3. Few effects of substrate type, substrate depth and vegetation type (monoculture vs mixture) on plant characteristics were found. Larger leaves were associated with lower transpiration rates. Shorter plants were associated with higher green coverage.

4. Mixtures showed levels similar to the best monocultures for most ecosystem functions and had a strong potential in enhancing ecosystem services while reducing disservices.

5. Increased substrate depth was associated with higher ecosystem services but also higher DOC leaching. Nonetheless, the impact of depth and of substrate type was small on ecosystem functions.

6. *Synthesis*: In comparison to monocultures, plant mixtures present a strong potential for multifunctional green roofs. Shallow substrate can provide high level of ecosystem services, but only if water is provided.

4.2.2 Introduction

The increasing worldwide urbanisation is associated with environmental modifications and issues (United nations 2014). One of the most impacting effect concerns the replacement of vegetated surfaces by impermeable materials. In natural ecosystems, water enters the soil, limiting run-off and flooding risks, before being partly evaporated or transpired by plant, leading to a regeneration of the soil for further water interception. As evapotranspiration is characterised by the emission of latent energy, it is also associated with air temperature cooling.

In cities, the reduction of green areas is more generally associated with more water runoff and less emission of latent energy (Ward *et al.* 2016). Consequently, flooding prevention relies more intensely on constructed storm water management infrastructures. Besides, urban surfaces have usually a low albedo (Onmura 2001), inducing more solar energy absorption and heat reemission, thus warming the atmosphere which results in urban heat island (Oke 1973). By comparison, urban parks can experience temperatures several degrees lower than the most urbanized parts of the city (Taha, Akbari & Rosenfeld 1991). However, due to the lack of available ground surfaces, it is difficult to reintroduce living components inside urban areas, which explains the increasing emphasis for rooftops. As urban, constructed ecosystems, green roofs can provide multiple ecosystem services such as urban heat island mitigation, thermal regulation of buildings, carbon storage, sound proofing or biodiversity support (Oberndorfer *et al.* 2007). However, compared to the other urban ecosystem such as parks, wetlands, street greenery, or gardens, green roof ecosystem services have received far less attention (Luederitz *et al.* 2015).

Historically, green roofs have been conceived to be light using highly porous substrates based on volcanic (pozzolan, pumice...) or manufactured (expanded clay, crushed bricks...) materials, mixed with organic matter (usually peat). To reduce weight, substrate depth can be as shallow as 2 cm deep (VanWoert *et al.* 2005b), leading, alongside with higher wind speed and sun exposure on rooftops (Cao, Tamura & Yoshida 2013), to possible strong drought conditions. As a result, green roof vegetation is often based on *Sedum* species that form the most widespread green roof systems when planted on shallow substrates (Vijayaraghavan 2016). In France, more and more public guides suggest to increase substrate depth and plant diversity in order to enhance the multifunctionality of green roofs. For instance, the City of Paris has stated than new green roofs should be at least 10 cm deep (Ville de Paris 2012). In studies, green roofs ecosystem services have been mainly addressed

through a comparative point of view between existing systems and classical roofs. Comparatively few studies have focused on the ways green roofs components such as substrate depth, substrate type and vegetation type influence ecosystem services, which would be necessary to optimise green roofs (Vijayaraghavan 2016).

Ecosystem services result from multiple ecosystem functions related to carbon, nitrogen and water cycles. By nitrogen and carbon uptake in tissues, biomass production participates to air and water quality. By transpiration and water use, biomass also favours substrate regeneration for further water retention. Albedo, coverage ratio or leaf area index that depend on both plant traits and biomass production, are involved in solar interception but also in the amount of total evapotranspiration. Water retention, carbon or nitrate leaching are also key functions that participate to urban heat island mitigation, water retention and water quality enhancement.

There are evidences that substrate composition affect plant growth and coverage (Rowe, Getter & Durhman 2012; MacIvor *et al.* 2013; Clark & Zheng 2014; Kanechi *et al.* 2014). More fertile substrates also induce higher carbon and nitrogen leaching rates (Vijayaraghavan, Joshi & Balasubramanian 2012; Beecham & Razzaghmanesh 2015, Emilsson *et al.* 2007; Clark & Zheng 2014). The effects of substrate composition on water retention have been mainly studied through porosity and there are evidences that more porous substrates retain more water (Graceson *et al.* 2013; Ding *et al.* 2016)

Concerning substrate depth, it is well known that increasing depth enhances plant growth and coverage (Monterusso, Rowe & Rugh 2005; VanWoert *et al.* 2005b; Durhman *et al.* 2007; Thuring, Berghage & Beattie 2010) as well as water retention (Mentens, Raes & Hermy 2006; Buccola & Spolek 2010). However, increasing depth has been found to induce either higher nitrate and DOC concentrations (Seidl *et al.* 2013) or to have no effect (Retzlaff *et al.* 2008; Razzaghmanesh, Beecham & Kazemi 2014).

As for vegetation type, little is known about the influence of plant species on green roof functioning, even though studies have shown that plants can strongly enhance evapotranspiration as compared to bare substrates (Blanusa *et al.* 2013; Ouldboukhite, Spolek & Belarbi 2014). Other studies have shown that higher and larger plant species lead to more water retention (Dunnett *et al.* 2008, Lundholm *et al.* 2010, Nagase & Dunnett 2012). Lundholm, Tran & Gebert (2015), using a plant functional trait approach, showed that higher plant biomass led to lower amounts of nitrate in soils, presumably because plants stored more nitrogen in their tissues

A limited number of studies have focused on the role of diversity on green roof functioning. Concerning water retention, studies have shown some positive effects of mixtures (MacIvor, Ranalli & Lundholm 2011), while others found no (Dunnett *et al.* 2008) or negative effects (Lundholm 2015). To our knowledge, no study has so far focused on the influence of plant diversity on water quality. Besides, foliar transpiration has been studied only once in response to green roof components and was influenced by substrate type and plant species (Dusza *et al.* 2016). However, plant species can affect differentially total evapotranspiration, either in a positive way by transpiration, or negatively by shadowing (Ouldboukhitine, Belarbi & Sailor 2014).

Dusza *et al.* (2016), using a pot experiment, observed that interactions between plant species, substrate depth and substrate type can affect multiple ecosystem functions (biomass production, DOC and NO₃ leaching, water retention and foliar transpiration). Moreover, their study suggested that trade-offs between key ecosystem functions, such as increasing plant biomass and nitrate leaching, could occur. Lundholm (2015) assessed that the global performance of green roof (including water retention, thermal regulation, nutrient uptake and carbon sequestration) was enhanced by plant diversity. However, no author has studied so far how interactions between substrate and diversity influence multifunctionality.

This study aims to evaluate the influence of vegetation type (plant species in monoculture and in mixture), substrate type and substrate depth on key plant characteristics and ecosystem functions related to multiple ecosystem services. We addressed these issues with green roof mesocosms on a Parisian roof-top (France). We assessed plant characteristics such as foliar transpiration, green coverage, cover density, plant height, and ecosystem functions such as nitrate leaching, cumulated water retention over spring and water runoff reduction. Taken together, these functions can be seen as proxies of ecosystem service for water pollution mitigation and water quantity mitigation. Our aims were to answer the following questions: 1) Do plant species and combination between them influence plant characteristics and ecosystem functions? 2) Do substrate type and depth alter plant characteristics and ecosystem functions?

4.2.3 Material and methods

4.2.3.1 EXPERIMENTAL SITE AND MESOCOSMS

The experimental site (48°54'06N, 2°22'23E) was located in the city of Paris (France) under subatlantic climate. The experimentation took place on a roof 30 m above ground level. The roof was North-South exposed and surrounded by 6 m higher buildings on its West and East sides. We installed 56 mesocosms (0.62 m²) made of wooden trays, covered, in the inside by a waterproof membrane. Half of the mesocosms was 20 cm high, while the other half was 40 cm high. The inside of mesocosms was covered with a waterproof membrane. The bottom of the mesocosms was covered with a drainage layer consisting on a geotextile membrane with 1 cm diameter perforated pipe (Teradrain FD200T1, Terrageos, Veurey Voroize, France) crossing the mesocosm in the middle. A slight slope was set up (1.2%) and a hole was made at the lowest part of the mesocosm to connect the drainage pipe to a waterproof silicone tube.

4.2.3.2 SOIL MATERIAL

Two different substrate types were used. The first was a substrate dedicated to green roofs, based on pozzolan (porous volcanic rock) and peat (i.D. Flore SP, Le Prieuré – Vegetal i.D., Moisy, France), thereafter named “artificial substrate”. The second was a natural sandy loam soil taken from a temperate grassland site (CEREPE-Ecotron Ile-de-France, Saint Pierre-lès-Nemours, France), thereafter named “natural soil”. Roots, plant debris and stones were removed from the natural soil by sieving (<5mm) before homogenization. Substrate characteristics are summarized in Table 1.

4.2.3.3 PLANT MATERIAL

Mesocosm were planted with monocultures or mixtures of 5 plant species of *Centaurea jacea* (Asteraceae), *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae), *Hylotelephium maximum* (Crassulaceae), *Koeleria pyramidata* (Poaceae) and *Lotus corniculatus* (Fabaceae). Species were all native to the Ile-de-France region (France) under subatlantic climate influence, had already been used on commercial roofs (Dunnett and Kingsbury 2008) and were selected among 20 plant species that were tested under greenhouse conditions (Dusza et al. 2016) for their ability to survive under dry conditions.

Seed germination was carried out under greenhouse (Pierre et Marie Curie University, Paris, France), and seedlings at least 5 cm tall were planted in mesocosms on July 4th, 2014. 25 plants were planted per mesocosm every 13.5 cm. During the first two months, mesocosms were watered once a week, with 10 L per mesocosm. Each mesocosm was watered with 5 L if no rain occurred for 2 consecutive weeks.

4.2.3.4 EXPERIMENTAL DESIGN

The experimental design is summarized in Fig 1. Artificial substrate mesocosms were planted with either a monoculture of one of the five species (25 plants), or a mixture of the five species (5 plants each) while natural soil mesocosms were only planted with the 5 species mixture. For each substrate type, half of mesocosms was filled with 10 cm or 30 cm of substrate, thereafter named “shallow” or “deep” treatments. Each combination of treatments was replicated 4 times, making a total of 8 natural soil mesocosms (2 depths, mixture only) and 48 artificial substrate mesocosms (2 depths, 6 vegetation types: 5 monocultures + 1 mixture).

Because higher buildings around the roof could lead to some heterogeneity in climatic parameters, the roof was divided into four blocks, each containing one replicate of all experimental treatments. Each block was equipped with a weather station (Vantage pro II, Cima Technologie, Montanay, France). No difference between blocs was detected in the daily amount of light, rain and temperatures during the whole experiment. Monthly air temperature during the study period (Mars-September 2015) ranged from 13.6°C to 22.1°C with 162mm of cumulated rainfall. June 2015 was marked with a heat wave, with only 5mm of rainfall and a peak of temperature of 42°C measured at 5.30 pm on June 28th, 2015.

4.2.3.5 PLANT CHARACTERISTICS

Green coverage

Photographs of mesocosms were taken at approximately 1.50 m above mesocosms. We used ImageJ software (Schneider, Rasband & Eliceiri 2012) to estimate green coverage. In mixtures, the level of “greenness” for each species was measured on a small section of each mesocosm image. The resulting thresholds were used to determine the relative proportion of each species within the entire cover. Green coverage is thereafter used in the plant characteristic section, but also in the ecosystem function section, as it was also a mesocosm scale measurement.

Plant height

We measured plant height on June 18th, at the end on the growing season. Five plants per species were chosen per mesocosm, and the highest part of the plant was measured. For the diversity treatments, all 25 plants were measured. For monocultures, plants were measured at the same location within each mesocosm and were the same plants used for foliar surface measurements, avoiding edge plants.

Leaf area

To assess leaf areas, we measured the length and width of 3 leaves per plant on 5 plants per species in each mesocosm, on July 08th and 09th 2015. Selected leaves exhibited the same intermediate (vertical) position inside the canopy. Width was measured in the middle part of the leaf, and surface index was obtained by multiplying depth and width.

Foliar transpiration

Foliar transpiration rates were measured from June 27th to July 04th 2015 and corresponded to a heat wave event (3 nights above 23°C), with a mean temperature per day of 26°C and a maximum of 38°C on July 01 2015. During day time, when measures were recorded, temperatures fluctuated between 28 and 38°C. To avoid high hydric stress of some leaves during the first period, mesocosms were watered with 5L every two days.

Foliar transpiration rates were measured with a portable infra-red gas analyser Li-6400XT (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) equipped with a CO₂ mixer (6400-01) and an internal red/blue LED light source (LI-6400-02B). For each species, measurements were performed on 3 plants per mesocosm, on 1 leaf per plant left attached to the plant. The selected leaves exhibited the same light exposure and a similar size within each species. Transpiration was measured at 1200 $\mu\text{mol photons cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ under 400 ppm CO₂ to ensure reaching maximum transpiration and avoiding as much as possible any variability due to local weather conditions such as clouds. Temperature and relative humidity were set up to homogenise chamber conditions for leaves, but followed external conditions. Temperature was kept between 33 and 36°C and relative humidity was kept between 45 and 55 %. Leaves were allowed to stabilize inside the measurement chamber between 2 to 4 minutes before each record. Transpiration was expressed as $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Leaves smaller than the 6 cm² chamber surface were excised after measurement, scanned and their area determined using ImageJ software (Schneider, Rasband & Eliceiri 2012).

4.2.3.6 ECOSYSTEM FUNCTIONS

Cumulated rain run-off over spring

To determine mesocosms ability to retain rainwater during the growing season, 2 L collectors were fixed to the drainage tubes. Amounts of runoff water were measured every time a rain event > 1 mm occurred, and only if the last artificial watering occurred at least a week before to allow for drying. This happened only 4 times during the experiment (April 01st, May 05th, May 19th and June 02th 2015).

Artificial rain runoff quantity and quality

A simulated rain event was realized on September 08th 2015. Before that, the last rain events were 0.6 mm on September 6th and 2.4 mm on September 1st, with a cumulative 3 mm natural rain for the last 10 days. Mesocosms were slowly watered with 2 L added every 15 minutes. For each mesocosm, watering was stopped when at least 500 mL were collected. We subtracted the amount of collected water to the amount of added water to obtain a measure of the water retention potential, thereafter named “water retention”, which corresponds to the amount of water necessary to reach saturation and consequently approximates the soil capacity to store water. In laboratory, runoff water was homogenised and filtered (GF/F Whatman, Thermo Fisher Scientific, San Jose, California, USA). 35 mL of water were fixed with 35 µl orthophosphoric acid (85%) for further analyses of dissolved organic carbon (DOC) concentrations (total organic carbon analyser, TOC-VCSH, Shimadzu, Kyoto, Japan). 35mL of samples were freezed (-20°C) after filtration for HPLC measurements of nitrate concentrations (ICS-3000, Dionex, Sunnyvale, California, USA) equipped with an AS15 anion exchange column.

Canopy density

To assess canopy density in all treatments at the end of the growing season on June 17th, when plants were supposed to have reached their maximum height and biomass, we planted five 8 mm diameter pin-frames at equidistant locations (avoiding mesocosm edges) and counted the number of contact (Lundholm *et al.* 2010). For mixture treatments, number of contacts per mesocosm were averaged together regardless of the plant species.

4.2.3.7 STATISTICAL ANALYSES

Data analyses were performed using the R statistical software (version 3.2.2; R Core Team, 2015). Concerning plant characteristics, two mixed linear effect models were fitted for each plant characteristic (*nlme* package; Pinheiro *et al.* 2015). The first model was fitted with depth, vegetation type and plant species as fixed factors within the artificial substrate treatments. The second model was fitted with substrate depth, substrate type and plant species as fixed factors within mixtures. In both cases, blocks and mesocosms were considered as random factors.

Concerning ecosystem functions, a first model was fitted with depth and vegetation type as fixed factors within the artificial substrate treatment and a second model was fitted with depth and substrate type as fixed factors within mixtures. In both cases, blocks were considered as random factors.

In all cases, when residuals were not normal, data were log transformed. Pairwise comparisons were calculated from these different models using the Tukey-Kramer method (*lsmeans* package; Lenth 2015). We used the *r.squaredGLMM* function (*MuMIn* package; Bartoń 2015) to calculate marginal and conditional R^2 values and obtain the part of variance explained by both fixed and random effects (Nakagawa & Schielzeth 2013).

Relationships were analysed by Principal Component Analysis (PCA) (*ade4* package; Dray & Dufour 2007). For each function or plant characteristic, data were averaged so that we could obtain a mean value within each mesocosm.

4.2.4 Results

4.2.4.1 EFFECTS OF DEPTH AND PLANT SPECIES COMBINATION IN ARTIFICIAL SUBSTRATE TREATMENTS

Plant characteristics

Green coverage

Green coverage was influenced by substrate depth, vegetation type and plant species (Table 2a). In monoculture, depth affected only coverage by *H. maximum*. When grown in deep substrate monoculture, coverage by *H. maximum* was two times higher than in shallow substrate, but no difference due to depth was found for the other species (Fig. 2a). In mixtures, species responded differently to depth. Green coverage by *C. jacea* was 3 times higher in deep substrate than in shallow substrate but *D. carthusianorum* and *K. pyramidata* were 2 times less covering when grown in deep than in shallow substrate. For all plant species, green coverage was higher in monoculture than in mixture, whatever the substrate depth but with varied proportions. While green coverage by *H. maximum* grown in deep monoculture treatment was 10 times higher than in deep mixture treatment, coverage by *L. corniculatus* in deep monoculture treatment was 3.4 times higher than in deep mixture treatment.

Plant height

Plant height was influenced by substrate depth, vegetation type and plant species (Table 2a). *H. maximum* was the only plant species directly affected by depth (Fig. 2b): in monoculture, *H. maximum* was two times higher on deep substrate compared to shallow substrate. When vegetation types effects were observed, plants were higher in monoculture: when grown in shallow substrate *C. jacea* was 1.4 times higher in monoculture compared to mixture, when grown in deep substrate *H. maximum* was 1.6 times higher than in mixture.

Leaf area

Depth, vegetation type and plant species influenced foliar surfaces for plants grown in artificial substrate (Table 2a). *H. maximum* was the only species affected by depth whatever the vegetation type, with 1.3 larger leaves on deep substrates compared to shallow substrate. (Fig. 2c). On the contrary, only *K. pyramidata* was affected by vegetation type whatever the depth, with about 2 times larger leaves when planted in mixture compared to monoculture.

Leaf transpiration

Transpiration rates for plants grown in artificial substrate were affected by depth and plant species, but not vegetation type (Table 2a). The sole effect of depth was significant only for *L. corniculatus* in monoculture, with a transpiration rate 5.8 times higher when grown on deep compared to shallow substrate (Fig. 2d). *L. corniculatus* and *C. jacea* transpiration rates were also two times higher when grown in shallow monoculture than in deep mixture.

Ecosystem functions

Natural and artificial water retention

Cumulated runoff for artificial substrates was significantly affected by vegetation type and depth (Table 2b). The lowest runoffs (close to 0 mL) were found for deep substrates planted either with mixtures or monocultures of *C. jacea*, *K. pyramidata* and *L. corniculatus* (Fig. 3a). In contrast, deep substrates planted with *D. carthusianorum* and *H. maximum* exhibited at least 2 L runoff, which was not different from most shallow systems. In shallow treatments, significant differences were observed in runoff volumes between *K. pyramidata* monoculture and *H. maximum* monoculture or mixture. *H. maximum* monoculture exhibited 2 times more runoff on deep than on shallow substrate.

Water retention from the artificial event was significantly affected by vegetation type and depth (Table 2b). Four treatments required more than 15 L to reach saturation: mixtures and monocultures of *L. corniculatus* grown on both substrate depths (Fig. 3b). However, if no difference was found within each depth between mixtures and *L. corniculatus*, the shallow mixture had slightly lower values than the deep mixture. Within each depth, mixtures and *L. corniculatus* treatments required from 1.5 to 2 times more water to reach saturation than any other monocultures. For the other treatments, deep substrates required either more water to reach retention (*C. jacea*, *D. carthusianorum*) or similar levels (*H. maximum*, *K. pyramidata*).

Artificial rain runoff quality

DOC concentrations from artificial substrates were affected by depth and interactions between depth and vegetation type, but not vegetation type alone (Table 2b). *H. maximum* grown in deep substrate had the highest raw value of DOC concentration (ca. 40 mg L⁻¹; Fig. 3c). This treatment presented almost a doubling of DOC as compared to any shallow substrate but also to mixture and *C. jacea* grown in deep substrate. Increasing depth led to more DOC in leachates for *H. maximum* and *K. pyramidata* only.

Nitrate concentrations from artificial substrate were influenced by depth and vegetation type (Table 2b). The highest nitrate concentrations were found for monocultures of *L. corniculatus*, ca. 18 mg L⁻¹ in deep substrate and ca. 13 mg L⁻¹ in shallow substrate (Fig. 3d). In all other treatments, values were below 5 mg L⁻¹. No difference was found between shallow and deep treatments within each vegetation type, except for *L. corniculatus*. Mixtures in deep substrate led to significantly more nitrate than both *D. carthusianorum* treatments and *K. pyramidata* planted in shallow substrate. In this latter case, concentrations did not reach 1 mg L⁻¹.

Cover characteristics

Canopy density was affected by depth and vegetation type (Table 2b) and was marked by low values for *H. maximum* (Fig. 4a). In shallow substrates, the number of contacts with the pin-frame for *H. maximum* was lower than any other treatment except *C. jacea*. In deep substrate, *H. maximum* treatments presented fewer contacts than both *C. jacea* monocultures and mixture. Within each depth, no difference was found between mixture, *D. carthusianorum*, *K. pyramidata* and *L. corniculatus*. Overall, few differences were observed due to depth, except that canopy density for *H. maximum* and *C. jacea* were higher in deep substrate.

Green coverage was influenced by depth and vegetation type (Table 2b). Both *L. corniculatus* treatments and *H. maximum* grown in deep substrate showed significantly more coverage than any other treatments (Fig. 4b). Both mixture treatments had similar values to *C. jacea* and *D. carthusianorum* grown in both substrates. Both treatments of *K. pyramidata* showed the lowest values.

4.2.4.2 EFFECTS OF SUBSTRATE TYPE IN MIXTURE TREATMENTS

Plant characteristics

In mixtures, effect of substrate type was found for leaf transpiration, leaf area and green coverage. Plant height was affected by interactions between substrate type and plant species (Table 3a).

Concerning green coverage, substrate type effects were found for *D. carthusianorum* and *H. maximum*. In the first case, coverage for *D. carthusianorum* grown in deep treatment was three times higher in natural soil than in artificial substrate (see Fig. S1a in Supporting Information). On the contrary, within each depth, *H. maximum* grown in artificial substrate covered at least three times more surface than in natural soil.

The only effect involving substrate type on plant height was found for *H. maximum* (Fig. S1b). When grown in shallow natural soil, *H. maximum* were two times shorter as compared to the three other soil treatments.

Using the natural soil had a positive effect on leaf area only for *C. jacea* grown on deep treatments (2 times higher than other *C. jacea* treatments; Fig. S1c). On the contrary, leaves were two times shorter for *H. maximum* within both depths when using the natural soil. In natural soil, higher depths induced larger leaves for *C. jacea*, *K. pyramidata* and *L. corniculatus*.

Leaf transpiration of *H. maximum* and *L. corniculatus* only was affected by substrate type (Fig. S1d). Within each species, the shallow artificial substrate led to at least 5 times more transpiration than deep natural soil.

When grown in monoculture, green coverage and plant height were strongly anti-correlated (Fig. 5a). Similarly, increasing leaf area was associated with a reduced rate of leaf transpiration. These patterns were very similar when plants were grown in mixture (Fig. 5b). Higher green coverage was associated with *L. corniculatus* and the highest plant height with *K. pyramidata*. The larger leaves were found for *H. maximum*. The main pattern concerning leaf transpiration was the reduced rate for *H. maximum* in monoculture, and *H. maximum* and *C. jacea* in mixture.

Ecosystem functions

A simple global effect of substrate type was found only for water retention and green coverage. No substrate type effect (simple or interaction) was found for cumulated water runoff, nitrate and canopy density. DOC was affected by substrate type through interactions with depth only (Table 3b).

Cumulated runoff was affected only by substrate depth, with more run-off for shallow substrates (Fig. S2a)

Concerning water retention, a substrate type effect was found within deep substrate only. In this case, the natural soil required 1.3 times more water to reach saturation (Fig. S2b).

Concerning DOC, the deep natural soil leached 1.5 times more DOC than the shallow artificial substrate (Fig. S2c).

Green coverage was lower for the natural substrate than for all other treatments (Fig. S2d).

Water retention was negatively correlated cumulated run-off (Fig. 6). This opposition was structured by substrate depth, as most shallow treatments were associated with higher cumulated runoff. On the contrary, most deep substrates were related to higher water retention and higher DOC leaching. Monocultures of *L. corniculatus* showed singular patterns. *L. corniculatus* grown on both substrates were strongly associated with higher nitrate concentrations, density canopy and coverage. Within each depth, mixtures showed the highest retention and the lowest cumulated runoff. In particular, the mixture in shallow artificial substrate reached positions on the factorial plan where only deep substrates were found.

4.2.5 Discussion

4.2.5.1 PLANT CHARACTERISTICS

In our experiment, only few effects of substrate depth, substrate type or vegetation type on plant characteristics were found, suggesting that these characteristics were very conservative within the selected plant species, but also that no strong effect of competition or facilitation were present. Using these plant characteristics in explaining our results on functions is uneasy. For instance, water retention relies on evapotranspiration and by extension on higher biomass production, leaf area, coverage and transpiration. However, in our experiment, we observed trade-offs between these characteristics. For instance, *C. jacea* and *H. maximum* had similar heights within deep substrates in monocultures, but *C. jacea* treatments retained two times more water. *H. maximum* transpired 4 times less per leaf area but had 4 times larger leaves as compared to *C. jacea*. This negative relation between leaf area and transpiration, possibly due to the CAM abilities of *H. maximum*, may thus lead to varied total transpiration and incorrect estimation of water retention based on each characteristic only. Overall, the trade-offs we found was very dependent of the selected species and could not directly be used in predicting ecosystem functions.

Nagase & Dunnett (2012) found that higher plants were associated with higher levels of water retention. Lundholm, Tran & Gebert (2015), using a plant trait approach also found the same relation. Similarly, Lundholm (2015) found that higher plant species were associated with reduced levels of nitrate in soils. These approaches are very interesting, because they could lead to recommendations for practitioners. However, using a trait approach in our experiment would have been misleading, as we tested only 5 species with strong functional differences.

4.2.5.2 COMBINATION OF PLANT SPECIES INDUCE HIGH LEVELS OF ECOSYSTEM FUNCTIONS

Previous experiments on green roof plant diversity have generally focused on mixture performance compared to the best or the lowest monoculture performance. In our experiment, mixtures never outperformed the best monocultures, but had similar performances for cumulated runoff, DOC and canopy density whatever the depth, and water retention in deep substrate. Other experiments with various plant species have found different results with better (Lundholm *et al.* (2010) ; MacIvor, Ranalli & Lundholm (2011) or worse (Dunnett *et*

al. 2008) performance of mixtures compared to monocultures. We are not aware of experiments that have focused on DOC and nitrate concentration in leachates in response to plant diversity. In our experiment, mixtures had performances as high as monocultures of *L. corniculatus* concerning water retention, but performed much higher than *L. corniculatus* concerning nitrate, highlighting that diversity may help reducing the possible disservices associated with nitrogen-fixing plant species.

4.2.5.3 LOW INFLUENCE OF SUBSTRATE DEPTH AND TYPE ON ECOSYSTEM FUNCTIONS

Depth effects were varied. In a previous pot experiment, we found that families (including the species we studied here) had higher biomass when increasing depth on the same substrate (Dusza *et al.* 2016, thereafter named the “pot experiment”). In this experiment, assuming that plant canopy can approximate biomass (Lundholm 2015), this was the case for *C. jacea* and *H. maximum* only. Several studies have showed a positive effect of depth on plant growth (Durhman *et al.* 2007; Dunnett, Nagase & Hallam 2008; Thuring, Berghage & Beattie 2010; Lu *et al.* 2015). Our results suggest that some species, depending on their root system architecture, might not require deep substrates. In our experiment, deeper substrate led to higher retention only for mixtures, *C. jacea* and *D. carthusianorum* species, while all plant families were affected in the pot experiment. Experiments have shown that, in general, higher depth leads to higher water retention (Buccola & Spolek 2010; Mentens, Raes & Hermy 2006; VanWoert *et al.* 2005a). The lack of depth effect for some treatments could be due to higher plant water use, though our measurements, especially plant transpiration, did not support this hypothesis. Alternatively, soil porosity might have been modified differentially by plant species. This would be consistent with the study of Rowe, Getter & Durhman (2012), who observed an increase of porosity and a subsequent water retention capacity after 7 years. Levels of DOC in this experiment were similar to the pot experiment and to other studies (Berndtsson, Bengtsson & Jinno 2009; Aitkenhead-Peterson *et al.* 2010). In this experiment, we found a doubling of DOC from *H. maximum* and *K. pyramidata* species due to depth, while in the pot experiment, *Crassulaceae* species were not affected by depth and *Poaceae* species showed more DOC in the shallow substrate. This could be due to higher DOC leaching from previous rain events. Few depth effects were found in both experiments concerning nitrate. This is consistent with the findings of Seidl *et al.* (2013) who did not find nitrate differences in leachate from 6 and 16 cm deep green roof systems.

Overall, we found a small effect of substrate type on the various characteristics and functions studied. This was surprising concerning water quality as the artificial substrate had much more carbon and nitrogen content. Using the same substrate types, we found at least a doubling of DOC in leachates from the artificial substrate compared to natural soil in the pot experiment, with values as low as 10 mg L⁻¹ for the natural soil. In our real-condition experiment, no difference was found between substrate, but the natural soil showed values as high as 20 mg L⁻¹, suggesting a strong production of exudates or alternatively a strong microbial activity under real conditions. In the pot experiment, the lowest nitrate concentrations were found for deep natural soils for all species except *L. corniculatus*. In our real conditions experiment no difference in nitrate was found between all treatments, but all nitrate levels were similar to the deep natural soil in the pot experiment. This suggests a strong nitrogen uptake in tissues or a reduced rate of substrate impoverishment.

4.2.5.4 PERSPECTIVES AND APPLICATIONS

Lundholm (2015) showed that diversity could lead to a higher multifunctionality index (best treatment when water retention, thermal regulation and nutrient uptake were considered simultaneously). The central position of mixtures in shallow substrate on the ACP (Fig. 6) supports this idea. As different treatments lead to different levels of ecosystem services, we suggest that the choice of green roof components should take into account the desired services.

The relative low interest of tripling substrate depth in this experiment must however be discussed regarding environmental conditions and watering. If we regularly observed signs of water stress for some plant species, water was regularly provided, so that our mesocosms did not suffer strong drought events. However, without any irrigation, most plants would have died as Paris experienced a strong heat-wave in June. In particular, *L. corniculatus* had a high coverage and high transpiration rates in shallow substrate. These characteristics lead to better substrate regeneration for substrate water retention, but induce harsh conditions when water is not provided. Long term research is needed, together with tests under various substrate moistures, to determine how ecosystem service can be provided under water stress. Overall, when possible, we suggest that increasing the amount of substrate is not the most interesting way of using the roof capacities to support more weight, but systems with water retention or tanks should be preferred.

Acknowledgements

We thank David Carmignac, Stéphane Loisel, Jacques Mériguet and Eric Motard for their help during field and laboratory work. We thank the Mission Economie de la Biodiversité of CDC-Biodiversité (Caisse des Dépôts et Consignations group) and the Paris City Council for funding. We thank ICADE that allowed us to set up our experiment on the rooftop of their main building.

4.2.6 References

- Aitkenhead-Peterson, J.A., Dvorak, B.D., Volder, A. & Stanley, N.C. (2010) Chemistry of growth medium and leachate from green roof systems in south-central Texas. *Urban Ecosystems*, **14**, 17–33.
- Bartoń, K. (2015). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.1.
- Beecham, S. & Razzaghmanesh, M. (2015) Water quality and quantity investigation of green roofs in a dry climate. *Water Research*, **70**, 370–384.
- Berndtsson, J.C., Bengtsson, L. & Jinno, K. (2009) Runoff water quality from intensive and extensive vegetated roofs. *Ecological Engineering*, **35**, 369–380.
- Blanusa, T., Vaz Monteiro, M.M., Fantozzi, F., Vysini, E., Li, Y. & Cameron, R.W.F. (2013) Alternatives to Sedum on green roofs: Can broad leaf perennial plants offer better ‘cooling service’? *Building and Environment*, **59**, 99–106.
- Buccola, N. & Spolek, G. (2010) A Pilot-Scale evaluation of greenroof runoff retention, detention, and quality. *Water, Air, & Soil Pollution*, **216**, 83–92.
- Cao, J., Tamura, Y. & Yoshida, A. (2013) Wind tunnel investigation of wind loads on rooftop model modules for green roofing systems, *Journal of Wind Engineering*, **118**, 20–34.
- Clark, M.J. & Zheng, Y. (2014) Fertilizer rate influences production scheduling of sedum-vegetated green roof mats. *Ecological Engineering*, **71**, 644–650.
- Ding, D., Zhao, Y., Feng, H., Peng, X. & Si, B. (2016) Using the double-exponential water retention equation to determine how soil pore-size distribution is linked to soil texture. *Soil and Tillage Research*, **156**, 119–130.

- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dunnett, N., Kingsbury, N. (2008). *Planting green roofs and living walls*. Timber press portland, London, 328pp.
- Dunnett, N., Nagase, A., Booth, R. & Grime, P. (2008) Influence of vegetation composition on runoff in two simulated green roof experiments. *Urban Ecosystems*, **11**, 385–398.
- Dunnett, N., Nagase, A. & Hallam, A. (2008) The dynamics of planted and colonising species on a green roof over six growing seasons 2001 – 2006 : influence of substrate depth. *Urban Ecosystems*, 373–384.
- Durhman, A.K., Rowe, D.B., Building, S., Lansing, E. & Rugh, C.L. (2007) Effect of substrate depth on initial growth, coverage, and survival of 25 succulent green roof plant taxa. *HortScience*, **42**, 588–595.
- Dusza, Y., Barot, S., Kraepiel, Y., Lata, J-C., Abbadie, L. & Raynaud, X. (2016) Green roof multifunctionality is affected by interactions between green roof plant species, substrate depth and substrate type. *Ecology and Evolution* (in press).
- Emilsson, T., Czemielerndtsson, J., Mattsson, J. & Rolf, K. (2007) Effect of using conventional and controlled release fertiliser on nutrient runoff from various vegetated roof systems. *Ecological Engineering*, **29**, 260–271.
- Graceson, A., Hare, M., Monaghan, J. & Hall, N. (2013) The water retention capabilities of growing media for green roofs. *Ecological Engineering*, **61**, 328–334.
- Kanechi, M., Fujiwara, S., Shintani, N., Suzuki, T. & Uno, Y. (2014) Performance of herbaceous *Evolvulus pilosus* on urban green roof in relation to substrate and irrigation. *Urban Forestry & Urban Greening*, **13**, 184–191.
- Lenth, R. (2015) lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.20-23
- Lu, J., Yuan, J., Yang, J., Chen, A. & Yang, Z. (2015) Effect of substrate depth on initial growth and drought tolerance of *Sedum lineare* in extensive green roof system. *Ecological Engineering*, **74**, 408–414.
- Luederitz, C., Brink, E., Gralla, F., Hermelingmeier, V., Meyer, M., Niven, L., Panzer, L., Partelow, S., Rau, A.-L., Sasaki, R., Abson, D.J., Lang, D.J., Wamsler, C. & von Wehrden, H. (2015) A review of urban ecosystem services: six key challenges for future research. *Ecosystem Services*, **14**, 98–112.

- Lundholm, J.T. (2015) Green roof plant species diversity improves ecosystem multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 726–734.
- Lundholm, J., MacIvor, J.S., Macdougall, Z. & Ranalli, M. (2010) Plant species and functional group combinations affect green roof ecosystem functions. , **5**.
- Lundholm, J., Tran, S. & Gebert, L. (2015) Plant functional traits predict green roof ecosystem services. *Environmental Science and Technology*, **49**, 2366–2374.
- MacIvor, J.S., Margolis, L., Puncher, C.L. & Carver Matthews, B.J. (2013) Decoupling factors affecting plant diversity and cover on extensive green roofs. *Journal of Environmental Management*, **130**, 297–305.
- MacIvor, J.S., Ranalli, M. A & Lundholm, J.T. (2011) Performance of dryland and wetland plant species on extensive green roofs. *Annals of botany*, **107**(4), 1-9.
- Mentens, J., Raes, D. & Hermy, M. (2006) Green roofs as a tool for solving the rainwater runoff problem in the urbanized 21st century? *Landscape and Urban Planning*, **77**, 217–226.
- Monterusso, M.A., Rowe, D.B. & Rugh, C.L. (2005) Establishment and Persistence of Sedum spp. and Native Taxa for Green Roof Applications. *HortScience*, **40**, 391–396.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (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**, 356–363.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R.R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K.K.Y. & Rowe, B. (2007) Green roofs as urban ecosystems: Ecological structures, functions, and services. *BioScience*, **57**, 823–833.
- Oke, T.R. (1973) City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment Pergamon Press*, **7**, 769–779.
- Onmura, S. (2001) Study on evaporative cooling effect of roof lawn gardens. *Energy and Buildings*, **33**, 653–666.
- Ouldboukhithine, S.-E., Belarbi, R. & Sailor, D.J. (2014) Experimental and numerical investigation of urban street canyons to evaluate the impact of green roof inside and outside buildings. *Applied Energy*, **114**, 273–282.

- Ouldboukhitine, S.E., Spolek, G. & Belarbi, R. (2014) Impact of plants transpiration, grey and clean water irrigation on the thermal resistance of green roofs. *Ecological Engineering*, **67**, 60–66.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models R package version 3. 1–122.
- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Razzaghmanesh, M., Beecham, S. & Kazemi, F. (2014) The growth and survival of plants in urban green roofs in a dry climate. *Science of the Total Environment*, **476–477**, 288–297.
- Retzlaff, W., Ebbs, S., Alsup, S., Morgan, S., Woods, E., Jost, V. & Luckett, K. (2008) What is that running off my green roof? *Conference Proceedings of the Sixth Annual Greening Rooftops for Sustainable Communities Conference Awards and Trade Show. Baltimore, MD, April 30 – May 2..*
- Rowe, D.B., Getter, K.L. & Durhman, A.K. (2012) Effect of green roof media depth on Crassulacean plant succession over seven years. *Landscape and Urban Planning*, **104**, 310–319.
- Schneider, C. A, Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671–675.
- Seidl, M., Gromaire, M.C., Saad, M. & De Gouvello, B. (2013) Effect of substrate depth and rain-event history on the pollutant abatement of green roofs. *Environmental Pollution*, **183**, 195–203.
- Taha, H., Akbari, H. & Rosenfeld, A. (1991) Heat island and oasis effects of vegetative canopies: Micro-meteorological field-measurements. *Theoretical and Applied Climatology*, **44**, 123–138.
- Thuring, C.E., Berghage, R.D. & Beattie, D.J. (2010) Green goof plant responses to different substrate types and depths under various drought conditions. *Hortechonology*, **20**, 395–401.
- United Nations Population Division, Population Estimates and Projections Section. (2014) World urbanization prospects: The 2012 Revision [database online]. Updated April 2014. Available at: <http://esa.un.org/wpp/>.

- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J. a, Rugh, C.L., Fernandez, R.T. & Xiao, L. (2005a) Green roof stormwater retention: effects of roof surface, slope, and media depth. *Journal of environmental quality*, **34**, 1036–44.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J.A., Rugh, C.L. & Xiao, L. (2005b) Watering Regime and Green Roof Substrate Design Affect Sedum Plant Growth. *HortScience*, **40**, 659–664.
- Ville de Paris (2012) Toitures végétalisées : cahiers techniques. <https://api-site.paris.fr/images/120425.pdf>
- Vijayaraghavan, K. (2016) Green roofs: A critical review on the role of components, benefits, limitations and trends. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, **57**, 740–752.
- Vijayaraghavan, K., Joshi, U.M. & Balasubramanian, R. (2012) A field study to evaluate runoff quality from green roofs. *Water research*, **46**, 1337–45.
- Ward, K., Lauf, S., Kleinschmit, B. & Endlicher, W. (2016) Heat waves and urban heat islands in Europe: A review of relevant drivers. *Science of the Total Environment*, **569–570**, 527–539.

Table 1. Substrates characteristics (mean $\pm$ SE)

Soil characteristics	Natural soil	Artificial substrate
Type	Sandy-loam	Pozzolan-peat
Dry bulk density (kg.m^{-3})	1.6 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.02
Saturated bulk density (kg.m^{-3})	2.1 $\pm$ 0.03	1.5 $\pm$ 0.03
Water retention (% of dry soil)	33 $\pm$ 2.13	41 $\pm$ 2.99
C content (g.kg^{-1})	9.71 $\pm$ 0.26	51.14 $\pm$ 0.39
N content (g.kg^{-1})	0.74 $\pm$ 0.03	4.97 $\pm$ 0.04
pH	7.7 $\pm$ 0.09	7.4 $\pm$ 0.18

Table 2. Squared-R, degrees of freedom, F-values and significance for ANOVAs performed on fitted mixed effect linear models within artificial substrate for plant characteristics for plant characteristics **(a)** and ecosystem functions **(b)**. D stands for depth, Sps for species, V.type for vegetation type. R^2_m and R^2_c stand respectively for marginal and conditional squared R. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’.

a.

Measures	Model		ANOVA degrees of freedom/ F-values/significance							
	R^2_m	R^2_c		Depth	Vegetation type	Species	Depth* V.type	Depth* Species	V.type* Sps	D*V.type* Sps
Leaf transpiration	0.44	0.61	DF(num,den)	1,32	1,32	4,182	1,32	1,182	1,32	1,32
			F-value	8.348	0.159	39.093	0.382	5.910	2.017	3.340
			Significance	**		***		***		*
Plant height	0.76	0.76	DF(num,den)	1,32	1,32	4,334	1,32	4,334	4,32	4,32
			F-value	23.804	15.479	272.493	5.857	6.676	1.687	6.326
			Significance	***	***	***	*	***		***
Leaf area	0.86	0.87	DF(num,den)	1,1133	1,39	4,1133	1,1133	4,1133	4,39	4,1133
			F-value	61.967	13.540	1451.753	0.326	5.871	17.091	1.745
			Significance	***	***	***		***	***	
Green coverage	0.97	0.97	DF(num,den)	1,33	1,33	4,24	1,33	4,24	4,33	4,33
			F-value	9.888	1618.743	111.389	20.504	10.402	17.289	7.167
			Significance	**	***	***	***	***	***	***

b.

Measures	Model		ANOVA degrees of freedom/F-values/significance		
	R^2_m	R^2_c		Depth	Vegetation type Depth*Vegetation type
Cumulative rain runoff	0.94	0.94	DF(num,den)	1,28	5,28
			F-value	186.940	21.281
			Significance	***	***
Water retention	0.93	0.94	DF(num,den)	1,33	5,33
			F-value	114.115	86.260
			Significance	***	***
DOC concentrations	0.71	0.71	DF(num,den)	1,33	5,33
			F-value	57.582	1.920
			Significance	***	**
Nitrate concentrations	0.93	0.93	DF(num,den)	1,33	5,33
			F-value	18.474	86.766
			Significance	***	***
Canopy density	0.57	0.58	DF(num,den)	1,220	5,220
			F-value	46.348	46.913
			Significance	***	***
Green coverage	0.90	0,91	DF(num,den)	1,33	5,33
			F-value	40.541	51.316
			Significance	***	***

Table 3. Squared-R, degrees of freedom, F-values and significance for ANOVAs performed on fitted simple linear models within mixture treatments for plant characteristics **(a)** and ecosystem functions **(b)**. R^2_m and R^2_c stand respectively for marginal and conditional squared R. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’.

a.

Measures	Model		ANOVA degrees of freedom/ F-values/significance							
	R^2_m	R^2_c		Depth	Soil	Species	Depth* Soil	D* Species	Soil*Sps	D*Soil* Sps
Leaf transpiration	0.49	0.63	DF(num,den)	1,9	1,9	4,203	1,9	4,203	4,203	4,203
			F-value	2.408	8.459	57.418	0.025	3.791	2.049	1.256
			Significance		*	***		**		
Plant height	0.77	0.78	DF(num,den)	1,9	1,9	4,360	1,9	4,360	4,360	4,360
			F-value	13.834	0.009	299.146	3.929	4.734	6.314	4.462
			Significance	**		***		**	***	**
Leaf area	0.79	0.80	DF(num,den)	1,9	1,9	4,1147	9	4,1147	4,1147	4,1147
			F-value	18.977	10.158	1055.137	4.539	6.381	60.122	2.935
			Significance	**	*	***		***	***	*
Green coverage	0.92	0.92	DF(num,den)	1,9	1,9	4,48	1,9	4,48	4,48	4,48
			F-value	4.144	3.719	150.291	12.009	13.878	12.078	4.679
			Significance		*	***	**	***	***	**

b.

Measures	Model		ANOVA degrees of freedom/ F-values/significance			
	R^2			Depth	Substrate type	Depth*Substrate type
Cumulative rain runoff	0.91	0.94	DF(num,den)	1, 8	1,8	1,8
			F-value	162.238	1.804	0.352
			Significance	***		
Water retention	0.92	0.92	DF(num,den)	1,9	1,9	1,9
			F-value	99.586	16.930	17.045
			Significance	***	**	**
DOC concentrations	0.63	0.63	DF(num,den)	1,9	1,9	1,9
			F-value	10.650	2.400	5.821
			Significance	***		*
Nitrate concentrations	0.50	0.50	DF(num,den)	1,9	1,9	1,9
			F-value	6.313	3.443	1.340
			Significance	*		
Canopy density	0.19	0.32	DF(num,den)	1,9	1,9	1,9
			F-value	0.003	2.534	0.541
			Significance			
Green coverage	0.71	0,75	DF(num,den)	1,9	1,9	1,9
			F-value	7.06	17,38	8,67
			Significance	*	**	*

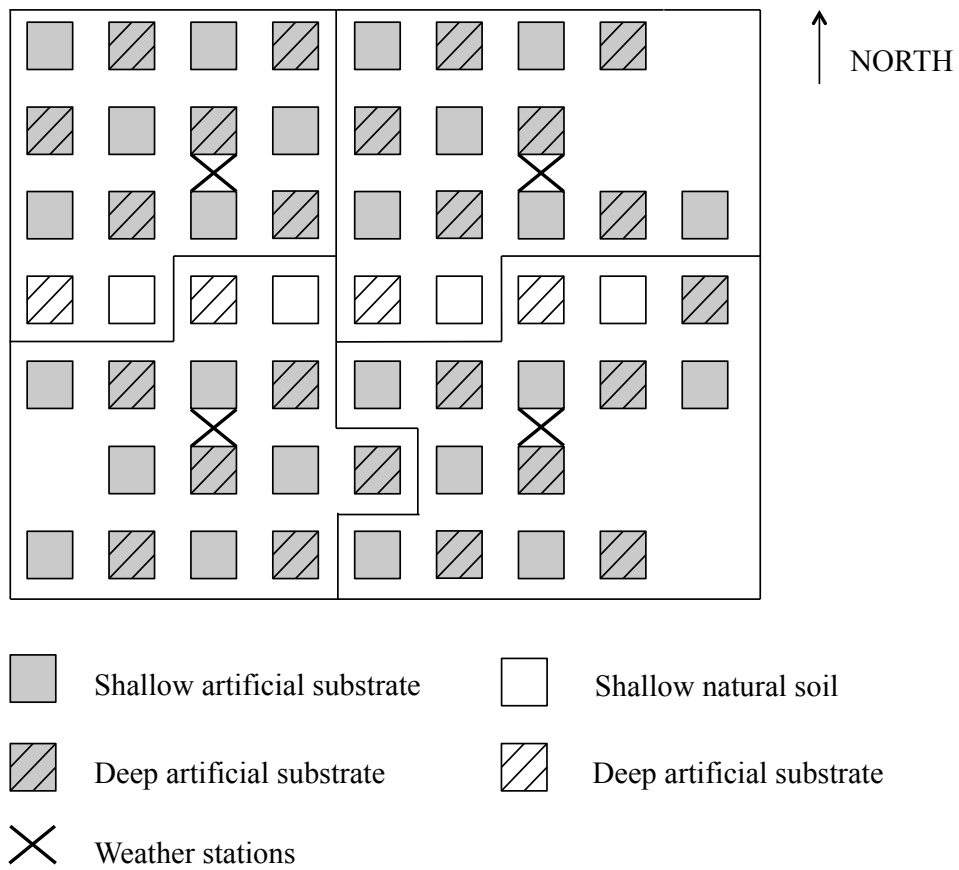


Fig. 1. Schematic representation of the experimental design.

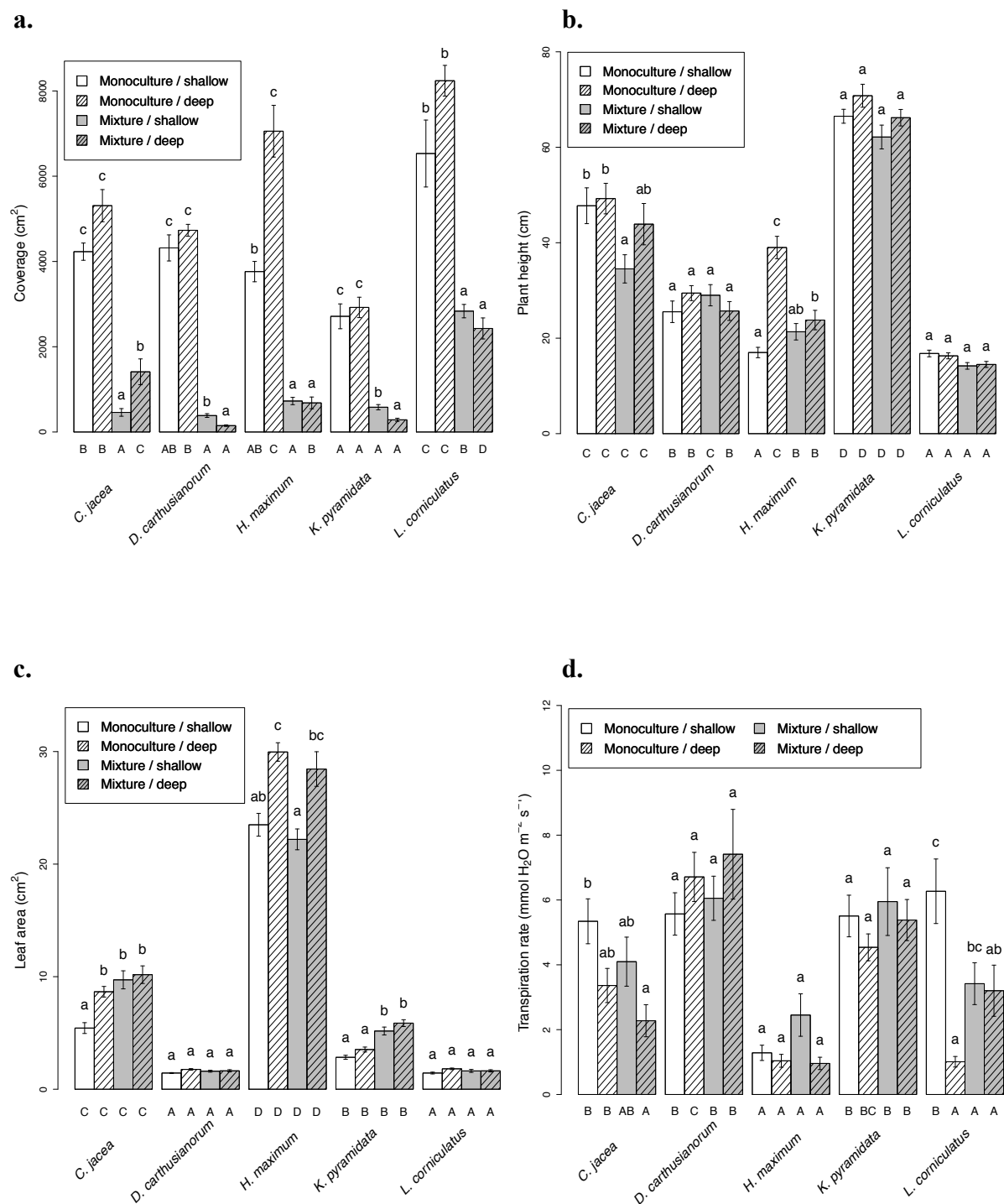


Fig. 2. Plant species characteristics as a function of vegetation type and substrate depth within the artificial substrate. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between depth/vegetation type treatments within each plant species. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between plant species within each depth/vegetation type treatment. **a.** Green coverage **b.** Plant height **c.** Leaf area **d.** Leaf transpiration.

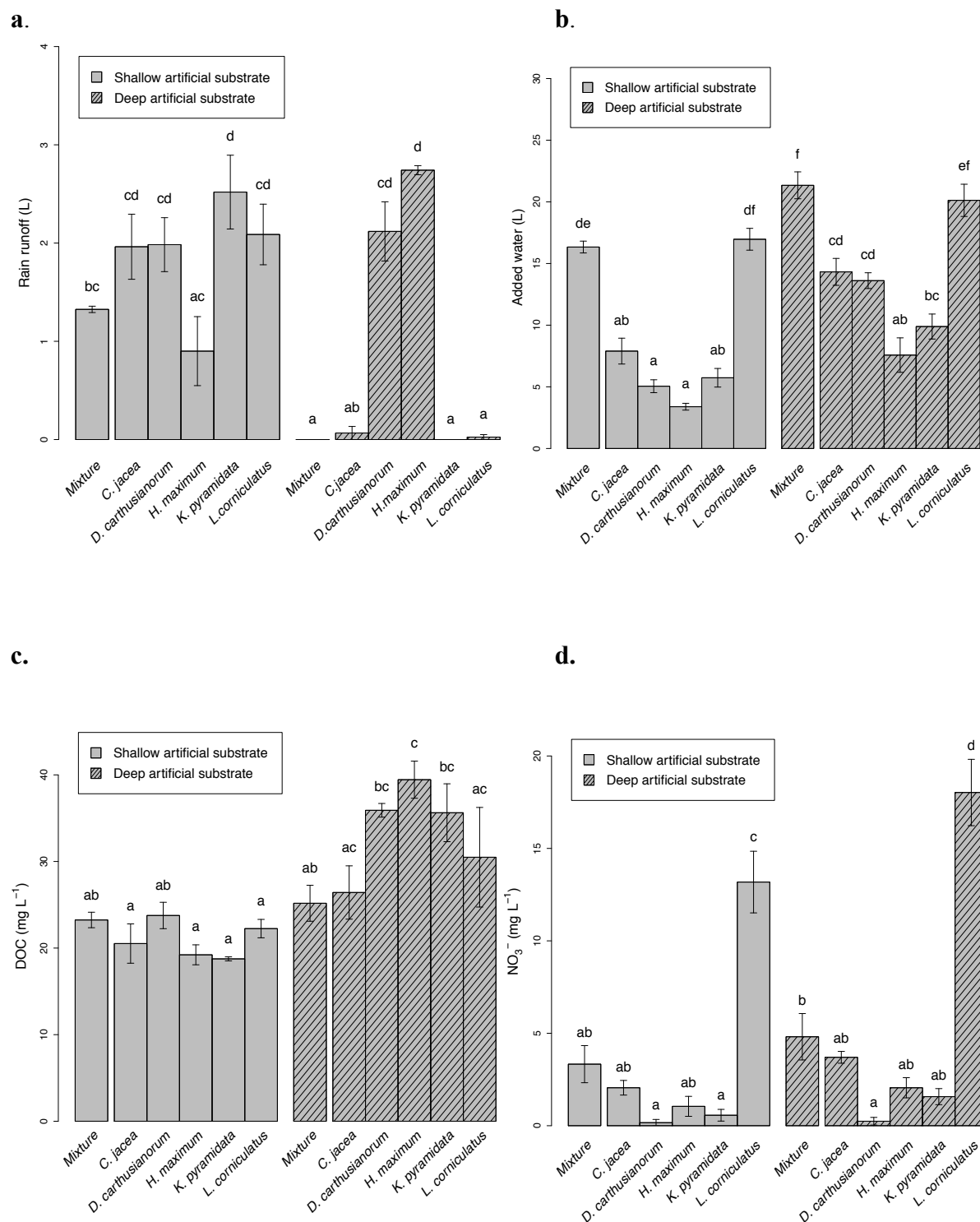


Fig. 3. Water-related functions as a function of vegetation type and substrate depth within the artificial substrates. a. Cumulated runoff quantity over spring 2015. **b.** Water retention (added water necessary to reach saturation during a simulated rain event). **c.** DOC concentration in runoff during the simulated rain event. **d.** Nitrate concentrations. Letters indicate differences ($p < 0.05$).

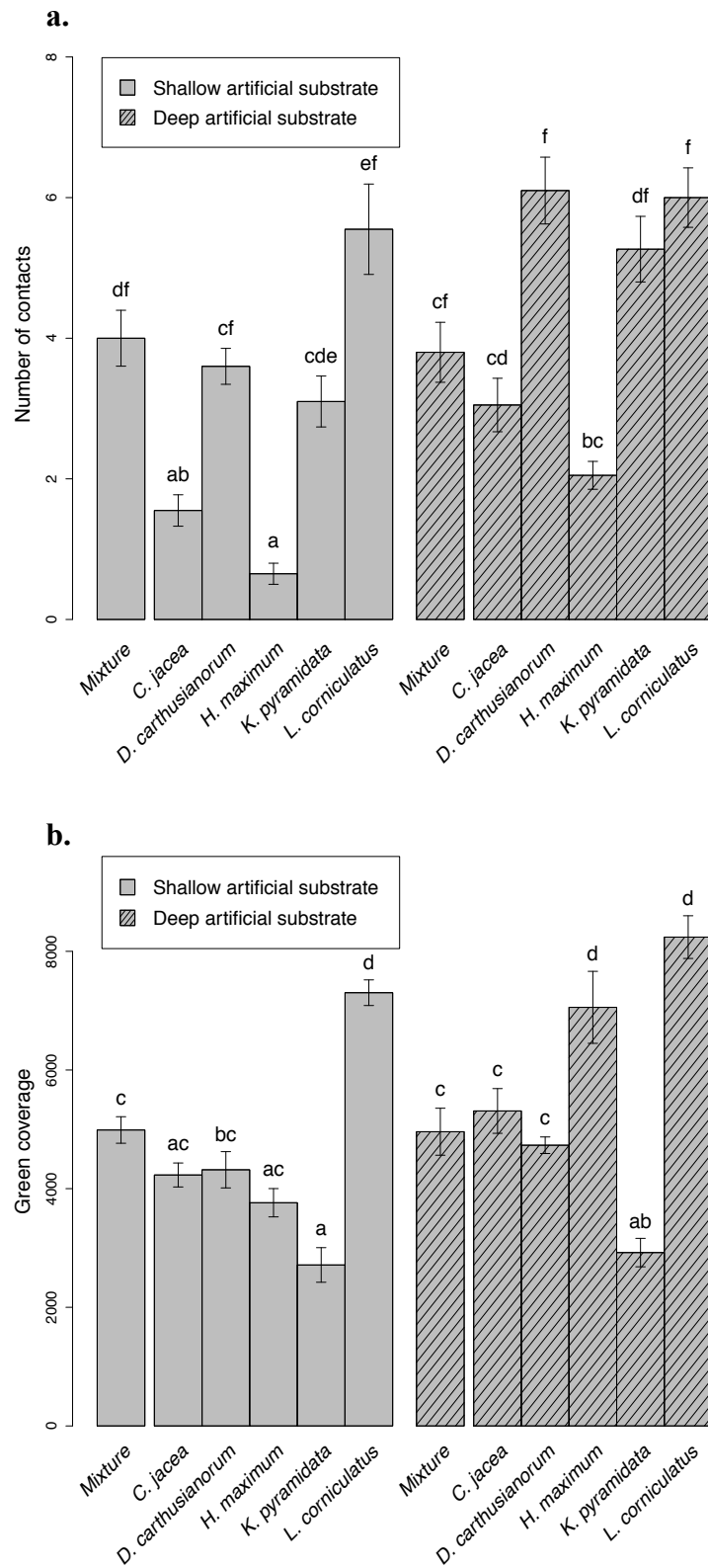


Fig. 4. Cover-related functions as a function of vegetation type and substrate depth within the artificial substrate. a. Canopy density as a number of contacts with the pine-frame. **b.** Green coverage. Letters indicate differences ($p < 0.05$).

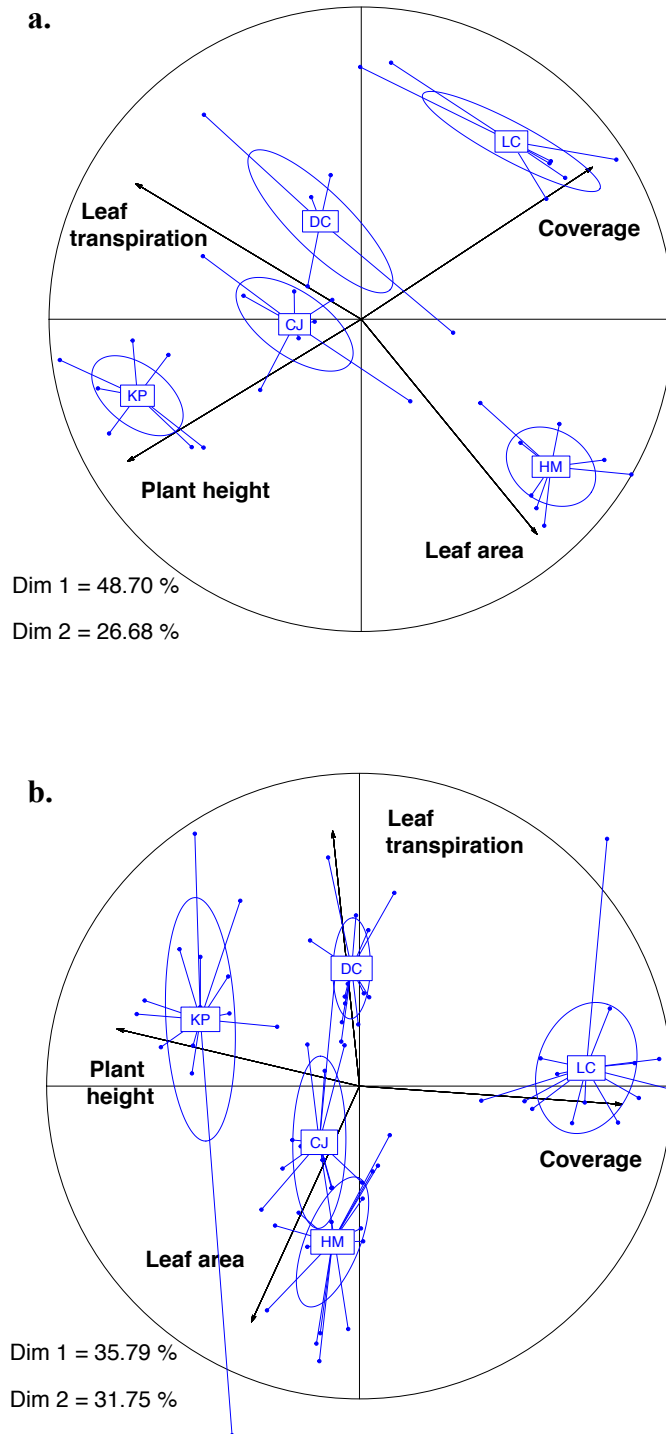


Fig. 5. Projection of plant characteristics on the first factorial plan of the principal component analysis for plants grown in monoculture (a) and in mixture (b). “Dim 1” stands for the first dimension (x-axis) and “Dim 2” for the second dimension (y-axis). Percentages represent the proportion of variance explained by the dimensions. Ellipses represent dispersion, with each species name places at the barycentre. CJ stands for *Centaurea jacea*, DC for *Dianthus carthusianorum*, HM for *Hylotelphium maximum*, KP for *Koeleria pyramidata*, LC for *Lotus corniculatus*.

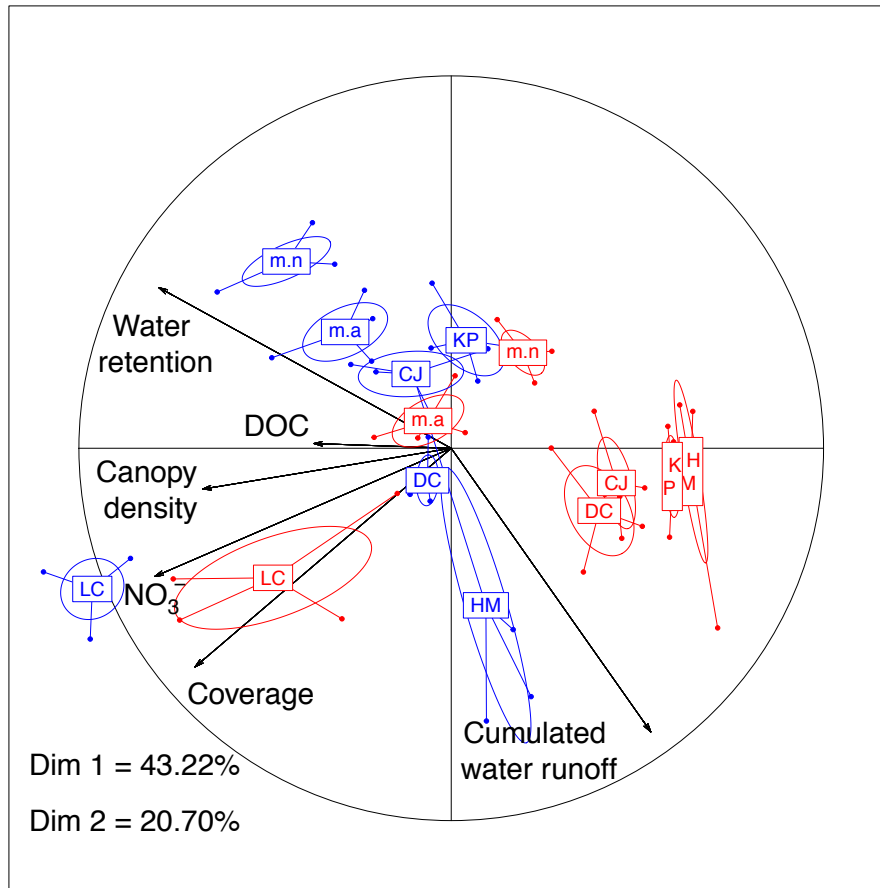


Fig. 6. Projection of ecosystem functions on the first factorial plan of the principal component analysis. “Dim 1” stands for the first dimension (x-axis) and “Dim 2” for the second dimension (y-axis). Percentages represent the proportion of variance explained by dimensions. Ellipses represent dispersion, with each species name places at the barycentre. CJ stands for *Centaurea jacea*, DC for *Dianthus carthusianorum*, HM for *Hylotelephium maximum*, KP for *Koeleria pyramidata*, LC for *Lotus corniculatus*. “m.n” stands for mixture grown in natural soil, “m.a” stands for mixture grown in artificial substrate”. Shallow treatments are in red and deep treatments are in blue.

Supporting information

Fig. S1. Plant species characteristics as a function of substrate depth and type within mixtures. Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between substrate type/depth treatments within each plant species. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between plant species within each depth/type treatment. **a.** Green coverage **b.** Plant height **c.** Leaf areal **d.** Leaf transpiration.

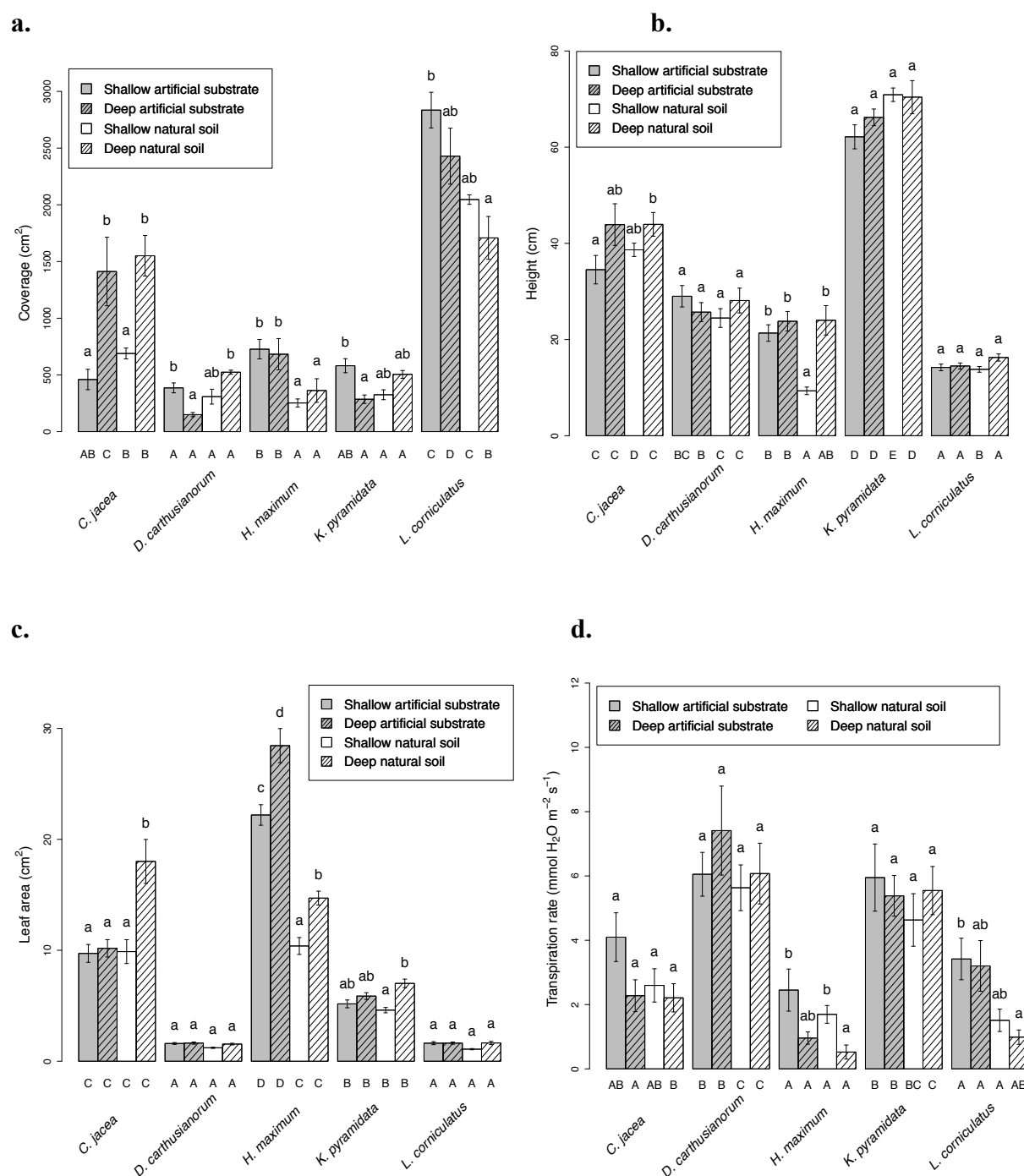
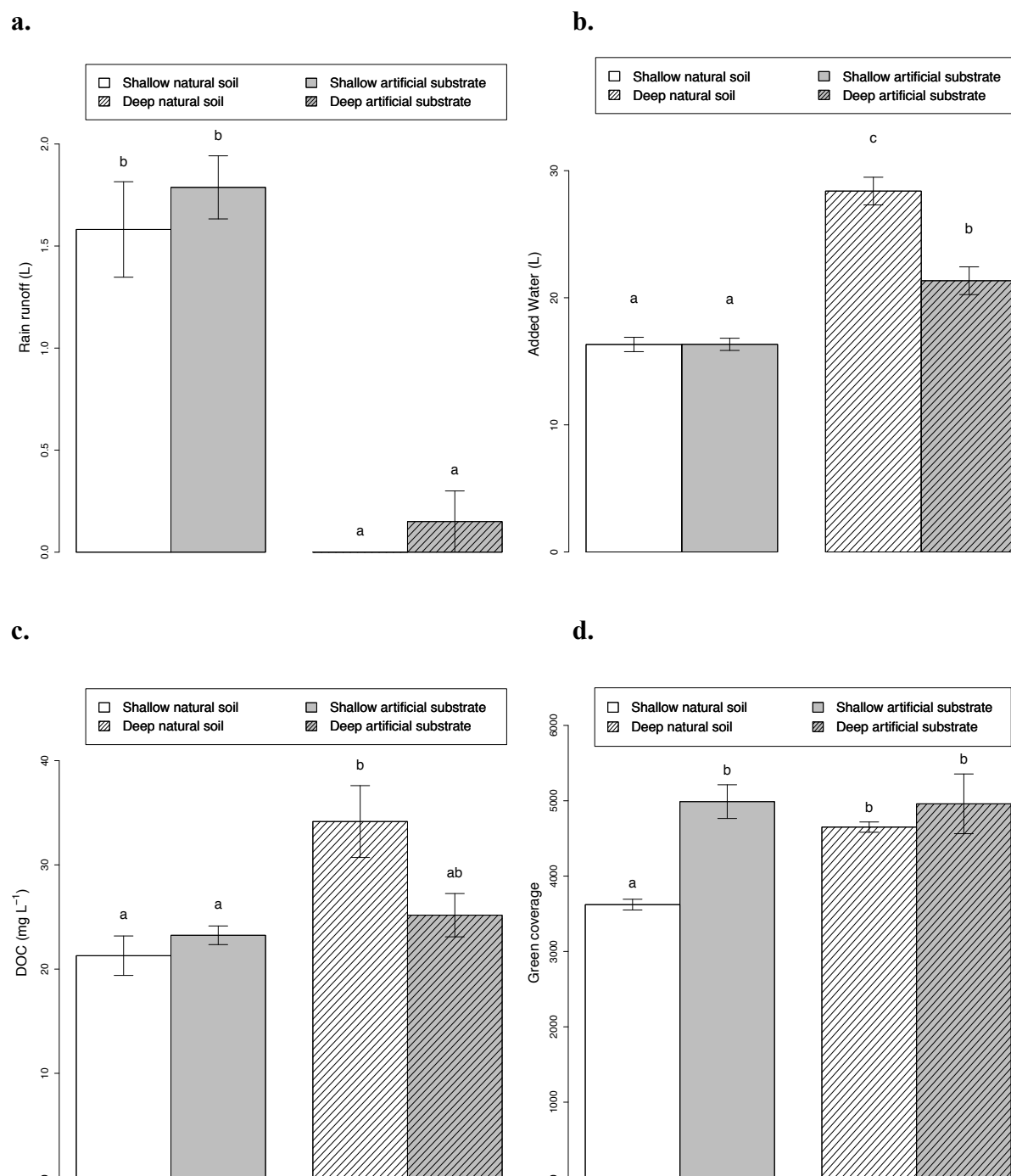


Fig. S2. Ecosystem functions as a function of substrate depth and substrate type within mixtures. **a.** Cumulated runoff quantity over spring 2015. **b.** Water retention (added water necessary to reach saturation during a simulated rain event). **c.** DOC concentration in runoff during the simulated rain event. **d.** Green coverage. Letters indicate differences ($p < 0.05$).



4.3 Conclusion et perspectives

Dans ce chapitre, nous avons montré en conditions réelles que la multifonctionnalité des toitures végétalisées résultait des interactions sols-plantes. Les espèces de plantes testées avaient des caractéristiques variées, relativement peu influencées par le type de substrat, la profondeur du substrat et le type de végétation (monoculture ou mélange).

Cette étude à l'échelle de la communauté et du toit a permis de confirmer certaines tendances observées en serre (*cf.* chapitre 3). Ainsi, la famille des Fabaceae était associée à des rejets en nitrate importants, mais à des rejets plus faibles en DOC et à une bonne rétention en eau. A l'inverse, la famille des Crassulaceae était associée dans les deux expérimentations à des rejets importants de DOC, des rejets faibles en nitrate et une faible rétention en eau.

Nous avons montré que la combinaison des cinq espèces permettait d'assurer de hauts niveaux de fonctions en ce qui concerne la rétention et la qualité de l'eau. Dans cette étude, nous avons donc mis en évidence un effet favorable de la diversité végétale sur la fourniture de services par les toits verts.

L'augmentation de la profondeur du substrat était globalement associée à des niveaux plus élevés de fonctions, mais également à des rejets en DOC plus importants. Plus généralement, les substrats peu profonds ont montré des niveaux de fonctions parfois élevés et similaires aux substrats profonds. Toutefois, nos systèmes étaient régulièrement arrosés. Or, un substrat moins profond conduit à une réserve d'eau plus faible, ce qui risque d'augmenter l'impact négatif des sécheresses sur la survie des plantes. Les substrats peu profonds présentent donc un potentiel intéressant en termes de qualité de services écosystémiques, mais nécessiteront vraisemblablement un entretien en termes d'apport en eau pour maintenir ces niveaux.

Ce chapitre confirme l'importance des interactions sols-plantes dans le fonctionnement écosystémique des toitures végétalisées et des services écosystémiques qui en résultent. Pour autant, nous ne sommes jusqu'à présent qu'intéressés à des fonctions associées aux services de régulation. Dans le chapitre suivant, à l'aide du même dispositif expérimental, nous chercherons à caractériser des fonctions associées à un service de support : la pollinisation.

Chapitre 5. Effets des caractéristiques du substrat et de la communauté végétale sur les interactions plantes-pollinisateurs

5.1 Introduction du chapitre

Les deux expérimentations précédentes ont permis de montrer que les interactions sols-plantes déterminaient des fonctions importantes associées aux services de régulation (quantité et qualité de eaux de ruissellement, services thermiques), qui sont les plus régulièrement mis en avant dans la littérature et par les maîtres d'œuvre et d'ouvrage. Les trois autres catégories de services (culturels, production, support) ont à l'inverse reçues une attention moins importante (*cf.* chapitre 1). Dans le chapitre 5, je me suis focalisé sur l'attractivité des toitures vis-à-vis des insectes pollinisateurs, une fonction associée au service de support de pollinisation. Favoriser l'attractivité vis-à-vis des insectes pollinisateurs permet d'améliorer la durabilité de la toiture végétalisée. Par ailleurs, la diversité des communautés de pollinisateurs joue un rôle fondamental dans le maintien de communautés de plantes variées (Fontaine *et al.* 2006). En ce sens, favoriser l'attractivité des toitures vis-à-vis de communautés de pollinisateurs diversifiées peut favoriser la biodiversité à l'échelle de la ville.

Ce chapitre repose sur le même dispositif expérimental que le chapitre 4 : 56 mésocosmes (81 x 81cm) installés sur une toiture parisienne (ICADE, 19e arrondissement de Paris). Cinq plantes issues de 5 familles ont été plantées en monoculture ou en mélange: *Centaurea jacea* (Asteraceae), *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae), *Hylotelephium maximum* (Crassulaceae), *Lotus corniculatus* (Fabaceae) et *Koeleria pyramidata* (Poaceae). Deux profondeurs (10 et 30 cm) et deux types de substrat (substrat artificiel et sol naturel) ont été testés. A l'exception de *Koeleria pyramidata*, toutes les espèces sont pollinisées par les insectes. 6 groupes fonctionnels d'insectes pollinisateurs ont été définis : les abeilles domestiques, les abeilles solitaires, les bourdons, les syrphes, les lépidoptères et les coléoptères.

A l'aide de comptages de fleurs et d'évènements de butinages, nous nous sommes posés les questions suivantes : **(1)** La fréquence des visites et la diversité fonctionnelle des pollinisateurs sont-elles affectées par la profondeur et le type du substrat ? **(2)** La fréquence des visites et la diversité fonctionnelle des pollinisateurs sont-elles favorisées lorsque les plantes sont cultivées en mélange? Le détail de cette expérimentation, ses résultats et l'interprétation que nous en avons faite sont présentés dans la partie suivante.

5.2 Plant-pollinator interactions on green roofs are mediated by substrate characteristics and plant community

Dusza, Y., Kraepiel, Y., Barot, S., Dajoz, I., Lata, J-C., Abbadie, L., Raynaud, X.

5.2.1 Abstract

1. Green roofs are often set up to promote ecosystems functions and services in urban environments. Here we aim to assess how green roof design can impact their attractiveness to pollinators and on their overall ability to help sustain pollination in urban areas.

2. We experimentally tested the influence of plant community composition, substrate type and substrate depth on the diversity and frequency of plant-pollinator interactions, using mesocosms set on a rooftop in Paris (Ile-de-France, France). The experimental design tested for the impact of two substrate depths (10 vs. 30 cm) and two levels of community mixture using 5 plant species (monocultures vs. mixture with all 5 species). In the case of plant mixtures, we also tested the effect of substrate types (natural soil vs. artificial substrate). On each mesocosm, we counted the number of floral units and recorded the visits by pollinators once a week during two months.

3. The pollinator assemblage visiting plant communities included 4 functional groups of pollinators: domesticated honey bees, bumble bees, solitary bees and syrphidae flies, in variable proportions depending on the composition of the plant community. Monocultures led to more floral units and visits than mixtures.

4. Increased substrate depth led to more floral units and visits but had variable effects on pollinator community composition.

5. In mixtures, plants grown in the natural soil had less floral units but were more attractive to pollinators. However, they were visited by a less diverse pollinator community compared to mixtures growing on artificial substrate.

6. *Synthesis*: This paper provides, for the first time, evidence that plant-pollinator interactions on green roofs can be modulated by substrate type, substrate depth and plant community. We suggest that combining plant species with diverse flowering phenologies can globally enhance pollination services. When possible, increasing substrate depth can result in higher levels of pollination.

5.2.2 Introduction

Urbanisation is a major cause of the global pollinator decline (Potts *et al.* 2010) because of associated habitat destruction and fragmentation. Green roofs, when located in urban environments, could thus support pollinators in cities (Oberndorfer *et al.* 2007), in addition to providing other ecosystem services such as regulation of water runoff quantity and quality, urban heat island mitigation, air quality improvement, sound proofing or buildings thermal protection. Designing green roofs to improve their attractiveness to pollinators has two purposes: supporting other roof plant communities themselves, but also supporting flowering species in urban environments, as more than 80% of flowering plants are insect-pollinated (Ollerton *et al.* 2011) and pollinator community diversity plays a key role in the sustainability of diverse plant communities (Fontaine *et al.* 2006). Overall, this should help promoting biodiversity at the whole city scale

Studies on green roof pollination have mainly focused on the identification and quantification of pollinating insects species on green roofs compared to ground level, with a particular emphasis on bees (super-family Apidae). For example, Colla, Willis & Packer (2009) showed that the diversity of bees on a green roof in Toronto (Ontario, Canada) was not different from ground level. On the contrary, Tonietto *et al.* (2011) and Ksiazek, Fant & Skogen (2012) found that native bees in Chicago (Illinois, United States) were present on green roofs but at lower abundance and diversity than in other urban habitats.

However, there is a controversy concerning the status and species diversity of bees in urban habitats. On the one hand, there is increasing evidence that cities are not depauperate environments when considering their abundance (Winfree, Griswold & Kremen 2007) or diversity (Carré *et al.* 2009; Fortel *et al.* 2014), probably because of the multiplication of micro-habitats and foraging resources (Potts *et al.* 2010). On the other hand, there is evidence that urbanization reduces the functional diversity of bee species assemblages, with a shift from small specialist to large generalist species such as honeybees or bumble bees (Geslin *et al.* 2013, Deguines *et al.* 2016). This is consistent with Braaker *et al.* (2013) and MacIvor, Ruttan & Salehi (2015), who showed that honeybees and bumblebees have, as generalist pollinators, the capacity to cover long horizontal and vertical distances and can forage from patches to patches in densely constructed areas. Taken together, these results stress out the need to design pollinator-friendly habitats in urban environments.

Inventories have stressed the presence of diverse arthropod groups on green roofs, including other pollinating groups such as Lepidopterae, Syrphidae and Coleopterae. Madré *et al.* (2013) studied arthropod communities of 135 green roofs in France and found that more complex vegetation enhanced arthropod species richness and abundance. MacIvor & Lundholm (2011) found that insect richness and abundance was higher on ground level than on a rooftop in Toronto. In contrast, Kadas (2006) found higher insect abundance on green roofs than at ground level.

However, composition of communities and the actual pollination service may differ in many ways. Specialist species may use the roof as a habitat, but not as a foraging resource. Ksiazek, Fant & Skogen (2012) observed that green roofs were not pollen limited compared to ground level. MacIvor, Ruttan & Salehi (2015) measured pollen carried by bees and found that visits from middle and large size bees occurred more often than those of small bees, thus potentially leading to pollen limitation for some plant species. However, to our knowledge, no direct observation of plant-pollinator interactions has been carried out on green roofs.

Improving green roof attractiveness to pollinating insects may be achieved through diverse ways. Green roof substrates are known to have high nutrient content (Dusza *et al.*, 2016), as they are designed to allow rapid plant growth. Modifying the availability of nutrients by changing substrate composition or substrate depth is likely to alter floral traits related to pollinator attractiveness, as it has been shown in natural ecosystems (Burkle & Irwin 2010; Gorden & Adler 2013). Also, a high diversity of plant species may facilitate pollination (Ghazoul 2006). Likewise, mixing plants with varying flowering phenologies is likely to extend the foraging season and attract a larger array of pollinators. Though, none of these mechanisms has been tested on green roofs to date.

This study examines the influence of plant community diversity, substrate type and substrate depth on abundance and diversity of visiting insect pollinators, focusing on the impact of these parameters on pollinator assemblage and visitation frequency .

Using an experimental approach with plant mesocosms located on a rooftop in Paris (Ile-de-France, France), we focused on the following questions:

- Are visitation frequency and functional diversity of pollinators affected by substrate depth and substrate type ?
- Are visitation frequency and functional diversity of pollinators enhanced when plants are grown in mixture?

5.2.3 Material and methods

5.2.3.1 EXPERIMENTAL SITE AND MESOCOSMS

The experimental site (48°54'06N, 2°22'23E) was located in the city of Paris (Ile-de-France, France,) under subatlantic climat. The experimentation took place on a roof 30 m above ground level. The roof was North-South exposed and was surrounded by two buildings 6 m taller on its west and East sides. We installed 56 mesocosms (0.8x0.8 m²) made of wooden trays covered, in the inside by a waterproof membrane. Half of the mesocosms were 20 cm high, while the other half were 40 cm high. The bottom of each mesocosm was covered with a drainage layer consisting of a geotextile membrane with 1 cm diameter perforated pipe (Teradrain FD200T1, Terrageos, Veurey Voroize, France) crossing the tray in the middle. A hole was drilled in the lowest part of the tray to connect the drainage pipe with a waterproof silicone tube to allow for drainage. A slight slope was set up (1.2%) to allow for water to flow out of the mesocosms.

5.2.3.2 SOIL MATERIAL

Two different substrate types were used. The first was a substrate commercialised for green roofs, based on pozzolan (porous volcanic rock) and peat (i.D. Flore SP, Le Prieuré – Vegetal i.D., Moisy, France), thereafter named “artificial substrate”. The second was a natural sandy loam soil taken from a temperate grassland site (CEREED-Ecotron Ile-de-France, Saint Pierre-lès-Nemours, France), thereafter named “natural soil”. Roots, plant debris and stones were removed from the natural soil by sieving (<5mm) before homogenization. Substrate characteristics are summarized in Table 1.

5.2.3.3 PLANT MATERIAL

Mesocosms were planted with monocultures or 5 species mixtures of *Centaurea jacea* (Asteraceae), *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae), *Hylotelephium maximum* (Crassulaceae), *Koeleria pyramidata* (Poaceae) and *Lotus corniculatus* (Fabaceae). All species except *K. pyramidata* were insect-pollinated species. The chosen species were all native to the Ile-de-France region (France) and were listed as species suitable for green roofs (Dunnett and 2008; Snodgrass and Snodgrass (2009).

Seed germination was carried out under greenhouse conditions (University Pierre et Marie Curie, Paris, France), and seedlings at least 5 cm tall were planted in mesocosms on

July 4th, 2014. 25 plants were planted in each mesocosm on a regular grid spaced by 13,5 cm. During the first two months, to ensure optimal growth conditions at the start of the experiment, mesocosms were watered once a week, with 10 L per mesocosm.

5.2.3.4 EXPERIMENTAL DESIGN

The experimental design is shown in Fig. 1. Artificial substrate mesocosms were planted with either a monoculture of one of the five species (25 plants), or a mixture of the five species (5 plants of each species) while natural soil mesocosms were only planted with the 5 species mixture. For each substrate type, mesocosms were filled with either 10 cm or 30 cm of substrate, thereafter named “shallow” or “deep” treatments, respectively. Each combination of treatments was replicated 4 times, making a total of 8 natural soil mesocosms (2 depths, mixture only) and 48 artificial mesocosms (2 depths, 6 vegetation types: 5 monocultures + 1 mixture). In mixtures, individuals of each species were assigned a randomly chosen position within the mesocosm.

Because higher buildings around the roof could lead to heterogeneity in climatic parameters, the roof was divided into four blocs, each containing one replicate of all experimental treatments. Each bloc was equipped with a weather station (Vantage pro II, Cima technologie, Montanay, France). No difference between blocs was detected in the daily amount of light, rain and temperatures during the whole experiment. Monthly air temperature during the study period were 19.3°C (June), 21.6°C (July) and 21.9°C (August). End of June-beginning of July was characterized by a heat wave, with a maximum air-temperature of 42°C measured at 5.30 pm on July, 1st. During the pollination experiment, mesocosms received 57 mm from natural rain. Each mesocosm was watered with 5 L of water when rain did not occur for 7 consecutive days to limit water stress.

5.2.3.5 PLANT-POLLINATOR OBSERVATIONS

Plant-pollinator interactions were recorded between June 10th and August 12th 2015, which encompassed the flowering peaks of all species: the earliest species (*D.carthusianorum*) had its flowering peak during the first half of June, while the latest species (*H.maximum*) had its flowering peak at the beginning of August. An observation round was carried out about once a week. During a round, all visits by flower-visiting insects foraging on the experimental plant communities were recorded for 5 minutes on each

mesocosm. Observations were only carried out on sunny days, between 10 am and 5 pm, avoiding windy days. The order of observed mesocosms was modified at each round to limit the risk of a “time of day” effect. A visit was recorded when a pollinating insect landed on a flower and inserted its mouthparts in the corolla, thus collecting pollen and/or nectar.

Total attractiveness was defined for each mesocosm as the total number of visits from pollinators over the course of the experiment. Per plant mean attractiveness was calculated to represent the number of visits received by an individual plant and was obtained by dividing the number of visits by the number of plant individuals. (25 for monoculture, 5 for mixtures).

5.2.3.6 INSECT MORPHOLOGICAL GROUPS

We studied 6 morphotypes of pollinators (Geslin *et al.* 2013). Three groups were distinguished within the Apidae superfamily. 1. Bumblebees (species from the *Bombus* genus) 2. Solitary bees (group enclosing all Apidae species, except the *Bombus* genus and domesticated honey bees. 3. Domesticated honey bees (*Apis mellifera*). The 3 other groups were 4. Syrphidae 5. Lepidopterae 6. Coleopterae.

5.2.3.7 COUNT OF FLORAL UNITS

Before each observation round, flowers present in each mesocosm were evaluated: we directly counted open flowers of all species, with the exception of *C. jacea* for which we counted the number of capitulae. Thereafter, we refer to flowers and capitulae as “floral units”.

5.2.3.8 STATISTICAL ANALYSES

Data analyses were performed using the R statistical software (version 3.2.2; R Core Team, 2015). Due to the unbalanced design, analyses were performed within the artificial substrate to test for vegetation type and substrate depth effects and within the mixture treatment to test for substrate type and depth effects.

To evaluate whether total attractiveness differed between the mixture and the monoculture treatments, mean values obtained from each plant species in monocultures were summed and divided by 5 within each block to account for the difference in plant individuals of each species in monocultures (25) and mixtures (5 per species). Simple linear models were fitted with substrate depth and vegetation type as fixed factors. Pairwise comparisons were calculated from these different models using the Tukey-Kramer method (*lsmeans* package;

Lenth 2015). We used the same model construction for the analysis of the number of floral units.

We used analysis of covariance (ANCOVA) to test whether per plant attractiveness for each plant species was influenced by the per plant number of floral units and whether these relationships differed among growing conditions (vegetation type and substrate depth). For each species, the initial model was simplified using the AIC criteria.

To test whether the composition of the pollinating community foraging on a given plant species differed when grown on different combinations of vegetation type and substrate depth, a pairwise comparison test built in binomial proportions test was used (Newcombe, 1998).

When non-normal, data were log transformed. The same analyses were performed to test for a substrate type effect in mixtures, replacing “vegetation type” by “substrate type” in models.

5.2.4 Results

5.2.4.1 EFFECT OF VEGETATION TYPE AND SUBSTRATE DEPTH IN ARTIFICIAL SUBSTRATE TREATMENTS

Number of floral units and total attractiveness

The number of floral units was 2 times higher in shallow monoculture treatments compared to shallow mixtures and 5 times higher in deep monoculture treatments compared to deep mixtures (Table 2, Fig. 2a). A depth effect was found only for monocultures, with about 2 times more floral units per plant when plants were grown in deep substrate.

Accordingly, total attractiveness per plant followed the same trend and was, on average, 3 times higher for plants grown in monocultures compared to plants grown in mixture in the deep treatments and 5 times higher in the shallow treatment (Table 2, Fig. 2b). A depth effect was found only for monocultures, with on average twice more visits per plant when plants were grown in deep substrate.

Per plant attractiveness for each plant species

For all plant species, the number of visits per plant was positively correlated to the number of floral units per plant (Table 3). Substrate depth and vegetation type had no influence on attractiveness of *D. carthusianorum* and *L. corniculatus* (Fig. 3b & 3d). On the contrary, attractiveness of *C. jacea* and *H. maximum* was affected by both vegetation type and substrate depth. *H. maximum* had a higher number of floral units per plant when grown in monoculture compared to the other treatments (Fig. 3c). This was similar for *C. jacea*, although the number of floral units had no effect on attractiveness in shallow monoculture treatments (Fig. 3a).

Composition of pollinator communities

Among the 6 pollinators morphotype groups studied, no Lepidopterae nor Coleopterae species were observed. Whatever the treatment, *C. jacea* was mostly visited by solitary bees (a), *D. carthusianorum* (Fig. 4b) and *H. maximum* (Fig. 4c) by honeybees. *L. corniculatus* was mostly visited by bumblebees except when grown in deep monoculture treatment where a shift towards solitary bees as the dominant visiting species was observed (Fig. 4d). In the following, we first describe effects of diversity on the proportions of pollinators, before analysing depth effects.

Proportions of pollinators were differentially affected by substrate depth, vegetation type and plant species. In the case of *C. jacea*, the most homogenous composition was found for mixture in deep substrate, as solitary bees accounted for about 43%, honey bees for 34 % and bumblebees for 23 % of the total number of visits (Fig. 4a). On the three other treatments, solitary bees accounted from 52 % (shallow substrate/ monoculture) to 75% of the total number of visitors (shallow substrate / mixture).

Concerning *D. carthusianorum*, both monocultures were characterized by at least 75 % of honey bees (Fig. 4b). By comparison, both mixtures lead to more homogenous communities, with the proportion of honey bees reduced down to 46%.

For *H. maximum*, the less diverse visiting community was found in mixture grown in deep substrate, as honeybees accounted for almost 91 % of total pollinators (Fig. 4c). Both shallow treatments lead to proportions of honey bees below 70 %, but the mixture treatment presented the most homogenous community, as bumblebees and solitary bees were almost equally represented (about 15 %), while monoculture was almost uniquely represented by solitary and honey bees.

Concerning *L. corniculatus*, the most homogenous community was found for the monoculture treatment planted in deep substrate, with proportions of 29, 30 and 37 % of respectively bumblebees, honey bees and solitary bees (Fig. 4d). By comparison, bumblebees accounted for at least 60 % of total pollinators for all other treatments. However, Syrphid flies accounted for 22 % of visitors in monocultures planted in shallow substrate, while this proportion did not reach 7 % for all other treatments. -

5.2.4.2 EFFECT OF SUBSTRATE TYPE AND DEPTH IN MIXTURE TREATMENTS

Only mixtures were grown in both substrate types. Here we focus on the influence of substrate type and depth on pollinator visitation frequency and community composition in mixtures.

Total and per plant attractiveness

While no depth effect was found on the total number of floral units, there were 2 times more floral units on artificial substrate treatments than on natural soil treatment within each depth (Table 4, Fig. 5a). However, neither substrate type nor depth had an effect on the total attractiveness of mixtures (Table 4, Fig. 5b).

Attractiveness of *D. carthusianorum* and *H. maximum* was independent of the number of floral units, substrate type and substrate depth (Table 5). Per plant attractiveness was

positively correlated to the number of floral units for *C. jacea* (Fig. 6a) and *L. corniculatus* (Fig. 6b). There was also a substrate type effect, both on the intercept and slope of the relationship: in the case of the natural soil, the addition of one floral unit had a higher attractive effect than for the artificial substrate.

Composition of pollinator communities visiting mixtures

Substrate type and depth had variable effects on pollinator communities according to plant species. For *C. jacea*, the most homogenous visiting community was found for the deep artificial substrate treatment, that was the only treatment where solitary bees did not reach 50% of total visitors (Fig. 7a).

Concerning *D. carthusianorum*, only honey bees visited plants on deep natural soil treatment, while about 40 % of bumble bees were present in the other treatments (Fig. 7b).

Similarly, only honey bees were observed on *H. maximum* grown on shallow natural soil (Fig. 7c) while on shallow artificial substrate *H. maximum* received up to 15% visits by bumble bees and solitary bees.

Concerning *L. corniculatus*, distinct patterns were found for each substrate type. In the artificial substrate, bumble bees accounted for the majority of pollinators, while honey bees accounted for the majority of visitors in natural soil (Fig. 7d). Solitary bees and Syrphidae flies were more represented in the natural soil treatment, though differences were small.

5.2.5 Discussion

5.2.5.1 PLANT COMMUNITY AND ATTRACTIVENESS TO POLLINATORS

There is growing evidence that promoting plant species diversity when designing a green roof can result in improved ecosystem multifunctionality and services (Lundholm 2015; Dusza et al. 2016). However, this role of diversity has not been studied regarding plant-pollinator interactions. Here, plants with diverse flowering phenologies were used, allowing the continuous presence of flowers and pollinators from late May to early September. Monocultures produced more flowers, which induced more plant-pollinator interactions than mixtures. An hypothesis explaining this difference could be that the unity of floral display within monocultures may induce a stronger visual cue to pollinators. Alternatively, competition for nutrient between the different species in mixtures could have led to a decrease in floral units numbers (Flacher *et al.* 2015), since producing flowers can be costly (Snow, 1989).

Plant species had a strong role in determining the composition of the visiting community. *H. maximum* attracted almost exclusively honeybees while *C. jacea* was mostly visited by solitary bees and *L. corniculatus* attracted a strong proportions of bumblebees. Overall, communities were almost exclusively composed from Apidae species. If up to 20% of Syrphidae have been observed, no Lepidopterae species nor Coleopterae species were found foraging during the two months of observation. Our results are consistent with other studies reporting that urban areas are profitable to bees (Winfree, Griswold & Kremen 2007) because of their generalist ability to fly from patches to patches and forage a large set of plant species (Biesmeijer et al. 2006, Geslin *et al.* 2013). This is also consistent with studies on green roof showing high bees abundance (Colla, Willis & Packer 2009; Tonietto *et al.* 2011; Ksiazek, Fant & Skogen 2012). However, because we wanted to use a non-intrusive method, no capture was carried out on pollinators, which prevented us to identify pollinators at the species level.

Our results showed that growing conditions, both in terms of soil and vegetation type, played an important role in the diversity of attracted pollinators. This raises the question of the type of pollinator community that can be promoted on green roofs. In many urban environments, measures to promote pollination mainly focus on a single generalist pollinator species, the domesticated honeybee *Apis mellifera* (Geslin *et al.* 2013). In the city of Paris,

where the experience was carried out, more than 600 hives have been installed since the first one in 1856, making a mean of 4.6 hives per km² (Paris city council, 2016). However, there are growing concerns and controversies about promoting honeybees instead of native or wild-pollinators (Aebi *et al.* 2012; Ollerton *et al.* 2012), even though there is evidence that wild pollinators can ensure efficient pollination (Garantonakis *et al.* 2016). Because honeybees were strongly represented and have the ability to forage from ground to roofs and from patches to patches (Braaker *et al.* 2013), treatments which reduced proportions of honey bees shall be preferred. However, in our experiment, the effect of vegetation type or depth on attractiveness to honey bees were highly variable between plant species. As each plant species was associated with a particular pollinator community, other species should be tested in order to promote other pollinator groups.

5.2.5.2 SUBSTRATE DEPTH AND ATTRACTIVENESS

Surprisingly, increasing substrate depth had an effect on floral units and total attractiveness only when plants were grown in monoculture and not in mixtures. This suggests that, in mixtures, interspecific interactions could have prevented the benefits of increasing substrate depth due to a lower investment in reproductive parts (Flacher *et al.* 2015). Depth effects were plant species and vegetation type dependent, but usually led to marginal effects on pollinator community compositions. A noticeable result was the relative high proportion of Syrphidae visiting *L. corniculatus* grown in shallow monoculture, reaching almost 20%. However, increasing depth may benefit other aspects of pollination that were not studied here. For instance, though our systems experimented drought, especially during the June heat wave, we watered our mesocosms to avoid mortality. However, there is evidence that increasing depth will increase water retention, and limit drought episodes in the absence of watering system (Durhman *et al.* 2007; Getter & Rowe 2008; Van Mechelen, Dutoit & Hermy 2015).

5.2.5.3 SUBSTRATE TYPE AND ATTRACTIVENESS

As it was found for the artificial substrate, the number of visits increased accordingly with the number of flowers of *C. jacea* and *L. corniculatus*. However, this was not the case for *D. carthusianorum* and *H. maximum*. This was possibly due to the relative small number of observations, as flowering was over in early July for *D. carthusianorum*, but started in late July for *H. maximum*. Growing on artificial substrate instead of natural soil led to more

flowers units probably because of the higher nitrogen content of the former (Burkle & Irwin 2010) though no difference in total attractiveness was observed. Similarly, the per plant attractiveness was higher for the same floral unit when plants were grown on the natural soil. This stresses out that the number of floral units is not the only trait that influences attractiveness when dealing with different soil compositions. For instance, studies have shown that soil nutrient content could alter plant-pollinator interactions through nectar sugar content (Baude *et al.* 2011; Cardoza, Harris & Grozinger 2012). We measured sizes of floral units (data not shown), but no general pattern linked to substrate type was found. Though the artificial substrate had a higher retention capacity, it dried out faster (Dusza *et al.*, 2016). Possibly, drier conditions in artificial substrate, as green roofs often experience (VanWoert *et al.* 2005a), might have lead to a reduced production of nectar and reduced per plant attractiveness.

5.2.5.4 DESIGNING GREEN ROOFS TO ENHANCE PLANT-POLLINATOR INTERACTIONS

Preferring a plant community with diverse flowering phenologies and characteristics to a monoculture had two benefits : extending pollination services for a longer period and attracting a more diverse community of pollinators. However, growing conditions had a strong influence on both the abundance and diversity of pollinators. Overall, we found that a trade-off occurred between promoting the highest number of visits using monocultures patches and promoting more diverse pollinator communities with mixture patches. We suggest that mixing on the same roof patches of monocultures and patches of mixtures of species should help mitigating this trade-off. Testing more plant mixtures and roof configuration is needed to verify this hypothesis. In France, increasing green roof substrate depth is a current trend. Some regional or local agencies have fixed the minimum of substrate depth at 10 cm (Paris city council, 2016), in contrast to earlier green roof systems (2-4 cm, Monterusso, Rowe & Rugh 2005; VanWoert *et al.* 2005b; Getter & Rowe 2008). Besides, most green roofs are currently installed on new buildings, which allow deeper substrates for a reduced economic cost compared to retrofitting. When possible, we suggest to increase substrate depth in order to enhance total attractiveness to pollinators. Compared to a natural soil, the artificial, typical green roof substrate appeared efficient in enhancing pollinator diversity, but not in promoting total abundance. More research is thus required to evaluate the effect of substrate on floral traits, such as nectar or floral display.

Acknowledgements

We thank David Carmignac, Stéphane Loise, Jacques Mériguet and Vincent Peluso for their help during field and laboratory work. We thank the Mission Economie de la Biodiversité of CDC-Biodiversité (Caisse des Dépôts et Consignations group) and the Paris City Council for funding. We thank ICADE that allowed us to set up our experiment on the rooftop of their main building.

5.2.6 References

- Aebi, A., Vaissière, B.E., vanEngelsdorp, D., Delaplane, K.S., Roubik, D.W. & Neumann, P. (2012) Back to the future: Apis versus non-Apis pollination-a response to Ollerton et al. *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 142–143.
- Baude, M., Leloup, J., Suchail, S., Allard, B., Benest, D., Mériguet, J., Nunan, N., Dajoz, I. & Raynaud, X. (2011) Litter inputs and plant interactions affect nectar sugar content. *Journal of Ecology*, **99**, 828–837.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–4.
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M. & Moretti, M. (2013) Habitat connectivity shapes urban arthropod communities-the key role of green roofs. *Ecology*, **95**, 1010–1021.
- Burkle, L.A. & Irwin, R.E. (2010) Beyond biomass: Measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. *Journal of Ecology*, **98**, 705–717.
- Cardoza, Y. J., Harris, G. K. & Grozinger, C. M. Effects of soil quality enhancement on pollinator-plant interactions. *Psyche a J. Entomol.*
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. & Vaissière, B.E. (2009) Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **133**, 40–47.

- Colla, S.R., Willis, E. & Packer, L. (2009) Can green roofs provide habitat for urban bees (Hymenoptera: Apidae)? *Cities and the Environment*, **2** (1), 12pp.
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M. & Fontaine, C. (2016) Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecology and Evolution*, **6**, 1967–1976.
- Dunnett, N., Kingsbury, N. (2008). *Planting green roofs and living walls*. Timber press portland, London, 328pp.
- Dusza, Y., Barot, S., Kraepiel, Y., Lata, J-C., Abbadie, L. & Raynaud, X. (2016) Green roof multifunctionality is affected by interactions between green roof plant species, substrate depth and substrate type. *Ecology and Evolution* (in press).
- Durham, A.K., Rowe, D.B., Building, S., Lansing, E. & Rugh, C.L. (2007) Effect of substrate depth on initial growth, coverage, and survival of 25 succulent green roof plant taxa. *HortScience*, **42**, 588–595.
- Flacher, F., Raynaud, X., Hansart, A., Motard, E. & Dajoz, I. (2015) Competition with wind-pollinated plant species alters floral traits of insect-pollinated plant species. *Scientific reports*, **5**, 1–10.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, **4**, e1.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissière, B.E. (2014) Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (hymenoptera: anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE*, **9**, e104679.
- Garantonakis, N., Varikou, K., Birouraki, A., Edwards, M., Kalliakaki, V. & Andrinopoulos, F. (2016) Comparing the pollination services of honey bees and wild bees in a watermelon field. *Scientia Horticulturae*, **204**, 138–144.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E. & Dajoz, I. (2013) Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE*, **8**, e63421.
- Getter, K.L. & Rowe, D.B. (2008) Media depth influences Sedum green roof establishment. *Urban Ecosystems*, **11**, 361–372.
- Ghazoul, J. (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, **94**, 295–304.

- Gorden, N.L.S. & Adler, L.S. (2013) Abiotic conditions affect floral antagonists and mutualists of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **100**, 679–689.
- Kadas, G. (2006) Rare Invertebrates Colonizing Green Roofs in London. *Urban Habitats*, **4**, 66–86.
- Ksiazek, K., Fant, J. & Skogen, K. (2012) An assessment of pollen limitation on Chicago green roofs. *Landscape and Urban Planning*, **107**, 401–408.
- Lenth, R. (2015) lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.20-23.
- Lundholm, J.T. (2015) Green roof plant species diversity improves ecosystem multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 726–734.
- MacIvor, J.S. & Lundholm, J. (2011) Insect species composition and diversity on intensive green roofs and adjacent level-ground habitats. *Urban Ecosystems*, **14**, 225–241.
- MacIvor, J.S., Ruttan, A. & Salehi, B. (2015) Exotics on exotics: Pollen analysis of urban bees visiting *Sedum* on a green roof. *Urban Ecosystems*, **18**, 419–430.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. & Clergeau, P. (2013) A comparison of 3 types of green roof as habitats for arthropods, **57**, 109–117.
- Van Mechelen, C., Dutoit, T. & Hermy, M. (2015) Adapting green roof irrigation practices for a sustainable future: A review. *Sustainable Cities and Society*, **19**, 74–90.
- Monterusso, M.A., Rowe, D.B. & Rugh, C.L. (2005) Establishment and Persistence of *Sedum* spp. and Native Taxa for Green Roof Applications. *HortScience*, **40**, 391–396.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R.R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K.K.Y. & Rowe, B. (2007) Green roofs as urban ecosystems : ecological structures, functions, and services. *BioScience*.
- Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W.S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N.M., Totland, Ø., Goulson, D., Alarcón, R., Stout, J.C. & Tarrant, S. (2012) Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 141–142.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 345–353.
- Newcombe, R.G. (1998) Interval Estimation for the Difference Between Independent Proportions: Comparison of Eleven Methods. *Statistics in Medicine*, **890**, 873–890.

- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Snodgrass, D.C, Snodgrass L.L (2009) *Green roof plants: a resource and planting guide*. Timber press Portland, Londres, 203pp.
- Tonietto, R., Fant, J., Ascher, J., Ellis, K. & Larkin, D. (2011) A comparison of bee communities of Chicago green roofs, parks and prairies. *Landscape and Urban Planning*, **103**, 102–108.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J. A, Rugh, C.L., Fernandez, R.T. & Xiao, L. (2005a) Green roof stormwater retention: effects of roof surface, slope, and media depth. *Journal of environmental quality*, **34**, 1036–44.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J.A., Rugh, C.L. & Xiao, L. (2005b) Watering Regime and Green Roof Substrate Design Affect Sedum Plant Growth. *HortScience*, **40**, 659–664.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. (2007) Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, **21**, 213–223.

Table 1. Substrates characteristics (mean $\pm$ SE)

Soil characteristics	Natural soil	Artificial substrate
Type	Sandy-loam	Pozzolan-peat
Dry bulk density (kg.m ⁻³)	1.6 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.02
Saturated bulk density (kg.m ⁻³)	2.1 $\pm$ 0.03	1.5 $\pm$ 0.03
Water retention (% of dry soil)	33 $\pm$ 2.13	41 $\pm$ 2.99
C content (g.kg ⁻¹)	9.71 $\pm$ 0.26	51.14 $\pm$ 0.39
N content (g.kg ⁻¹)	0.74 $\pm$ 0.03	4.97 $\pm$ 0.04
pH	7.7 $\pm$ 0.09	7.4 $\pm$ 0.18

Table 2. Anova table for the total attractiveness and the number of floral units as a function of depth and vegetation type within the artificial substrate treatments. R^2 and p-value are for the squared R and significance of the fitted model. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’

Plant species	Model		ANOVA degrees of freedom/F-value/significance			
	R^2	p-value		Depth	Vegetation type	Depth
Total attractiveness	0.91	***	DF	1	1	1
			F-value	28.667	71.684	14.539
			Significance	***	***	**
Number of floral units	0.87	***	DF	1	1	1
			F-value	14.817	49.244	14.621
			Significance	**	***	**

Table 3. Anova table for the per plant number of visits for each plant species grown in artificial substrate as a function of the number of floral units, vegetation type and substrate depth. R² and p-value are for the squared R and significance of the fitted model. FL stands for the number of floral units and Div stands for Diversity. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’

Plant species	Model		ANOVA degrees of freedom/F-value/significance						
	R ²	p-value		FL	Div	Depth	FL*Div	FL*Depth	Div*Depth
<i>Centaurea jacea</i>	0.24	***	DF	1	1	1	1	1	
			F-value	18.233	4.020	5.148	11.318	1.576	
			Significance	***	*	*		**	
<i>Dianthus carthusianorum</i>	0.33	***	DF	1	1	1	1	1	
			F-value	46.467	2.171	0.447	0.913	0.036	
			Significance	***					
<i>Hylotelephium maximum</i>	0.68	***	DF	1	1	1			1
			F-value	32.531	4.401	15.426			2.366
			Significance	***	*	***			
<i>Lotus corniculatus</i>	0.38	***	DF	1	1	1	1	1	1
			F-value	65.060	1.551	1.605	0.562	0.035	0.252
			Significance	***					

Table 4. Anova table for the total attractiveness and the number of floral units as a function of substrate depth and substrate type within the mixture treatments. R^2 and p-value are for the squared R and significance of the fitted model. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’

Plant species	Model		ANOVA degrees of freedom/F-value/significance			
	R^2	p-value		Depth	Substrate type	Depth
Total attractiveness	0.37	*				
			DF	1	1	1
			F-value	2.800	1.203	1.133
			Significance			
Number of floral units	0.67	***				
			DF	1	1	1
			F-value	0.290	21.869	0.193
			Significance		***	

Table 5. Anova table for the per plant number of visits for each plant species grown in diversity as a function of the number of flowers, substrate type and substrate depth. R^2 and p-value are for the squared R and significance of the fitted model. “FL” stands for the number of floral units “Div” stands for Diversity. Significance code for p-values: 0.0001 ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’

Plant species	Model		ANOVA degrees of freedom/F-value/significance						
	R^2	p-value		Flowers	Depth	Soil	FL* Depth	FL* Soil	Soil* Depth
Centaurea jacea	0.42	***	DF F-value Significance	1 2.677 ***	1 0.253	1 56.364 ***	1 5.378 *	1 16.919 ***	
Dianthus carthusianorum		NS							
Hylotelephium maximum		NS							
Lotus corniculatus	0.31	***	DF F-value Significance	1 18.618 ***	1 0.341	1 24.630 ***	1 0.279	1 7.601 **	1 0.252

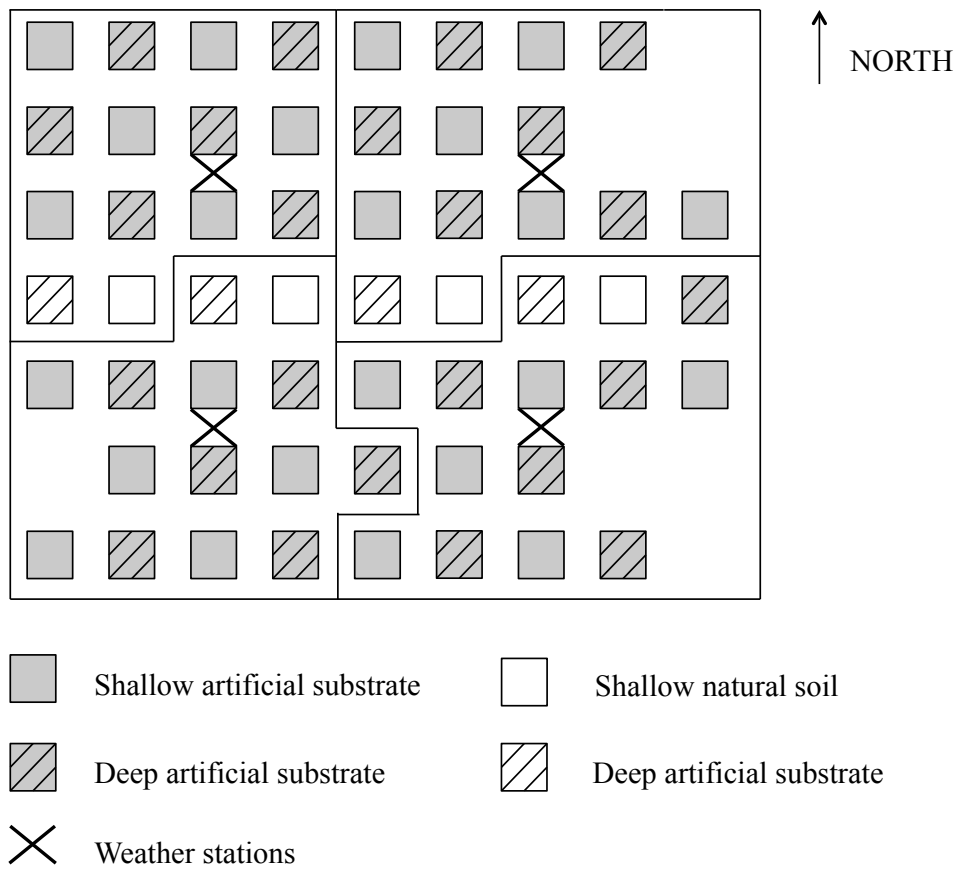


Fig. 1 . Schematic representation of the experimental design.

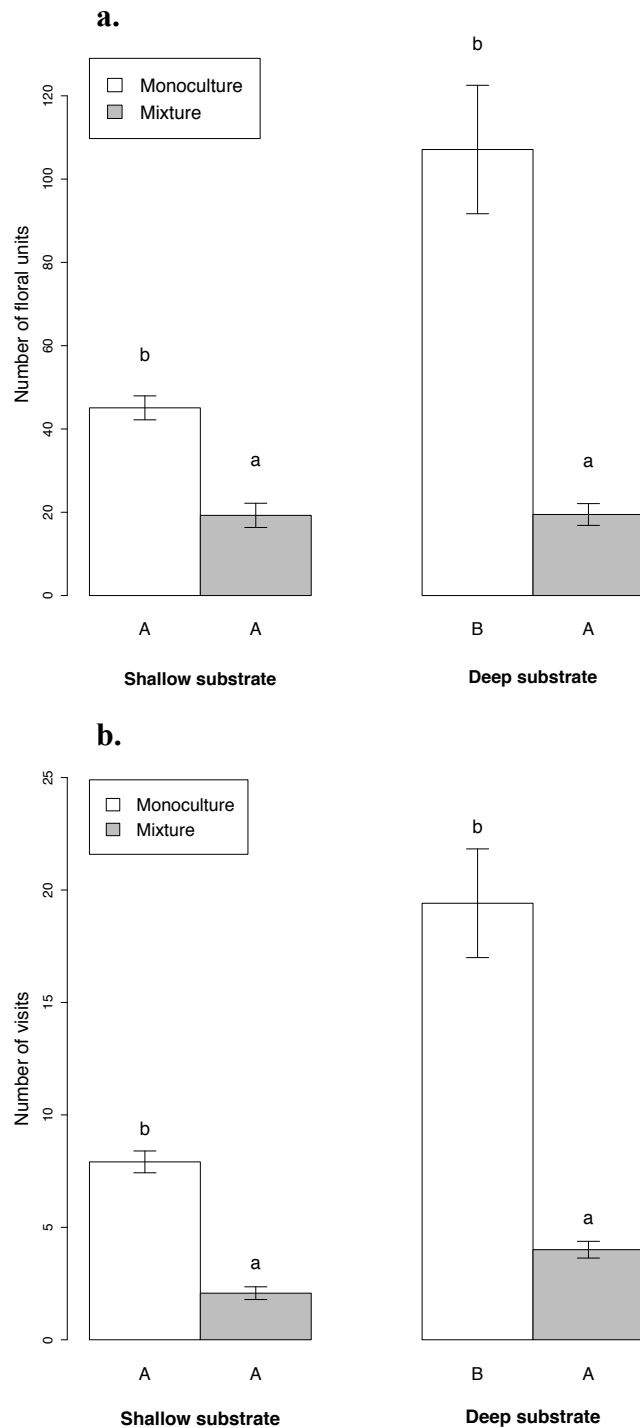


Fig. 2. Number of floral units (a) and total attractiveness (b) as a function of vegetation type and substrate depth within the artificial substrate treatments ($\pm$ SE). Mean number of visits or flower units for each plant species grown in monoculture were summed and divided by 5 within each replicate block to account for the difference in plant individuals of each species in monocultures (25) and mixtures (5 per species). Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between vegetation types within each substrate depth. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between substrate depth within each vegetation type.

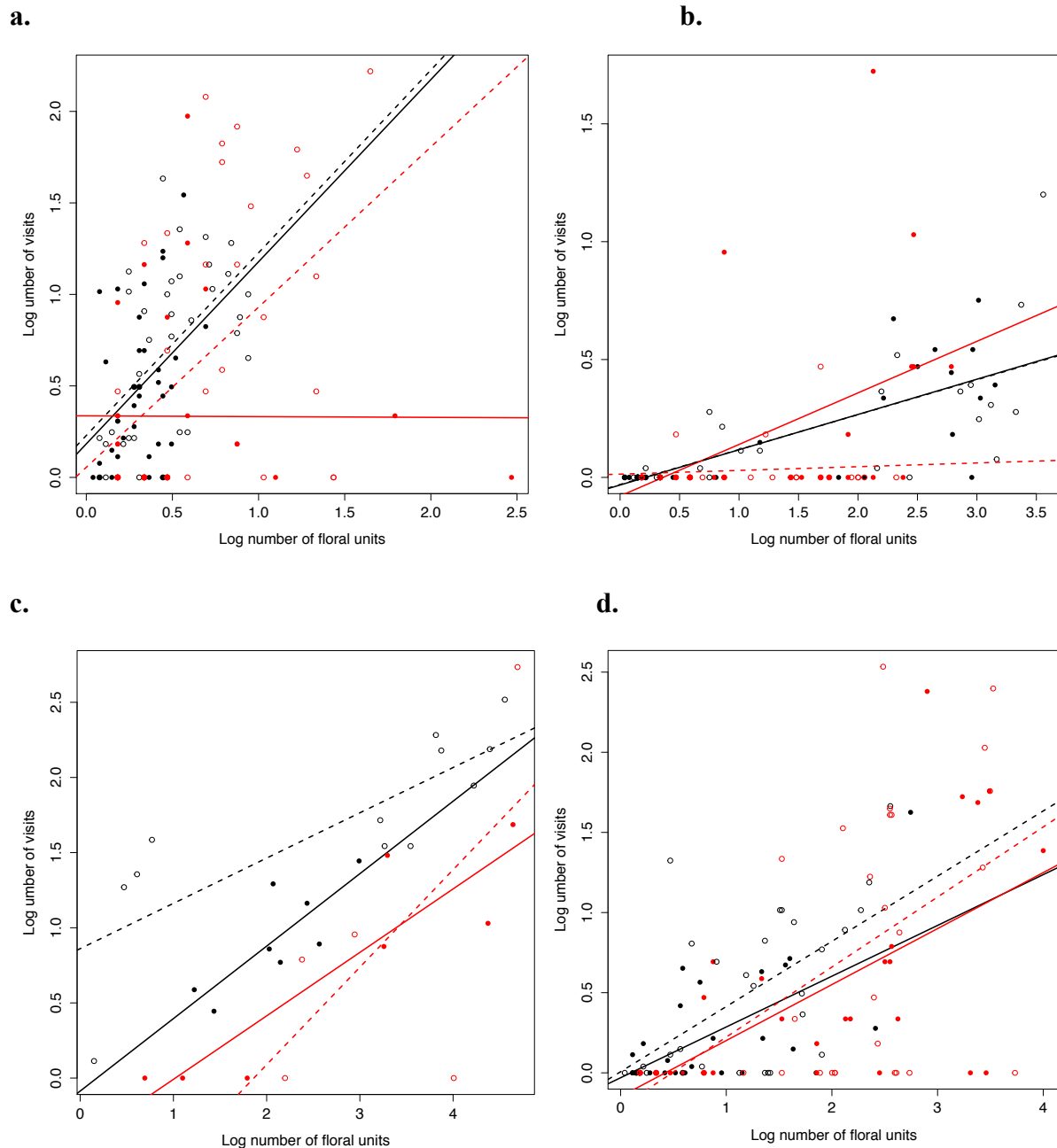
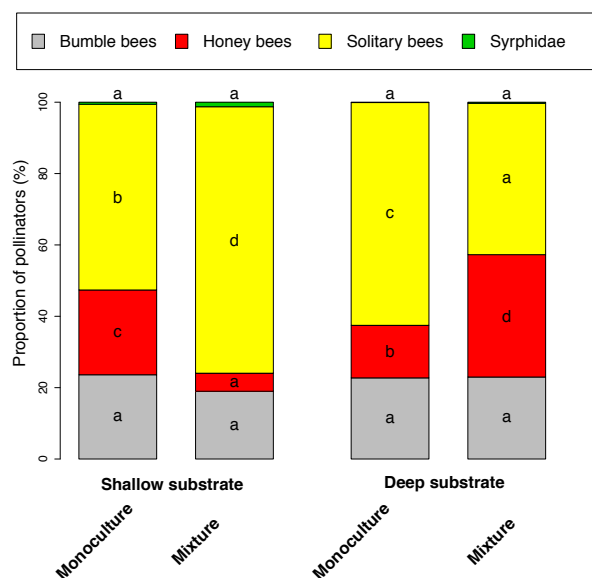
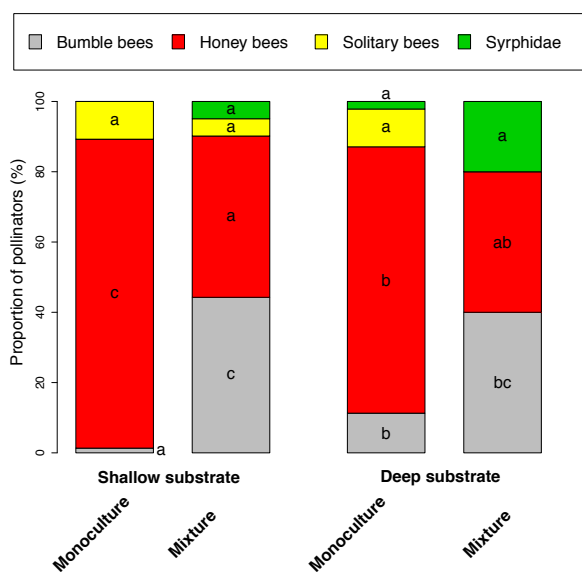


Fig. 3. Relation between log number of visits and log number of floral units for each plant species grown in artificial substrate as a function of vegetation type and substrate depth. (a = *Centaurea jacea*; b = *Dianthus carthusianorum*; c = *Hylotelephium maximum*; d = *Lotus corniculatus*). Data shown are for the different growing conditions (Shallow substrates = full circles; Deep substrates = empty circles; Monoculture = black; Diversity = red). Full lines represent shallow substrate and dash lines represent deep substrates. Mean number of visits or flower units for each plant species grown in monoculture were summed and divided by 5 within each replicate block to account for the difference in plant individuals of each species in monocultures (25) and mixtures (5 per species).

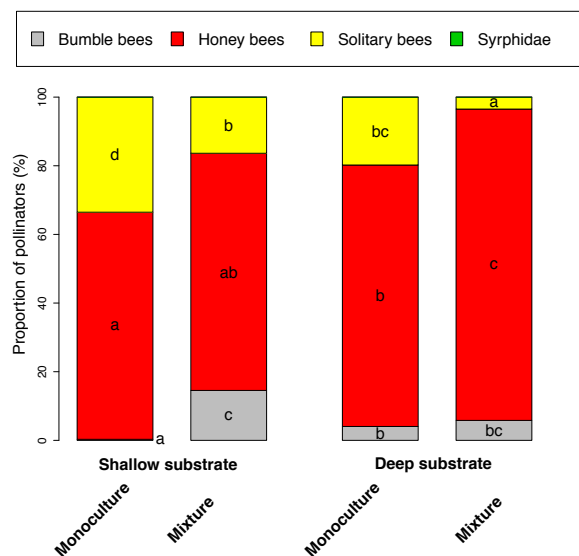
a.



b.



c.



d.

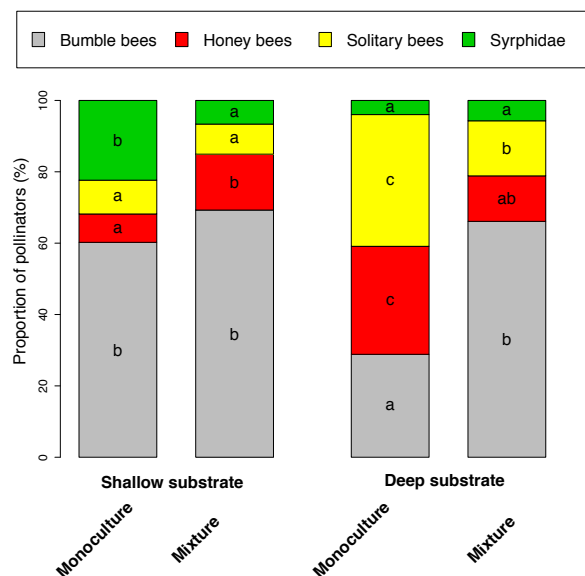
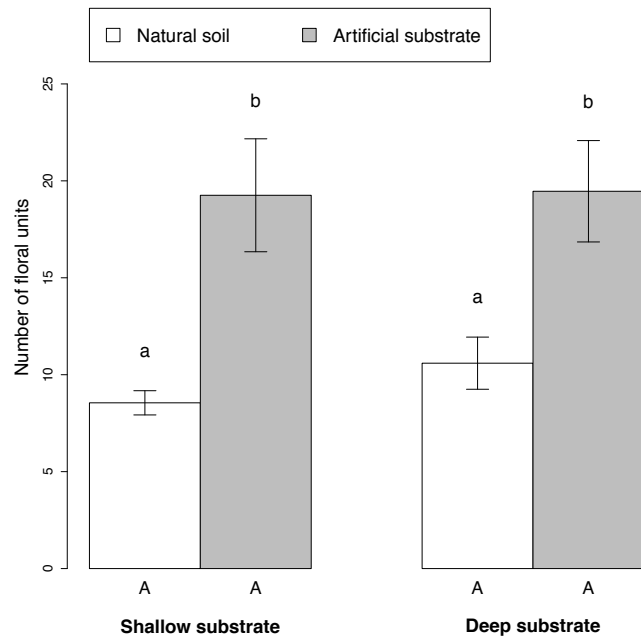


Fig. 4. Pollinator community composition for each plant species grown in artificial substrate as a function of vegetation type and substrate depth (a = *Centaurea jacea*; b = *Dianthus carthusianorum*; c = *Hylotelephium maximum*; d = *Lotus corniculatus*). Letters indicate difference in proportions (p<0.05) within each group of pollinators.

a.



b.

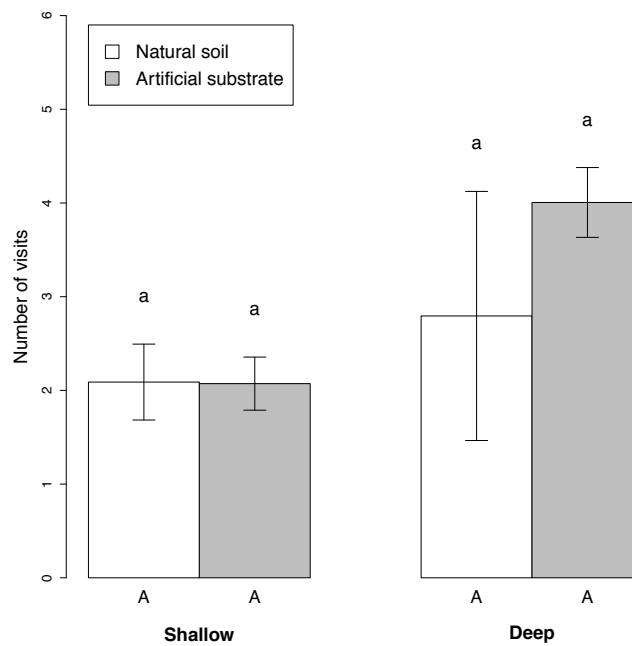


Fig 5. Number of floral units (a) and total attractiveness (b) as a function of substrate depth and substrate type within the mixture treatments ($\pm$ SE). Lower case letters indicate differences ($p < 0.05$) between substrate type within each substrate depth. Capital letters indicate differences ($p < 0.05$) between substrate depths within each substrate type.

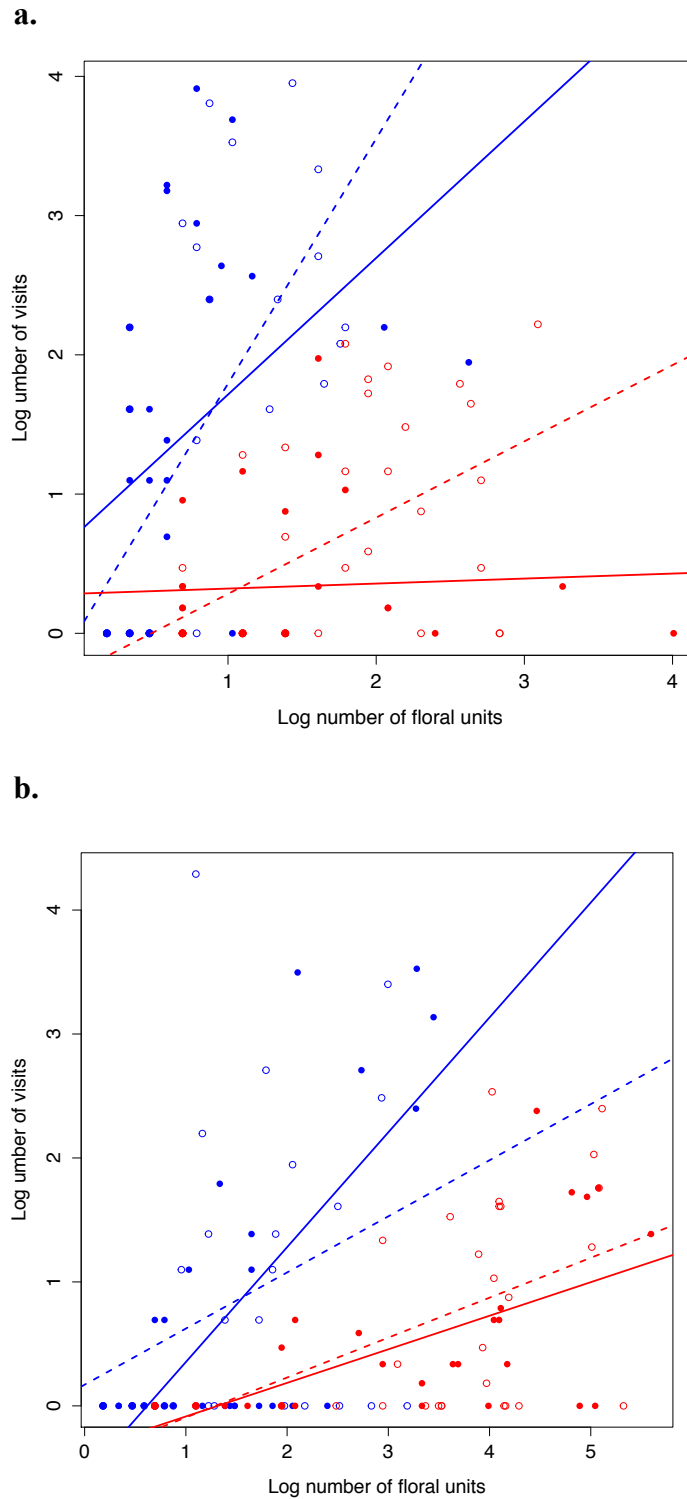


Fig. 6. Relation between log number of visits and log number of floral units for each plant species grown in artificial substrate as a function of vegetation type and substrate. (a = *Centaurea jacea*; b = *Lotus corniculatus*). Data shown are for the different growing conditions (Shallow = full circles; Deep = empty circles; Artificial substrate = red; Natural soil = blue). Full lines represent shallow substrate and dash lines represent deep substrates.

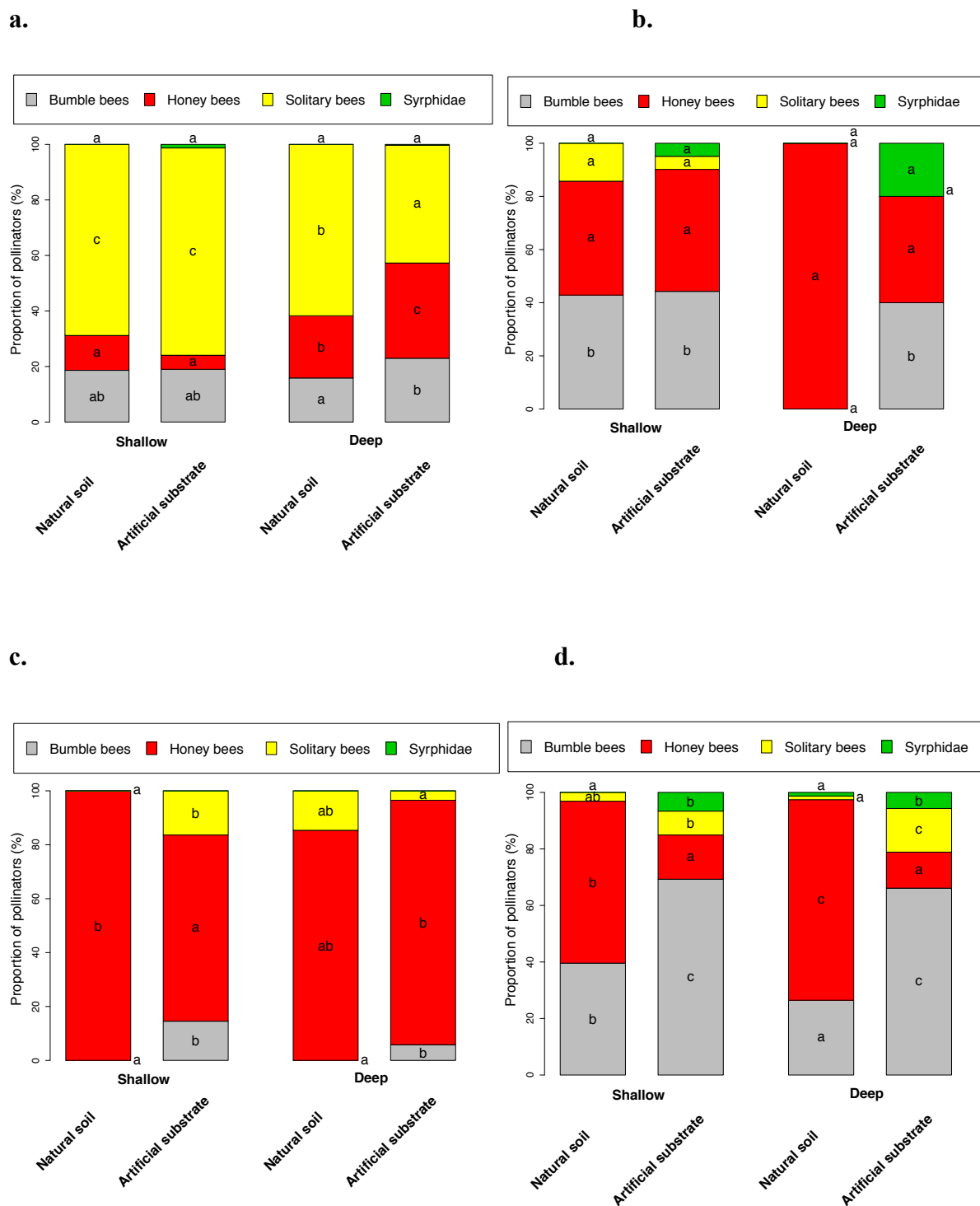


Fig. 7. Pollinator community composition for each plant species grown in mixtures as a function of substrate type and substrate depth (a = *Centaurea jacea*; b = *Dianthus carthusianorum*; c = *Hylotelephium maximum*; d = *Lotus corniculatus*). Letters indicate differences ($p < 0.05$) within each group of pollinators.

5.3 Conclusion et perspectives

Dans ce chapitre, nous avons mis en exergue l'influence des interactions sols-plantes sur les interactions plantes-pollinisateurs. Les monocultures ont conduit à la production d'un plus grand nombre de fleurs et à des visites plus nombreuses que les mélanges. En revanche, les mélanges ont permis une plus grande diversité au sein des communautés de pollinisateurs. C'est donc un compromis entre quantité et diversité des pollinisateurs que nous avons mis en lumière. Augmenter la profondeur tendait à améliorer la fréquence de visites. En mélange, le sol naturel a assuré une production moins importante de fleurs que le substrat artificiel, mais a conduit à une attractivité par plante plus forte.

Une des conclusions du chapitre 4 était que la diversité végétale pouvait favoriser la multifonctionnalité des toitures végétalisées. Nous nous étions focalisés sur des fonctions du cycle du carbone, de l'azote et de l'eau. En considérant l'attractivité vis-à-vis des pollinisateurs, le chapitre 5 confirme l'importance de la diversité végétale pour des toitures végétalisées multifonctionnelles.

Dans le chapitre suivant, nous revenons sur nos différentes expérimentations afin de synthétiser mes résultats, conclure et esquisser les perspectives de ma thèse.

Chapitre 6. Discussion générale

6.1 Synthèse

Jusqu'à présent, les toitures végétalisées ont rarement été considérées comme des écosystèmes, soit des systèmes dont les interactions entre composantes biotiques et abiotiques déterminent leur fonctionnement et, à plus forte raison, les services écosystémiques rendus. **Pour la majorité des auteurs**, des maîtres d'œuvre et des maîtres d'ouvrage, **un toit vert constitue un objet inerte**, et nous disposons donc de peu d'informations sur la manière dont substrat, épaisseur, espèces de plantes et les interactions entre ces composantes influencent les services écosystémiques attendus (*cf.* chapitre 1). **Plus que de toiture végétalisée, c'est pourtant de « toiture-écosystème »** (Dusza et al. 2015) **dont il faudrait parler**. Considérer les toitures végétalisées comme des écosystèmes, c'est envisager d'adopter dans leur conception une approche d'ingénierie écologique (Abbadie & Dusza 2016), tenant compte des interactions entre ces différentes composantes pour en favoriser le fonctionnement et *in fine* les services qui en découlent. Une des raisons du succès grandissant des toitures végétalisées est qu'elles sont supposées fournir des services écosystémiques multiples. Pourtant, j'ai montré dans le chapitre 1 que la quantité et la qualité des services peut-être variable d'un toit à un autre. Par ailleurs, le risque de desservices écosystémiques (nuisances associées à un écosystème ; Rankovic, Pacteau & Abbadie 2012) est réel, qu'il s'agisse d'une pollution en carbone organique des eaux de ruissellement, ou d'effet de renforcement des îlots de chaleur urbains. Pour répondre à une demande croissante de toitures végétalisées de « qualité », les initiatives visant à préconiser des sols plus profonds, plus naturels, et une végétation plus diversifiée se multiplient (Ville de Paris 2012 ; Natureparif 2013), mais restent fondées sur une vision empirique de leur fonctionnement.

Favoriser des services multiples tout en réduisant les desservices nécessite une approche multifonctionnelle. Dans ce contexte, j'ai cherché à étudier l'objet « toit vert » en tant qu'écosystème via le prisme des interactions, classique en écologie, mais nouveau dans le domaine des toitures végétalisées : interactions entre sols et plantes d'abord, interactions entre fonctions ensuite.

Dans les chapitres 3 et 4, je me suis intéressé à des fonctions associées au cycle du carbone, de l'azote et de l'eau pour leur rôle dans les services de régulation thermique et de régulation de la qualité et de la quantité des eaux de ruissellement. Dans le chapitre 5, je me suis focalisé sur les fonctions associées à la pollinisation. **Le lien entre fonctions et services écosystémiques n'est pas toujours évident à objectiver.** Dans la littérature, la fonction tend souvent à se confondre avec le service. Par exemple, la fonction de rétention d'eau, soit la capacité d'un substrat à ne pas ruisseler, est très proche du service écosystémique de réduction du ruissellement des eaux de pluie, même si la notion de service comprend également la fonction de détention (décalage du pic de ruissellement). Les différentes fonctions que j'ai étudiées dans cette thèse ont des degrés de proximité variés avec les services écosystémiques associés. Par exemple, la transpiration foliaire demande à être intégrée aux caractéristiques du couvert (surface, biomasse, indice de surface foliaire), aux conditions d'ensoleillement, de température et de pluviométrie, afin d'obtenir un indice d'évapotranspiration totale. Cette évapotranspiration permet alors de déterminer l'effet de la végétation sur la réduction du ruissellement d'eau de pluie (assèchement du substrat) ou sur la protection thermique des bâtiments et la réduction des effets d'îlots de chaleur urbains (émission d'énergie latente). A l'inverse, les approches que j'ai adoptées sur les lessivats (rétention, DOC, nitrate) peuvent être considérées comme des proxys plus directs des services de réduction du ruissellement et d'amélioration de la qualité de l'eau de ruissellement. Par ailleurs, si les différents services évoqués plus haut entrent dans la catégorie des services de régulation, les toitures végétalisées peuvent assurer des services d'autres catégories. Les services écosystémiques de support sont très peu valorisés dans la littérature des toitures végétalisées. Il est attendu des avantages des toits verts d'être concrets et directs, voire monétarisables. En ce sens, favoriser les fonctions d'attractivité d'un toit vert vis-à-vis des pollinisateurs pour améliorer la pollinisation en ville et ainsi la biodiversité urbaine, n'a pas fait l'objet, jusqu'ici, d'un engouement majeur dans le monde la recherche. La variété des niveaux d'études au sein de cette thèse cherche à éclairer les cycles biogéochimiques et la pollinisation des toits verts tout en permettant d'évaluer à quelle échelle les interactions sols-plantes influencent le fonctionnement écosystémique. Ainsi, l'échelle foliaire (transpiration, surfaces, ratios C/N) était globalement moins impactée que l'échelle de la plante (biomasse, couverture) et les fonctions liées à l'eau (rétention, DOC, nitrate).

En ce qui concerne le type de végétation, les expérimentations des chapitres 3 et 4 ont permis de mettre en évidence des *patterns* forts. Ainsi, la famille des Crassulaceae était

associée dans les deux expérimentations à des rejets importants de DOC, des rejets faibles en nitrate et une faible rétention d'eau. A l'inverse, la famille des Fabaceae était associée à des rejets en nitrate importants, mais à des rejets plus faibles en DOC et à une bonne rétention. La mise en évidence de ce type de compromis associés en partie aux espèces de plantes a conduit à se poser la question de la multifonctionnalité en réponse à des associations de plantes.

Cette thèse fournit des arguments majeurs en faveur de la diversité végétale sur les toits. Ainsi, les mélanges d'espèces du chapitre 4 ont permis d'atteindre les mêmes niveaux de fonctions que les meilleures monocultures, limitant les effets négatifs associés à certaines espèces. Par ailleurs, l'association d'espèces à phénologies et floraisons variées (*cf.* chapitre 5) a permis d'attirer des groupes d'insectes pollinisateurs divers, ce qui présente un intérêt majeur dans les cadres des politiques de biodiversité en ville. A notre connaissance, très peu de travaux ont émergé quant au rôle de la diversité végétale vis-à-vis des services écosystémiques (*cf.* chapitre 1). Pourtant, de manière générale, les études existantes tendent à montrer que les plantes en mélange assurent de bons niveaux de services, c'est à dire des niveaux généralement très proches des meilleures monocultures testées (Dunnett, Nagase & Hallam 2008; MacIvor et al. 2013; Lundholm 2015).

Quant au type de substrat, j'ai cherché à évaluer comment se comportait un substrat artificiel typique des toits verts par rapport à un sol naturel classique d'Ile-de-France. Dans les chapitres 4 et 5, contrairement au chapitre 3, les sols naturels n'ont été testés que sur les mélanges de plantes et non pas sur les monocultures. Il est ainsi plus difficile d'extraire des motifs généraux. Dans le chapitre 3, l'utilisation du sol artificiel induisait systématiquement une plus grande biomasse, mais également plus de DOC en sortie. Dans le chapitre 4, en mélange, très peu d'effets du type de sol étaient visibles. Dans le chapitre 5, la production de fleurs était identique sur les deux substrats, mais les fleurs étaient deux fois plus attractives sur le sol naturel.

Enfin, la question de la profondeur du substrat est un élément central de la conception d'une toiture végétalisée, parce qu'elle est associée aux notions de surcharge et de coût. La plupart des auteurs ont montré qu'augmenter la profondeur avait des effets généralement positifs sur de nombreux services (*cf.* chapitre 1, Tableau 2, p 57), mais des effets variables en termes de pollution de l'eau. **Nos expérimentations ont montré qu'augmenter la profondeur du substrat tendait à assurer un niveau de fonctions plus important, mais de plus forts rejets en DOC.** Ces tendances générales ne se vérifient toutefois pas toujours à

l'échelle des traitements. Ainsi, dans le chapitre 3, les espèces des familles des Poaceae et des Fabaceae étaient associées à des rejets en DOC légèrement plus élevés lorsqu'elles étaient cultivées sur 10 cm de substrat. Plus généralement, dans les trois chapitres, le triplement de l'épaisseur de substrat (de 10 à 30 cm) ne s'est pas traduit par un triplement des niveaux de services ou de desservice (DOC). Dans cette thèse, j'ai fait le choix d'utiliser une profondeur relativement élevée en comparaison à de nombreux toits verts, qui se limitent généralement à 4 ou 5 cm de substrat. En conséquence, la profondeur de 10 cm apparaît d'ores et déjà comme un compromis intéressant entre services et desservices.

Au cours de cette thèse, j'ai montré que les interactions sols-plantes constituaient des déterminants majeurs du fonctionnement écosystémique des toitures végétalisées, aussi bien pour les fonctions considérées une par une qu'au niveau de la multifonctionnalité. De manière générale, aucune combinaison testée au sein des trois expérimentations n'a permis de maximiser simultanément l'ensemble des services souhaités. Ce résultat est fondamental, car d'un point de vue opérationnel, il implique de s'interroger sur le type de service écosystémiques à favoriser en amont de la conception de la toiture.

6.2 Perspectives

Il est essentiel de remarquer que les résultats discutés ci-dessus ont été obtenus dans des conditions de sécheresse relativement clémentes. En effet, sous serre ou en conditions réelles, nous avons régulièrement fourni de l'eau aux systèmes. Si des signes de stress hydrique ont pu être observés, j'ai cherché à éviter l'installation d'un stress prolongé. Pourtant, il est évident que les résultats auraient été fortement affectés par un stress prononcé et à plus forte raison par une mortalité importante (Vanuytrecht et al. 2014). Ce biais est récurrent dans la littérature sur les toitures végétalisées, dans la mesure où les expérimentations sont souvent jeunes et en partie irriguées. Les derniers relevés sur le terrain présentés dans cette thèse ont été effectués en Septembre 2015. A partir de cette date, j'ai cessé l'arrosage et ai entamé des relevés réguliers du couvert végétal, de la survie de plantes, mais aussi de la rétention d'eau et des rejets de DOC et nitrate jusqu'en Septembre 2016. Ces données sont en cours d'analyses, mais tendent à montrer que le lotier (Fabaceae) est l'espèce la plus sensible à la sécheresse. Ceci est cohérent avec les résultats du chapitre 4, dans lequel j'ai observé que cette espèce formait une couverture végétale importante tout en présentant

des niveaux potentiellement élevés de transpiration. Ces caractéristiques ont permis aux traitements de lotier d'être très efficaces en termes de rétention d'eau. A l'inverse, une mortalité élevée des lotiers aurait entraîné une absence de transpiration et donc une chute du niveau de services écosystémiques. **La question de la profondeur du substrat doit ainsi être posée au vu de cette notion de sécheresse.** Un substrat plus profond représente un réservoir d'eau plus important, tandis que les substrats les moins profonds, s'ils peuvent fournir un niveau de services intéressant, nécessiteront un apport en eau, qu'il s'agisse de systèmes de réservoir sous substrat, de systèmes d'irrigation automatique ou d'un arrosage manuel classique (Van Mechelen, Dutoit & Hermy 2015).

La question de la profondeur et du type de substrat doit également se poser en fonction de la durabilité de la toiture. L'expérimentation en pots (Chapitre 3) a montré que l'azote n'était limitant dans aucun des deux substrats testés, mais les systèmes n'étaient âgés que de 6 mois. L'expérimentation en conditions réelles tend à montrer le même résultat au bout d'un an. Les analyses des données récoltées au cours de l'année 2016 donneront une idée plus précise de l'appauvrissement ou de l'enrichissement des substrats sur deux ans. Une des rares études de long terme disponible a d'ailleurs permis de montrer une augmentation de la matière organique dans le sol (Rowe, Getter & Durhman 2012). Ce résultat reste toutefois à confirmer sur différentes toitures, et dans différentes conditions. **La question du long terme et de la multifonctionnalité sous différentes conditions climatiques, notamment en réponse à différents niveaux de pluviométrie ou d'irrigation, apparaît ainsi être un enjeu majeur.**

L'approche exploratoire adoptée dans cette thèse a permis de montrer que les interactions sols-plantes représentaient des déterminants majeurs de la multifonctionnalité des toitures végétalisées. Une des étapes suivante doit, à mon sens, viser à déterminer plus finement les caractéristiques à privilégier parmi les trois composantes majeures d'un toit vert. Au sein du substrat, il s'agirait ainsi de tester le rôle de la porosité, de la forme et de la qualité de la matière organique et minérale. La compréhension du fonctionnement microbien (diversité, décomposition, nitrification, dénitrification) des substrats de toits verts apparaît également comme un enjeu majeur, notamment concernant les questions du recyclage des nutriments et de la qualité de l'eau de ruissellement. Pour la première fois dans un contexte de toiture végétalisées, Lundholm, Tran & Gebert (2015) ont utilisé une approche par traits, montrant par exemple des liens entre hauteur des plantes et rétention. **Croiser une approche**

par traits et une approche phylogénétique telle que celle adoptée dans cette thèse revêt un caractère intéressant et pourrait à terme aboutir à la préconisation de groupes d'espèces associés à des services particuliers. L'explicitation du rôle de la diversité sur les toits me semble également importante. Les notions de compétition, de compromis ou de facilitation, si elles sont très classiques en écologie générale, le sont beaucoup moins en écologie des toits verts.

L'existence de compromis entre services souligne par ailleurs l'importance de définir le type de services à favoriser en amont de la végétalisation afin d'en choisir les composantes. Plus particulièrement, deux approches des services peuvent exister. La première consiste à chercher l'amélioration d'un service en particulier, au risque de réduire le niveau d'un autre service ou de renforcer certains desservices. La seconde approche vise la recherche d'un niveau correct de l'ensemble des services tout en limitant les desservices. A mon sens, c'est cette deuxième conception qui doit prédominer à la conception des toitures végétalisées. Pour la plupart des services attendus, il existe des solutions techniques à fort niveau d'efficacité. Les « white roofs », toitures peintes en blanc, sont très efficaces en terme de protection thermique ou réduction des effets d'îlots de chaleur urbains (Sproul et al. 2014). Les « blue roofs », toitures composées de réservoirs de récupération d'eau, permettent de limiter efficacement le ruissellement des eaux de pluie (New York City 2016). **En ce sens, l'intérêt des « green roofs » réside à mon sens dans sa multifonctionnalité, c'est à dire sa capacité à assurer simultanément plusieurs services de niveau correct.** Cette approche ne doit pas mener à l'exclusion d'un usage de la toiture par un autre, mais doit au contraire conduire à intégrer les approches d'ingénierie classique et d'ingénierie écologique. Par exemple, combiner toits bleus et toits verts présente un potentiel important en réduisant le degré de stress lié à la sécheresse.

En France, à compter du 1^{er} Mars 2017, les permis de construire de grandes surfaces commerciales seront soumis à l'obligation de végétalisation de toiture. Issue de la loi du 8 Août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages, cette mesure prévoit notamment que la construction de magasins de commerces de plus de 1000 m² ne pourra être autorisée que si elle intègre « *sur tout ou partie de leurs toitures, et de façon non exclusive, soit des procédés de production d'énergies renouvelables, soit un système de végétalisation basé sur un mode cultural garantissant un haut degré d'efficacité thermique et d'isolation et favorisant la préservation et la reconquête de la biodiversité, soit d'autres*

dispositifs aboutissant au même résultat ». Il apparaît donc urgent de définir la notion d'efficacité et d'établir des lignes directrices pour permettre le développement de toitures végétalisées multifonctionnelles sur le territoire français.

Bibliographie

- Abbadie, L. & Dusza, Y. (2016) De l'écologie à l'ingénierie écologique. *Responsabilité & Environnement – Les annales des mines*, **83**, 19-22.
- Aebi, A., Vaissière, B.E., vanEngelsdorp, D., Delaplane, K.S., Roubik, D.W. & Neumann, P. (2012) Back to the future: Apis versus non-Apis pollination-a response to Ollerton et al. *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 142–143.
- Adivet (2007) Règles professionnelles pour la conception et la réalisation des terrasses et toitures végétalisées, édition n°2, 36 pp.
- Adivet (2014) Le marché français des toitures végétalisées extensives et semi-intensives http://www.adivet.net/images/stories/newsletter/news_adivet-018.pdf
- APUR (Atelier parisien d'urbanisme, 2013) Etude sur le potentiel de végétalisation des toitures terrasses à Paris (Dir. Alba, D.), 40 pp. http://www.apur.org/sites/default/files/documents/vegetalisation_toitures_terrasses.pdf
- Aitkenhead-Peterson, J. A., Dvorak, B.D., Volder, A. & Stanley, N.C. (2010) Chemistry of growth medium and leachate from green roof systems in south-central Texas. *Urban Ecosystems*, **14**, 17–33.
- Akbari, H., Menon, S. & Rosenfeld, A. (2009) Global cooling: Increasing world-wide urban albedos to offset CO 2. *Climatic Change*, **94**, 275–286.
- Albert, K.R., Kongstad, J., Schmidt, I.K., Ro-Poulsen, H., Mikkelsen, T.N., Michelsen, A., van der Linden, L. & Beier, C. (2012) Temperate heath plant response to dry conditions depends on growth strategy and less on physiology. *Acta Oecologica*, **45**, 79–87.
- Alexandri, E. & Jones, P. (2007) Developing a one-dimensional heat and mass transfer algorithm for describing the effect of green roofs on the built environment: Comparison with experimental results. *Building and Environment*, **42**, 2835–2849.
- Alsop, S.E., Ebbs, S.D., Battaglia, L.L. & Retzlaff, W. a. (2011) Heavy metals in leachate from simulated green roof systems. *Ecological Engineering*, **37**, 1709–1717.
- Alsop, S., Ebbs, S. & Retzlaff, W. (2009) The exchangeability and leachability of metals from select green roof growth substrates. *Urban Ecosystems*, **13**, 91–111.
- Anderson, M., Lambrinos, J. & Schroll, E. (2010) The potential value of mosses for stormwater management in urban environments. *Urban Ecosystems*, **13**, 319–332.

- Ardakani, A. & Yazdani, M. (2014) The relation between particle density and static elastic moduli of lightweight expanded clay aggregates. *Applied Clay Science*, **93–94**, 28–34.
- Banting, D., Doshi, H., Li, J. et Missios, P. (2005). *Report on the Environmental Benefits and Costs of Green Roof Technology for the City of Toronto*, Toronto, Ryerson University.
- Barrio Del, E. (1998) Analysis of the green roofs cooling potential in buildings. *Energy and Buildings*, **27**, 179–193.
- Bass, B., Krayenhoff, S., Martilli, A. & Stull, R. (2002). *Mitigating the Urban Heat Island with Green Roof Infrastructure*, proceedings of the North American Urban Heat Island Summit, May 1-4, Toronto (Canada)
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Greswell, R.B. & Mackay, R. (2015a) Effects of recycled aggregate growth substrate on green roof vegetation development: A six year experiment. *Landscape and Urban Planning*, **135**, 22–31.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Greswell, R.B. & Mackay, R. (2015b) Effects of varying organic matter content on the development of green roof vegetation: A six year experiment. *Ecological Engineering*, **82**, 301–310.
- Baude, M., Leloup, J., Suchail, S., Allard, B., Benest, D., Mériguet, J., Nunan, N., Dajoz, I. & Raynaud, X. (2011) Litter inputs and plant interactions affect nectar sugar content. *Journal of Ecology*, **99**, 828–837.
- Baumann, N. (2006) Ground-Nesting Birds on Green Roofs in Switzerland : Preliminary Observations. *Urban Habitats*, **4**, 37–50.
- Bazzaz Bonabi, S., Kahani Khabushan, J., Kahani, R. & Honarbakhsh Raouf, A. (2014) Fabrication of metallic composite foam using ceramic porous spheres ‘Light Expanded Clay Aggregate’ via casting process. *Materials and Design*, **64**, 310–315.
- Beck, D.A., Johnson, G.R. & Spolek, G.A. (2011) Amending greenroof soil with biochar to affect runoff water quantity and quality. *Environmental Pollution*, **159**, 2111–2118.
- Beecham, S. & Razzaghmanesh, M. (2015) Water quality and quantity investigation of green roofs in a dry climate. *Water Research*, **70**, 370–384.
- Benton, T.G., Solan, M., Travis, J.M.J. & Sait, S.M. (2007) Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 516–521.
- Berardi, U., GhaffarianHoseini, A. & GhaffarianHoseini, A. (2014) State-of-the-art analysis of the environmental benefits of green roofs. *Applied Energy*, **115**, 411–428.

- Berdahl, P. & Bretz, S.E. (1997) Preliminary survey of the solar reflectance of cool roofing materials. *Energy and Buildings*, **25**, 149–158.
- Berghage, R., Jarrett, A., Kelley, K. & Long, B. (2007) Quantifying evaporation and transpirational water losses from green roofs and green roof media. *Report for the National Decentralized Water Resources Capacity Development Project* (USA).
- Berndtsson, J. (2010) Green roof performance towards management of runoff water quantity and quality: A review. *Ecological Engineering*, **36**, 351–360.
- Berndtsson, J.C., Bengtsson, L. & Jinno, K. (2009) Runoff water quality from intensive and extensive vegetated roofs. *Ecological Engineering*, **35**, 369–380.
- Berndtsson, J.C., Emilsson, T. & Bengtsson, L. (2006) The influence of extensive vegetated roofs on runoff water quality. *The Science of the total environment*, **355**, 48–63.
- Berretta, C., Poë, S. & Stovin, V. (2014) Moisture content behaviour in extensive green roofs during dry periods: The influence of vegetation and substrate characteristics. *Journal of Hydrology*, **511**, 374–386.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–4.
- Blank, L., Vasl, A., Levy, S., Grant, G., Kadas, G., Dafni, A. & Blaustein, L. (2013) Directions in green roof research: A bibliometric study. *Building and Environment*, **66**, 23–28.
- Blanusa, T., Vaz Monteiro, M.M., Fantozzi, F., Vysini, E., Li, Y. & Cameron, R.W.F. (2013) Alternatives to Sedum on green roofs: Can broad leaf perennial plants offer better ‘cooling service’? *Building and Environment*, **59**, 99–106.
- Bliss, D.J., Neufeld, R.D. & Ries, R.J. (2009) Storm Water Runoff Mitigation Using a Green Roof. *Environmental Engineering Science*, **26**, 407–418.
- Boët, P., Berrebi-dit-thomas, R. & Tales, E. (1999) Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. *Hydrobiologia*, **410**, 59–68 .
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M. & Moretti, M. (2013) Habitat connectivity shapes urban arthropod communities-the key role of green roofs. *Ecology*, **95**, 1010–1021.
- Brenneisen, S. (2006) Space for Urban Wildlife : Designing Green Roofs as Habitats in Switzerland. *Urban Habitats*, **4**, 27–36.

- Bruitparif (2016). <http://www.bruitparif.fr/bruit-et-sante/recommandations-de-loms#.WFHBZqLhDyg>
- Buccola, N. & Spolek, G. (2010) A Pilot-Scale Evaluation of Greenroof Runoff Retention, Detention, and Quality. *Water, Air, & Soil Pollution*, **216**, 83–92.
- Burkle, L.A. & Irwin, R.E. (2010) Beyond biomass: Measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. *Journal of Ecology*, **98**, 705–717.
- Butterfield, B.J. & Suding, K.N. (2013) Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology*, **101**, 9–17.
- Cao, J., Tamura, Y. & Yoshida, A. (2013) Wind tunnel investigation of wind loads on rooftop model modules for green roofing systems, *Journal of Wind Engineering*, **118**, 20–34.
- Cardoza, Y. J., Harris, G. K. & Grozinger, C. M. Effects of soil quality enhancement on pollinator-plant interactions. *Psyche a J. Entomol.*
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. & Vaissière, B.E. (2009) Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **133**, 40–47.
- Carter, T.L., Rasmussen, T.C. & Carter Todd C., T.L.. R. (2006) Hydrologic Behavior of Vegetated Roofs. *Journal of the American Water Resources Association*, **42**, 1261–1274.
- Castleton, H.F., Stovin, V., Beck, S.B.M. & Davison, J.B. (2010) Green roofs; building energy savings and the potential for retrofit. *Energy and Buildings*, **42**, 1582–1591.
- Catalano, C., Marcenò, C., Laudicina, V.A. & Guarino, R. (2016) Thirty years unmanaged green roofs: Ecological research and design implications. *Landscape and Urban Planning*, **149**, 11-19.
- Costanzo, V., Evola, G. & Marletta, L. (2016) Energy savings in buildings or UHI mitigation? Comparison between green roofs and cool roofs. *Energy and Buildings*, **114**, 247-255.
- Chang, M., McBroom, M.W. & Scott Beasley, R. (2004) Roofing as a source of nonpoint water pollution. *Journal of environmental management*, **73**, 307–15.

- Chambers, F.M., Beilman, D.W., Yu, Z. (2010) Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamic. *Mire and peat*, **7**, 1-10.
- Clark, M.J. & Zheng, Y. (2014) Fertilizer rate influences production scheduling of sedum-vegetated green roof mats. *Ecological Engineering*, **71**, 644–650.
- Colla, S.R., Willis, E. & Packer, L. (2009) Can green roofs provide habitat for urban bees (Hymenoptera: Apidae)? *Cities and the Environment*, **2 (1)**, 12pp.
- Coma, J., Pérez, G., Solé, C., Castell, A. & Cabeza, L.F. (2016) Thermal assessment of extensive green roofs as passive tool for energy savings in buildings. *Renewable Energy*, **85**, 1106–1115.
- Conley, D.J, Paerl, H.W, W.Howarth, R., F.Boesch, D., P. Seitzinger, S., E. Havens, K., Lancelot, C., E.Likens, G (2009) Controlling eutrophication : nitrogen and phosphorus, *Science*, **323**, 1014-1015
- Connelly, M., Hodgson, M. (2008) Sound Transmission loss of Extensive Green Roofs *Canadian accoustic*, **36(3)**, 74-75.
- Connelly, M. & Hodgson, M. (2015) Experimental investigation of the sound absorption characteristics of vegetated roofs. *Building and Environment*, **92**, 335-346.
- Coutts, A.M., Daly, E., Beringer, J. & Tapper, N.J. (2013) Assessing practical measures to reduce urban heat: Green and cool roofs. *Building and Environment*, **70**, 266–276.
- CSTB (2008) Centre Scientifique et technique du bâtiment, Toitures végétalisées : une contribution au développement durable.
<http://www.cstb.fr/archives/webzines/editions/19-fevrier-2008/toitures-vegetalisees-une-contribution-au-developpement-durable.html>
- Currie, B.A. & Bass, B. (2008) Estimates of air pollution mitigation with green plants and green roofs using the UFORE model. *Urban Ecosystems*, **11**, 409–422.
- DDC (2007) New York City Department of design and construction. Cool and green roofing manual. http://www.nyc.gov/html/ddc/downloads/pdf/cool_green_roof_man.pdf
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M. & Fontaine, C. (2016) Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecology and Evolution*, **6**, 1967–1976.
- Ding, D., Zhao, Y., Feng, H., Peng, X. & Si, B. (2016) Using the double-exponential water retention equation to determine how soil pore-size distribution is linked to soil texture. *Soil and Tillage Research*, **156**, 119–130.

- Dominique, M., Tiana, R.H., Fanomezana, R.T. & Ludovic, A.A. (2014) Thermal behavior of green roof in Reunion Island: contribution towards a net zero building. *Energy Procedia*, **57**, 1908–1921.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dunnett, N., Kingsbury, N. (2008). *Planting green roofs and living walls*. Timber press portland, London, 328pp
- Dunnett, N., Nagase, A., Booth, R. & Grime, P. (2008) Influence of vegetation composition on runoff in two simulated green roof experiments. *Urban Ecosystems*, **11**, 385–398.
- Dunnett, N., Nagase, A. & Hallam, A. (2008) The dynamics of planted and colonising species on a green roof over six growing seasons 2001 – 2006 : influence of substrate depth. *Urban Ecosystems*, **11**, 373–384.
- Durhman, A.K., Rowe, D.B., Building, S., Lansing, E. & Rugh, C.L. (2007) Effect of substrate depth on initial growth, coverage, and survival of 25 succulent green roof plant taxa. *HortScience*, **42**, 588–595.
- Dusza, Y., Pacteau, C., Abbadie, L. (2015). Toitures végétalisées et services écosystémiques : vers des toitures-écosystèmes (p.117-202), dans "*Toit urbain : les défis énergétiques et écosystémiques d'un nouveau territoire*" (Dir. Prochazka, A., Breux, S., S.Griffith, C., Boyer-Mercier, P.), Presses universitaires de Laval, 396 pp.
- Dvorak, B. & Volder, A. (2013) Rooftop temperature reduction from unirrigated modular green roofs in south-central Texas. *Urban Forestry & Urban Greening*, **12**, 28–35.
- Eau Seine Normandie (2016) Aides à la gestion durable des eaux pluviales. http://www.eau-seine-normandie.fr/fileadmin/mediatheque/Dossier_partage/INSTITUTIONNEL/PLAQUETTES/AIDES_Gestion_durable_des_eaux_pluviales.pdf
- Emilsson, T. (2005) Comparison of establishment methods for extensive green roofs in southern Sweden. *Urban Forestry & Urban Greening*, **3**, 103–111.
- Emilsson, T. (2008) Vegetation development on extensive vegetated green roofs: Influence of substrate composition, establishment method and species mix. *Ecological Engineering*, **33**, 265–277.
- Emilsson, T., Czemiellberndtsson, J., Mattsson, J. & Rolf, K. (2007) Effect of using conventional and controlled release fertiliser on nutrient runoff from various vegetated roof systems. *Ecological Engineering*, **29**, 260–271.

- Eumorfopoulou, E. & Aravantinos, D. (1998) The contribution of a planted roof to the thermal protection of buildings in Greece. *Energy and Buildings*, **27**, 29–36.
- Farrell, C., Mitchell, R.E., Szota, C., Rayner, J.P. & Williams, N.S.G. (2012) Green roofs for hot and dry climates: Interacting effects of plant water use, succulence and substrate. *Ecological Engineering*, **49**, 270–276.
- Farrell, C., Szota, C., Williams, N.S.G. & Arndt, S.K. (2013) High water users can be drought tolerant: Using physiological traits for green roof plant selection. *Plant and Soil*, **372**, 177–193.
- Fassman-Beck, E., Voyde, E., Simcock, R. & Hong, Y.S. (2013) 4 Living roofs in 3 locations: Does configuration affect runoff mitigation? *Journal of Hydrology*, **490**, 11–20.
- Feng, C., Meng, Q. & Zhang, Y. (2010) Theoretical and experimental analysis of the energy balance of extensive green roofs. *Energy and Buildings*, **42**, 959–965.
- Fernandez-Cañero, R., Emilsson, T., Fernandez-Barba, C. & Herrera Machuca, M.Á. (2013) Green roof systems: A study of public attitudes and preferences in southern Spain. *Journal of Environmental Management*, **128**, 106–115.
- FFL (2010) Forschungsgesellschaft Landschaftsentwicklung Landschaftsbau (Landscape, Research, Development and Construction Society). Guideline for the Planning, Execution, and upkeep of green-roof Sites. www.f-l-l.de.
- Flacher, F., Raynaud, X., Hansart, A., Motard, E. & Dajoz, I. (2015) Competition with wind-pollinated plant species alters floral traits of insect-pollinated plant species. *Scientific reports*, **5**, 1–10.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, **4**, e1.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissière, B.E. (2014) Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (hymenoptera: anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE*, **9**, e104679
- Gaffin, S., Parshall, L., O’Keeffe, G., Braman, D., Beattie, D., Berghage, R. (2006) Energy balance modeling applied to a comparison of white and green roof cooling efficiency. *Green roofs in the New York Metropolitan region research report*.

- Garantonakis, N., Varikou, K., Birouraki, A., Edwards, M., Kalliakaki, V. & Andrinopoulos, F. (2016) Comparing the pollination services of honey bees and wild bees in a watermelon field. *Scientia Horticulturae*, **204**, 138–144.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E. & Dajoz, I. (2013) Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE*, **8**, e63421.
- Getter, K.L. & Rowe, D.B. (2008) Media depth influences Sedum green roof establishment. *Urban Ecosystems*, **11**, 361–372.
- Getter, K.L., Rowe, D.B. & Andresen, J.A. (2007) Quantifying the effect of slope on extensive green roof stormwater retention. *Ecological Engineering*, **31**, 225–231.
- Getter, K.L., Rowe, D.B., Andresen, J. a. & Wichman, I.S. (2011) Seasonal heat flux properties of an extensive green roof in a Midwestern U.S. climate. *Energy and Buildings*, **43**, 3548–3557.
- Getter, K.L., Rowe, D.B., Robertson, G.P., Cregg, B.M. & Andresen, J. a. (2009) Carbon sequestration potential of extensive green roofs. *Environmental science & technology*, **43**, 7564–70.
- Ghazoul, J. (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, **94**, 295–304.
- GIEC (2008) Climate change and water.
- Gomes, M.A. da C., Hauser-Davis, R.A., de Souza, A.N. & Vitória, A.P. (2016) Metal phytoremediation: General strategies, genetically modified plants and applications in metal nanoparticle contamination. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **134**, 133–147.
- Gorden, N.L.S. & Adler, L.S. (2013) Abiotic conditions affect Floral antagonists and mutualists of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **100**, 679–689.
- Graceson, A., Hare, M., Monaghan, J. & Hall, N. (2013) The water retention capabilities of growing media for green roofs. *Ecological Engineering*, **61**, 328–334.
- Graceson, A., Monaghan, J., Hall, N. & Hare, M. (2014) Plant growth responses to different growing media for green roofs. *Ecological Engineering*, **69**, 196–200.
- Gregoire, B.G. & Clausen, J.C. (2011) Effect of a modular extensive green roof on stormwater runoff and water quality. *Ecological Engineering*, **37**, 963–969.
- Green roof for healthy cities. <http://www.greenroofs.org/>

- Hathaway, A.M., Hunt, W.F. & Jennings, G.D. (2008) A Field Study of Green Roof Hydrologic and Water Quality Performance. *Transactions of the ASABE*, **51**, 37–44.
- Heidarinejad, G. & Esmaili, A. (2015) Numerical simulation of the dual effect of green roof thermal performance. *Energy Conversion and Management*, **106**, 1418–1425.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B. & Bunce, R.G.H. (1999) Ellenberg's indicator values for British plants. *ECOFAC Volume 2 Technical Annex*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, 46pp.
- Hiltner, R., Lawrence, T. & Tollner, E. (2008) Modeling stormwater runoff from green roofs with HYDRUS-1D. *Journal of Hydrology*, **358**, 288–293.
- Hirano, Y. & Yoshida, Y. (2016) Assessing the effects of CO₂ reduction strategies on heat islands in urban areas. *Sustainable Cities and Society*, **26**, 383–392.
- Hodo-Abalo, S., Banna, M. & Zeghmami, B. (2012) Performance analysis of a planted roof as a passive cooling technique in hot-humid tropics. *Renewable Energy*, **39**, 140–148.
- Jaffal, I., Ouldboukhiti, S.-E. & Belarbi, R. (2012) A comprehensive study of the impact of green roofs on building energy performance. *Renewable Energy*, **43**, 157–164.
- Jim, C.Y. (2012) Effect of vegetation biomass structure on thermal performance of tropical green roof. *Landscape and Ecological Engineering*, **8**, 173–187.
- Jim, C.Y. & He, H. (2010) Coupling heat flux dynamics with meteorological conditions in the green roof ecosystem. *Ecological Engineering*, **36**, 1052–1063.
- Jim, C.Y. & Tsang, S.W. (2011) Biophysical properties and thermal performance of an intensive green roof. *Building and Environment*, **46**, 1263–1274.
- Jungels, J., Rakow, D.A., Allred, S.B. & Skelly, S.M. (2013) Attitudes and aesthetic reactions toward green roofs in the Northeastern United States. *Landscape and Urban Planning*, **117**, 13–21.
- Kadas, G. (2006) Rare Invertebrates Colonizing Green Roofs in London. *Urban Habitats*, **4**, 66–86.
- Kanechi, M., Fujiwara, S., Shintani, N., Suzuki, T. & Uno, Y. (2014) Performance of herbaceous *Evolvulus pilosus* on urban green roof in relation to substrate and irrigation. *Urban Forestry & Urban Greening*, **13**, 184–191.
- Kaufhold, S., Reese, A., Schwiebacher, W., Dohrmann, R., Grathoff, G.H., Warr, L.N., Halisch, M., Müller, C., Schwarz-schampera, U. & Ufer, K. (2014) Porosity and distribution of water in perlite from the island of Milos, Greece. *SpringerPlus*, **3**:598.

- Klein, P.M. & Coffman, R. (2015) Establishment and performance of an experimental green roof under extreme climatic conditions. *The Science of the total environment*, **512–513**, 82–93.
- Köhler, M. (2006) Long-term vegetation research on two extensive green roofs in Berlin. *Urban Habitats*, **4**, 3–26.
- Kokogiannakis, G., Tietje, A. & Darkwa, J. (2011) The role of green roofs on reducing heating and cooling loads: a database across chinese climates. *Procedia Environmental Sciences*, **11**, 604–610.
- Kolokotsa, D., Santamouris, M. & Zerefos, S.C. (2013) Green and cool roofs' urban heat island mitigation potential in European climates for office buildings under free floating conditions. *Solar Energy*, **95**, 118–130.
- Kotsiris, G., Nektarios, P.A., Ntoulas, N., Kargas, G. (2013) An adaptative approach to intensive green roofs in the Mediterranean climatic region. *Urban Forestry & Urban Greening*, 1–13.
- Ksiazek, K., Fant, J. & Skogen, K. (2012) An assessment of pollen limitation on Chicago green roofs. *Landscape and Urban Planning*, **107**, 401–408.
- Kwak, J., Khang, B., Kim, E. & Kim, H. (2013) Estimation of Biochemical Oxygen Demand Based on Dissolved Organic Carbon, UV Absorption, and Fluorescence Measurements. *Journal of Chemistry*.
- Lazzarin, R., Castellotti, F. & Busato, F. (2005) Experimental measurements and numerical modelling of a green roof. *Energy and Buildings*, **37**, 1260–1267.
- Lee, J.Y., Lee, M.J. & Han, M. (2015) A pilot study to evaluate runoff quantity from green roofs. *Journal of environmental management*, **152C**, 171–176.
- Lee, J.Y., Moon, H.J., Kim, T.I., Kim, H.W. & Han, M.Y. (2013) Quantitative analysis on the urban flood mitigation effect by the extensive green roof system. *Environmental Pollution*, **181**, 257–261.
- Lee, K.E., Williams, K.J.H., Sargent, L.D., Farrell, C. & Williams, N.S. (2014) Living roof preference is influenced by plant characteristics and diversity. *Landscape and Urban Planning*, **122**, 152–159.
- Liang, H. & Huang, K. (2011) Study on rooftop outdoor thermal environment and slab insulation performance of grass planted roof. *International Journal of the Physical Sciences*, **6**, 65–73.

- Lin, Y.-J. & Lin, H.-T. (2011) Thermal performance of different planting substrates and irrigation frequencies in extensive tropical rooftop greeneries. *Building and Environment*, **46**, 345–355.
- Lu, J., Yuan, J., Yang, J., Chen, A. & Yang, Z. (2015) Effect of substrate depth on initial growth and drought tolerance of *Sedum lineare* in extensive green roof system. *Ecological Engineering*, **74**, 408–414.
- Lui, K. et Minor, J. (2005) Performance evaluation of an extensive green roof, *proceeding of the 3rd North American Green Roof Conference : Greening rooftops for sustainable communities*, May 4-6, Washington D.C. (USA).
- Luederitz, C., Brink, E., Gralla, F., Hermelingmeier, V., Meyer, M., Niven, L., Panzer, L., Partelow, S., Rau, A.-L., Sasaki, R., Abson, D.J., Lang, D.J., Wamsler, C. & von Wehrden, H. (2015) A review of urban ecosystem services: six key challenges for future research. *Ecosystem Services*, **14**, 98–112.
- Lundholm, J.T. (2015) Green roof plant species diversity improves ecosystem multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 726–734.
- Lundholm, J., MacIvor, J.S., MacDougall, Z. & Ranalli, M. (2010) Plant species and functional group combinations affect green roof ecosystem functions. *PLoS ONE*, **5**(3): e9677.
- Lundholm, J., Tran, S. & Gebert, L. (2015) Plant functional traits predict green roof ecosystem services. *Environmental Science and Technology*, **49**, 2366–2374.
- Lundquist, E.J., Jackson, L.E. & Scow, K.M. (1999) Wet-dry cycles affect dissolved organic carbon in two California agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 1031–1038.
- MacIvor, J.S. & Lundholm, J. (2011a) Insect species composition and diversity on intensive green roofs and adjacent level-ground habitats. *Urban Ecosystems*, **14**, 225–241.
- MacIvor, J.S. & Lundholm, J. (2011b) Performance evaluation of native plants suited to extensive green roof conditions in a maritime climate. *Ecological Engineering*, **37**, 407–417.
- MacIvor, J.S., Margolis, L., Puncher, C.L. & Carver Matthews, B.J. (2013) Decoupling factors affecting plant diversity and cover on extensive green roofs. *Journal of Environmental Management*, **130**, 297–305.

- MacIvor, J.S., Ranalli, M. A & Lundholm, J.T. (2011) Performance of dryland and wetland plant species on extensive green roofs. *Annals of botany*, **107**(4), 1-9.
- MacIvor, J.S., Ruttan, A. & Salehi, B. (2015) Exotics on exotics: Pollen analysis of urban bees visiting Sedum on a green roof. *Urban Ecosystems*, **18**, 419–430.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. & Clergeau, P. (2013) A comparison of 3 types of green roof as habitats for arthropods. *Ecological Engineering*, **57**, 109–117.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. & Clergeau, P. (2014) Green roofs as habitats for wild plant species in urban landscapes: First insights from a large-scale sampling. *Landscape and Urban Planning*, **122**, 100–107.
- Massazza, F. (1998) Pozzolana and Pozzolonaic cements (471–635) in *Lea's Chemistry of Cement and Concrete (Fourth Edition)*, edited by Peter C. Hewlett, Oxford, (U-K), 1057 pp.
- Mayer, H. (1999) Air pollution in cities. *Atmospheric Environment*, **33**, 4029–4037.
- McTiernan, K.B., Jarvis, S.C., Scholefield, D. & Hayes, M.H.B. (2001) Dissolved organic carbon losses from grazed grasslands under different management regimes. *Water Research*, **35**, 2565–2569.
- Mentens, J., Raes, D. & Hermy, M. (2006) Green roofs as a tool for solving the rainwater runoff problem in the urbanized 21st century? *Landscape and Urban Planning*, **77**, 217–226.
- Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer (2016) Certificats d'économie d'énergie. <http://www.developpement-durable.gouv.fr/-Certificats-d-economies-d-energie,188-.html>.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-Being : Synthesis*.
- Molineux, C.J., Gange, A.C., Connop, S.P. & Newport, D.J. (2015) Using recycled aggregates in green roof substrates for plant diversity. *Ecological Engineering*, **82**, 596–604.
- Monterusso, M.A., Rowe, D.B. & Rugh, C.L. (2005) Establishment and Persistence of Sedum spp . and Native Taxa for Green Roof Applications. *HortScience*, **40**, 391–396.
- Moran, A. (2003) A North Carolina field study to evaluate greenroof runoff quantity, runoff quality, and plant growth, *proceeding of World Water Congress 2003*, 1-10.

- Mulholland, P. (2003) Large-scale patterns in dissolved organic carbon concentration, flux, and sources. *In Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter*. Findlay S, Sinsabaugh R (eds), San Diego, pp 139–159.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (2010) Drought tolerance in different vegetation types for extensive green roofs: Effects of watering and diversity. *Landscape and Urban Planning*, **97**, 318–327.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (2011) The relationship between percentage of organic matter in substrate and plant growth in extensive green roofs. *Landscape and Urban Planning*, **103**, 230–236.
- Nagase, A. & Dunnett, N. (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**, 356–363.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Nardini, A., Andri, S. & Crasso, M. (2011) Influence of substrate depth and vegetation type on temperature and water runoff mitigation by extensive green roofs: shrubs versus herbaceous plants. *Urban Ecosystems*, **15**, 697–708.
- Natureparif (2013). Réaliser des toitures végétales favorables à la biodiversité.
<http://www.Natureparif.fr/attachments/Documentation/livres/Toitures-vegetalisees.pdf>
- Niachou, A., Papakonstantinou, K., Santamouris, M., Tsangrassoulis, A. & Mihalakakou, G. (2001) Analysis of the green roof thermal properties and investigation of its energy performance. *Energy and Buildings*, **33**, 719–729.
- New York City (2016). http://www.nyc.gov/html/dep/html/stormwater/green_pilot_project_ps118.shtml
- Nyukhien, W., Puayyok, T. & Yu, C. (2007) Study of thermal performance of extensive rooftop greenery systems in the tropical climate. *Building and Environment*, **42**, 25–54.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R.R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K.K.Y. & Rowe, B. (2007) Green roofs as urban ecosystems: Ecological structures, functions, and services. *BioScience*, **57**, 823–833.

- Oke, T.R. (1973) City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment Pergamon Press*, **7**, 769–779.
- Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W.S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N.M., Totland, Ø., Goulson, D., Alarcón, R., Stout, J.C. & Tarrant, S. (2012) Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 141–142.
- OMS (2006). Lignes directrices relatives à la qualité de l'air : particules, ozone, dioxyde d'azote et dioxyde de soufre.
- Ondoño, S., Bastida, F. & Moreno, J.L. (2014) Microbiological and biochemical properties of artificial substrates: A preliminary study of its application as Technosols or as a basis in Green Roof Systems. *Ecological Engineering*, **70**, 189–199.
- Ondoño, S., Martínez-Sánchez, J.J. & Moreno, J.L. (2015) Evaluating the growth of several Mediterranean endemic species in artificial substrates: Are these species suitable for their future use in green roofs? *Ecological Engineering*, **81**, 405–417.
- Ondoño, S., Martínez-Sánchez, J.J. & Moreno, J.L. (2016) The composition and depth of green roof substrates affect the growth of *Silene vulgaris* and *Lagurus ovatus* species and the C and N sequestration under two irrigation conditions. *Journal of Environmental Management*, **166**, 330–340.
- Onmura, S. (2001) Study on evaporative cooling effect of roof lawn gardens. *Energy and Buildings*, **33**, 653–666.
- Orazio, M.D., Perna, C. Di & Giuseppe, E. Di. (2012) Green roof yearly performance : A case study in a highly insulated building under temperate climate. *Energy and Buildings*, **55**, 439–451.
- Oudot, J. & Chaillan, F. (2010) Pyrolysis of asphaltene and biomarkers for the fingerprinting of the Amoco-Cadiz oil spill after 23 years. *Comptes Rendus Chimie*, **13**, 548–552.
- Ouldboukhitine, S.-E., Belarbi, R. & Sailor, D.J. (2014) Experimental and numerical investigation of urban street canyons to evaluate the impact of green roof inside and outside buildings. *Applied Energy*, **114**, 273–282.
- Ouldboukhitine, S.E., Spolek, G. & Belarbi, R. (2014) Impact of plants transpiration, grey and clean water irrigation on the thermal resistance of green roofs. *Ecological Engineering*, **67**, 60–66.

- Parizotto, S. & Lamberts, R. (2011) Investigation of green roof thermal performance in temperate climate: a case study of an experimental building in Florianopolis city, Southern Brazil. *Energy and Buildings*, **43**, 1712–1722.
- Parkins, K.L. & Clark, J.A. (2015) Green roofs provide habitat for urban bats. *Global Ecology and Conservation*, **4**, 349–357.
- Peri, G., Rizzo, G., Scaccianoce, G., La Gennusa, M. & Jones, P. (2016) Vegetation and soil related parameters for computing solar radiation exchanges within green roofs: Are the available values adequate for an easy modeling of their thermal behavior? *Energy and Buildings*, **129**, 535–548.
- Peri, G., Traverso, M., Finkbeiner, M. & Rizzo, G. (2012) The cost of green roofs disposal in a life cycle perspective: Covering the gap. *Energy*, **48**, 406–414.
- Permpituck, S. & Namprakai, P. (2012) The energy consumption performance of roof lawn gardens in Thailand. *Renewable Energy*, **40**, 98–103.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models R package version 3. 1–122.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 345–353.
- Newcombe, R.G. (1998) Interval Estimation for the Difference Between Independent Proportions: Comparison of Eleven Methods. *Statistics in Medicine*, **890**, 873–890.
- Razzaghmanesh, M., Beecham, S. & Kazemi, F. (2014) The growth and survival of plants in urban green roofs in a dry climate. *Science of the Total Environment*, **476–477**, 288–297.
- Razzaghmanesh, M., Beecham, S. & Salemi, T. (2015) The role of green roofs in mitigating Urban Heat Island effects in the metropolitan area of Adelaide Urban Forestry & Urban Greening, **15**, 89–102.
- Rankovic, A., Pacteau, C. & Abbadie, L. (2012) Services écosystémiques et adaptation urbaine interscalaire au changement climatique : un essai d’articulation, dans "Adaptation aux changements climatiques et trames vertes : quels enjeux pour la ville?" (Dir. P. BOUDES et M. COLOMBERT), Montréal, Les Éditions en environnement VertigO, p. 29-62.

- Retzlaff, W., Ebbs, S., Alsup, S., Morgan, S., Woods, E., Jost, V. & Luckett, K. (2008) What is that running off my green roof? Conference Proceedings of the Sixth Annual Greening Rooftops for Sustainable Communities Conference Awards and Trade Show. Baltimore, MD, April 30 – May 2.
- Rosenzweig, C., Solecki, W. & Slosberg, R. (2006) Mitigating New York City's heat island with urban forestry, living roofs, and light surfaces. *86th AMS Annual Meeting*.
- Rowe, D.B. (2010) Green roofs as a means of pollution abatement. *Environmental pollution*, **159**, 2100-2110.
- Rowe, D.B., Getter, K.L. & Durhman, A.K. (2012) Effect of green roof media depth on Crassulacean plant succession over seven years. *Landscape and Urban Planning*, **104**, 310–319.
- Rowe, D.B., Monterusso, M.A. & Rugh, C.L. (2006) Assessment of heat-expanded slate and fertility requirements in green roof substrates. *HortTechnology*, **16**, 471–477.
- Sailor, D.J. (2008) A green roof model for building energy simulation programs. *Energy and Buildings*, **40**, 1466–1478.
- Sailor, D., Hutchinson, D. & Bokovoy, L. (2007) Thermal property measurements for ecoroof soils common in the western U.S. *Energy and Buildings*, **40**, 1246–1251.
- Saiz, S. (2006) Comparative life cycle assessment of standard and green roofs. *Environmental Science & Technology*, **40**, 4312–4316.
- Saiz, S. et Bass, B. (2005) Energy performance of green roofs in a multi-storey residential building in Madrid, *proceeding of 3rd North American Green Roof Conference : Greening rooftops for sustainable communities*, May 4-6, Washington D.C. (USA).
- Santamouris, M. (2014) Cooling the cities – A review of reflective and green roof mitigation technologies to fight heat island and improve comfort in urban environments. *Solar Energy*, **103**, 682-703.
- Santamouris, M., Pavlou, C., Doukas, P. & Mihalakakou, G. (2007) Investigating and analysing the energy and environmental performance of an experimental green roof system installed in a nursery school building in Athens , Greece. *Energy*, **32**, 1781–1788.
- Sayed, O.H. (2001) Crassulacean Acid Metabolism 1975-2000, a checklist. *Photosynthetica*, **39**, 339–352.

- Schneider, C. A, Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671–675.
- Schrader, S. & Boning, M. (2006) Soil formation on green roofs and its contribution to urban biodiversity with emphasis on Collembolans. *Pedobiologia*, **50**, 347–356.
- Seidl, M., Gromaire, M.C., Saad, M. & De Gouvello, B. (2013) Effect of substrate depth and rain-event history on the pollutant abatement of green roofs. *Environmental Pollution*, **183**, 195–203.
- VanSeters, T., Rocha, L., Smith, D. & MacMillan, G. (2009) Evaluation of green roofs for runoff retention, runoff quality, and leachability. *Water Quality Research Journal of Canada*, **44**, 33–47.
- Simmons, M.T., Gardiner, B., Windhager, S. & Tinsley, J. (2008) Green roofs are not created equal: the hydrologic and thermal performance of six different extensive green roofs and reflective and non-reflective roofs in a sub-tropical climate. *Urban Ecosystems*, **11**, 339–348.
- Simon, P. (2015). Le toit, sujet d'architecture (p. 87-013), dans "*Toit urbain : les défis énergétiques et écosystémiques d'un nouveau territoire*" (Dir. Prochazka, A., Breux, S., S.Griffith, C., Boyer-Mercier, P.), Presses universitaires de Laval, 396 pp.
- Smith, K.R. & Roebber, P.J. (2011) Green roof mitigation potential for a proxy future climate scenario in Chicago, Illinois. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, **50**, 507–522.
- Snodgrass, D.C, Snodgrass L.L (2009) *Green roof plants: a ressource and planting guide*. Timber press Portland, Londres, 203pp.
- Speak, A.F., Rothwell, J.J., Lindley, S.J. & Smith, C.L. (2013) Rainwater runoff retention on an aged intensive green roof. *Science of the Total Environment*, **462**, 28–38.
- Stovin, V., Vesuviano, G. & Kasmin, H. (2012) The hydrological performance of a green roof test bed under UK climatic conditions. *Journal of Hydrology*, **414–415**, 148–161.
- Susca, T., Gaffin, S.R. & Dell'osso, G.R. (2011) Positive effects of vegetation: Urban heat island and green roofs. *Environmental pollution*, **159**, 2119-2126.
- Taha, H. (1997) Urban climates and heat islands: albedo, evapotranspiration, and anthropogenic heat. *Energy and Buildings*, **25**, 99–103.

- Taha, H., Akbari, H. & Rosenfeld, A. (1991) Heat island and oasis effects of vegetative canopies: Micro-meteorological field-measurements. *Theoretical and Applied Climatology*, **44**, 123–138.
- Takebayashi, H. & Moriyama, M. (2007) Surface heat budget on green roof and high reflection roof for mitigation of urban heat island. *Building and Environment*, **42**, 2971–2979.
- Teemusk, A & Mander, U. (2007) Rainwater runoff quantity and quality performance from a greenroof: The effects of short-term events. *Ecological Engineering*, **30**, 271–277.
- Theodosiou, T.G. (2003) Summer period analysis of the performance of a planted roof as a passive cooling technique. *Energy and Buildings*, **35**, 909–917.
- Thévenot D., Meybec, M.K & Lestel, L (2002) Métaux lourds, Bilan de synthèse PIREN SEINE. <https://www.senat.fr/rap/l02-215-2/l02-215-26.html>
- Thuring, C.E., Berghage, R.D. & Beattie, D.J. (2010) Green Roof Plant Responses to Different Substrate Types and Depths under Various Drought Conditions. *Hortechology*, **20**, 395–401.
- Tonietto, R., Fant, J., Ascher, J., Ellis, K. & Larkin, D. (2011) A comparison of bee communities of Chicago green roofs, parks and prairies. *Landscape and Urban Planning*, **103**, 102–108.
- Tsang, S.W. & Jim, C.Y. (2011) Theoretical evaluation of thermal and energy performance of tropical green roofs. *Energy*, **36**, 3590–3598.
- Tusseau-Vuillemin, M.H., Gourlay, C., Lorgeoux, C., Mouchel, J.M., Buzier, R., Gilbin, R., Seidel, J.L. & Elbaz-Poulichet, F. (2007) Dissolved and bioavailable contaminants in the Seine river basin. *Science of the Total Environment*, **375**, 244–256.
- Ting, I.P (1985). Crassulacean acid metabolism. *Annual review of plant physiology*, **36**, 595-622.
- United Nations Population Division, Population Estimates and Projections Section. (2014) World urbanization prospects: The 2012 Revision [database online]. Updated April 2014. Available at: <http://esa.un.org/wpp/>.
- Van Mechelen, C., Dutoit, T. & Hermy, M. (2015) Adapting green roof irrigation practices for a sustainable future: A review. *Sustainable Cities and Society*, **19**, 74–90.
- VanRenterghem, T. & Botteldooren, D. (2014) Influence of rainfall on the noise shielding by a green roof. *Building and Environment*, **82**, 1–8.

- Vanuytrecht, E., Van Mechelen, C., Van Meerbeek, K., Willems, P., Hermy, M. & Raes, D. (2014) Runoff and vegetation stress of green roofs under different climate change scenarios. *Landscape and Urban Planning*, **122**, 68–77.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J. a, Rugh, C.L., Fernandez, R.T. & Xiao, L. (2005a) Green roof stormwater retention: effects of roof surface, slope, and media depth. *Journal of environmental quality*, **34**, 1036–44.
- VanWoert, N.D., Rowe, D.B., Andresen, J.A., Rugh, C.L. & Xiao, L. (2005b) Watering regime and green roof substrate design affect sedum plant growth. *HortScience*, **40**, 659–664.
- Vargo, J., Stone, B., Habeeb, D., Liu, P. & Russell, A. (2016) The social and spatial distribution of temperature-related health impacts from urban heat island reduction policies. *Environmental Science & Policy* (in press).
- Vijayaraghavan, K. (2016) Green roofs: A critical review on the role of components, benefits, limitations and trends. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, **57**, 740–752.
- Vijayaraghavan, K. & Joshi, U.M. (2014) Can green roof act as a sink for contaminants? A methodological study to evaluate runoff quality from green roofs. *Environmental Pollution*, **194**, 121–129.
- Vijayaraghavan, K., Joshi, U.M. & Balasubramanian, R. (2012) A field study to evaluate runoff quality from green roofs. *Water research*, **46**, 1337–45.
- Vijayaraghavan, K. & Raja, F.D. (2014) Design and development of green roof substrate to improve runoff water quality: Plant growth experiments and adsorption. *Water Research*, **63**, 94–101.
- Villarreal, E.L. & Bengtsson, L. (2005) Response of a Sedum green-roof to individual rain events. *Ecological Engineering*, **25**, 1–7.
- Ville de Paris (2012) Toitures végétalisées : cahiers techniques.
<https://apisite.paris.fr/images/120425.pdf>
- Ville de Paris (2016). <http://www.paris.fr/biodiversite>
- Costanzo, V., Evola, G. & Marletta, L. (2014) Energy savings in buildings or UHI mitigation? Comparison between green roofs and cool roofs. Proceeding of the *Third International Conference on Countermeasures to Urban Heat Island*, 226–237.

- Virk, G., Jansz, A., Mavrogianni, A., Mylona, A., Stocker, J. & Davies, M. (2015) Microclimatic effects of green and cool roofs in London and their impacts on energy use for a typical office building. *Energy and Buildings*, **88**, 214–228.
- Volder, A. & Dvorak, B. (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**, 59–64.
- Voyde, E., Fassman, E. & Simcock, R. (2010) Hydrology of an extensive living roof under sub-tropical climate conditions in Auckland, New Zealand. *Journal of Hydrology*, **394**, 384–395.
- Wang, X., Zhao, X., Peng, C., Zhang, X. & Wang, J. (2013) A field study to evaluate the impact of different factors on the nutrient pollutant concentrations in green roof runoff. *Water Science and Technology*, **68**, 2691–2697.
- Ward, K., Lauf, S., Kleinschmit, B. & Endlicher, W. (2016) Heat waves and urban heat islands in Europe: A review of relevant drivers. *Science of the Total Environment*, **569–570**, 527–539.
- White, E. V. & Gatersleben, B. (2011) Greenery on residential buildings: Does it affect preferences and perceptions of beauty? *Journal of Environmental Psychology*, **31**, 89–98.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. (2007) Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, **21**, 213–223.
- Wolf, D. & Lundholm, J. (2008) Water uptake in green roof microcosms: Effects of plant species and water availability. *Ecological Engineering*, **33**, 179–186.
- Wong, N. (2003) Investigation of thermal benefits of rooftop garden in the tropical environment. *Building and Environment*, **38**, 261–270.
- Wong, N.H., Cheong, D.K.W., Yan, H., Soh, J., Ong, C.L. & Sia, A. (2003a) The effects of rooftop garden on energy consumption of a commercial building in Singapore. *Energy and Buildings*, **35**, 353–364.
- Wong, G.K.L. & Jim, C.Y. (2014) Quantitative hydrologic performance of extensive green roof under humid-tropical rainfall regime. *Ecological Engineering*, **70**, 366–378.
- Wong, N.H., Tay, S.F., Wong, R., Ong, C.L. & Sia, A. (2003b) Life cycle cost analysis of rooftop gardens in Singapore. *Building and Environment*, **38**, 499–509.

- Yaghoobian, N. & Srebric, J. (2015) Influence of plant coverage on the total green roof energy balance and building energy consumption. *Energy and Buildings*, **103**, 1–13.
- Yang, H.S., Kang, J. & Choi, M.S. (2012) Acoustic effects of green roof systems on a low-profiled structure at street level. *Building and Environment*, **50**, 44–55.
- Yang, J., Yu, Q. & Gong, P. (2008) Quantifying air pollution removal by green roofs in Chicago. *Atmospheric Environment*, **42**, 7266–7273.
- Yok, T.P. et Sia, A. (2005). A pilot green roof research project in Singapore, *proceeding of Greenroofs for Healthy Sustainable Cities Conference*, May 2005, Washington D.C. (USA).
- Yoo, C.Y., Pence, H.E., Jin, J.B., Miura, K., Gosney, M.J., Hasegawa, P.M. & Mickelbart, M. V. (2010) The Arabidopsis GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1. *The Plant cell*, **22**, 4128–4141.
- Zhang, Q., Miao, L., Wang, X., Liu, D., Zhu, L., Zhou, B., Sun, J. & Liu, J. (2015) The capacity of greening roof to reduce stormwater runoff and pollution. *Landscape and Urban Planning*, **144**, 142–150.

Résumé :

Les toitures végétalisées sont des écosystèmes urbains et construits en essor constant en France et dans le monde. Elles sont associées à de nombreux services écosystémiques, qu'il s'agisse de l'entretien durable des bâtiments (protection thermique et sonore) ou d'avantages environnementaux à l'échelle de la ville (lutte contre les îlots de chaleur urbain, réduction du ruissellement des eaux de pluie et amélioration de leur qualité, stockage du carbone et amélioration de la qualité de l'air, support pour la biodiversité). L'amélioration de la quantité et de la qualité de ces services écosystémiques nécessite de comprendre l'influence des interactions entre les composantes de la toiture végétalisée, à savoir la composition du sol, sa profondeur et la communauté végétale, sur les multiples fonctions écosystémiques associées. Pourtant, ces interactions n'ont jamais été étudiées dans le contexte des toitures végétalisées. Dans cette thèse, nous avons cherché à comprendre comment les interactions entre les composantes des toitures végétalisées influencent des fonctions majeures liées aux cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et de l'eau, ainsi qu'à la pollinisation (production de biomasse et croissance des plantes, stockage du carbone et de l'azote par les plantes, transpiration foliaire, rétention d'eau, lessivage de carbone organique dissous et de nitrate, production de fleurs et interactions plantes-pollinisateurs). À l'aide d'une expérimentation en pots et en milieu contrôlé, nous avons d'abord étudié l'influence du type de substrat, de sa composition et de plusieurs espèces de plantes sur la multifonctionnalité (cycle du carbone, de l'azote et de l'eau). Puis, à l'aide d'une expérimentation en conditions réelles sur une toiture parisienne, nous avons testé l'influence de ces composantes sur ces mêmes fonctions ainsi que sur les interactions plantes-pollinisateurs. Nous avons mis en évidence une influence majeure des interactions entre type de sol, profondeur du sol, espèces de plantes et diversité végétale sur (1) le niveau de réalisation des fonctions écosystémiques ainsi que (2) les interactions entre ces fonctions. Nous avons montré que le choix des composantes d'une toiture pouvait conduire à des compromis entre services écosystémiques. Nous proposons des pistes de conception et de gestion pour obtenir des toitures végétalisées multifonctionnelles.

Mots clés : toiture végétalisée, toit vert, services écosystémiques, multifonctionnalité, rétention d'eau, cycles du carbone et de l'azote, transpiration foliaire, pollinisation, interactions sols-plantes.

Green roofs and ecosystem services: enhancing multifunctionality through soil-plant interactions and plant diversity

Abstract :

Green roofs are urban constructed ecosystems, associated with multiple ecosystem services, such as thermal regulation and sound proofing of buildings, urban heat island and stormwater runoff mitigation, water and air quality improvement, carbon storage, and support for biodiversity. Enhancing the quality and quantity of ecosystem services requires to understand how interactions between substrate composition, substrate depth and plant community affect multiple ecosystem functions. However, such interactions have never been studied on green roofs. In this thesis, we focused on the influence of soil-plant interactions on key ecosystem functions related to carbon, nitrogen and water cycles (biomass production and plant growth, carbon and nitrogen storage in plants, leaf transpiration, water retention, leaching of dissolved organic carbon and nitrate) as well as pollination (production of flowers and plant-pollinator interactions). First, we studied, with a pot experiment under controlled conditions, how multifunctionality (related to carbon, nitrogen and water cycles) was affected by green roof plant species, substrate depth and substrate type. Second, we tested in more realistic conditions on a rooftop in Paris (France) the influence of green roof components on the same functions and on plant-pollinator interactions. We highlighted that interactions between substrate type, substrate depth, plant species and plant diversity affect (1) the level of ecosystem functions and (2) interactions between functions. We found that the choice of green roof components could lead to trade-offs between ecosystem services. We propose general guidelines for the conception and management of multifunctional green roofs.

Keywords : green roof, ecosystem services, multifunctionality, water retention, carbon and nitrogen cycles, leaf transpiration, pollination, soil-plant interactions, plant-pollinator interactions.