

Université de Montréal

Impacts de l'urbanisation et de l'historique d'utilisation des sites sur la diversité taxonomique et fonctionnelle de la flore des milieux humides non-riverains

par

Audréanne Loïselle

Département de Sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de M. Sc.

en Sciences biologiques

7 juillet 2018

© Audréanne Loïselle, 2018

Résumé

L'urbanisation est l'une des principales causes de l'homogénéisation biotique dans le monde. Ce mémoire de maîtrise vise à comprendre les effets de l'urbanisation et de l'historique de l'utilisation du paysage sur l'assemblage des communautés végétales dans les milieux humides non-riverains. L'inventaire floristique de 67 marais et marécages a été réalisé sur le territoire de Laval. La richesse taxonomique, la diversité fonctionnelle ainsi que la diversité bêta taxonomique et fonctionnelle ont été comparées selon le type de milieu humide (marais ou marécage), l'origine des espèces (indigène ou exotique), le niveau d'urbanisation (urbain ou rural) et l'historique d'utilisation du site (agricole ou naturelle). Aucun effet de l'urbanisation et de l'historique d'utilisation agricole du site n'a été détecté sur la richesse taxonomique et la diversité fonctionnelle, dont les principales différences étaient plutôt attribuables à l'origine des espèces et au type de milieu humide. L'urbanisation et l'historique d'utilisation agricole du site n'ont induit aucune différence au niveau de la diversité bêta, mais étaient associées à d'importants changements dans la composition en espèces et en traits des communautés. Alors que la composition floristique des marais était davantage influencée par le niveau actuel d'urbanisation au pourtour des sites, celle des marécages reflétait plutôt les effets des perturbations agricoles *in situ* passées. De façon générale, les espèces exotiques avaient un rôle homogénéisateur sur la flore. Globalement, mes résultats indiquent que la compréhension des impacts de l'urbanisation sur les communautés floristiques des milieux humides non-riverains nécessite l'intégration de plusieurs facteurs agissant à différentes échelles temporelles.

Mots-clefs

Homogénéisation biotique; Marais; Marécages; Espèces exotiques; Diversité alpha et bêta;
Traits fonctionnels; Historique du paysage; Agriculture; Assemblage des communautés.

Abstract

Urbanization is one of the leading causes of biotic homogenization. This master aims at understanding the effects of urbanization and of land use legacy on vegetal community assembling processes in isolated wetlands. Floristic inventories were carried in 67 isolated wetlands (marshes and swamps) of Laval. Taxonomic richness, functional diversity as well as taxonomic and functional beta diversity were compared according to wetland type (marshes or swamps), species origin (indigenous or exotic), present-day urbanization (natural or urban) and land use legacy (wetland or agricultural). No impact of urbanization and former agricultural use was detected on the taxonomic richness and functional diversity, but these two parameters differed according to species origin and wetland type. As well, urbanization and former agricultural use did not induce differences in beta diversity but were associated with important shifts in taxonomic and functional community composition. While marshes were more influenced by actual urbanization, the composition of swamps rather reflected the effects of *in situ* past disturbances. Moreover, exotics contributed to homogenize plant communities, both taxonomically and functionally. Overall, my results indicate that the impacts of urbanization on floristic communities of isolated wetlands call for the integration of multiple factors at different temporal scales.

Keywords: Biotic homogenization; Marshes; Swamps; Exotic species; Alpha and beta diversity; Functional traits; Land use legacy; Agriculture; Community assemblages.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures	vii
Liste des annexes	viii
Remerciements.....	ix
CHAPITRE 1	1
Introduction générale.....	1
Organisation du mémoire	2
Les impacts de l'urbanisation sur les communautés floristiques	4
Perturbations hydrologiques et microclimatiques.....	4
Transformation et fragmentation du paysage	5
Urbanisation et homogénéisation biotique	6
L'échelle d'observation	7
Le nombre d'espèces gagnantes et perdantes	8
Le type de milieu étudié.....	9
L'historique des perturbations	10
Homogénéisation taxonomique et fonctionnelle	11
Les milieux humides non-riverains	12
Services écologiques des milieux humides.....	12
Hydrologie des milieux humides non-riverains.....	13
Impacts de l'urbanisation sur les milieux humides non-riverains	15
Objectifs	17
CHAPITRE 2	19
Abstract	20
Introduction	22
Methods.....	25
Results	33
Discussion	41

Conclusion.....	45
References	47
CHAPITRE 3	55
Bibliographie.....	59
Annexes du chapitre 1.....	i
Annexes du chapitre 2.....	xxiii

Liste des tableaux

Chapitre 2

Table 1. Number of marshes and swamps in each urbanization level and former agricultural use class.

Table 2. Land use categories used to classify the territory in a 500 m buffer zone around each of the 67 isolated wetlands sampled.

Table 3. Description of the functional traits and environmental preferences selected.

Table 4. Effect of urbanization level, former agricultural use class, wetland type and species origin as well as their interaction on taxonomic richness and functional dispersion tested with multifactor analysis of variance.

Table 5. Differences in taxonomic and functional beta diversity and composition in marshes and swamps in Laval, southern Québec, according to urbanization level former agricultural use class.

Table 6. Partial redundancy analysis of species dispersion constrained for urbanization levels or former agricultural use classes.

Table 7. Differences in functional trait distribution of exotic and native species for urbanization levels (marshes) and former agricultural use classes (swamps).

Liste des figures

Chapitre 2

Figure 1: Location map of the 32 swamps and the 35 marshes sampled in Laval.

Figure 2. Differences between native and exotic taxonomic richness and between functional diversity of marshes and swamps in Laval, southern Québec.

Figure 3. Influence of urbanization level and former agricultural use class on the multivariate dispersion of species composition in marshes and swamps.

Figure 4. Native and exotic species projection on the canonical axis of partial redundancy analysis of species dispersion constrained for urbanization levels and former agricultural use classes.

Figure 5. Differences in taxonomic and functional beta diversity caused by exotic species between urbanization levels and former agricultural use classes.

Liste des annexes

Chapitre 1

Tableau 1. Coordonnées géographiques des 35 marais et 32 marécages milieux humides échantillonnés.

Tableau 2. Liste des plantes observées dans les marais et les marécages échantillonnés.

Tableau 3. Matrice de traits fonctionnels et tolérances écologiques des plantes observées dans les 67 milieux humides échantillonnés.

Tableau 4. Matrice de traits fonctionnels associés à la dispersion des plantes observées dans les 67 milieux humides échantillonnés.

Chapitre 2

Table 1. Method used to choose the number of transect to be sampled in each wetland according to size and vegetation structure heretogeneity.

Figure 1. Taxonomic and functional beta diversity according to wetland type.

Figure 2. Partial redundancy analysis (pRDA) of species abundances constrained for urbanization levels and former agricultural use classes.

Remerciements

D'abord, je tiens à remercier tout particulièrement Stéphanie Pellerin, ma directrice de recherche. Sa grande disponibilité, son positivisme malgré les défis, et ses constants encouragements ont été de précieux outils dans la réalisation de ce projet. J'aimerais aussi remercier Monique Poulin, ma codirectrice, pour tous ses bons conseils et ses critiques constructives qui à chaque fois m'ont amené à aller plus loin.

Un merci très spécial aux gens avec qui j'ai arpenté les milieux humides de Laval. Geneviève Telmosse, pour ta grande sagesse, Philippe-Olivier Dumais, pour ta motivation sans faille, Jean-François Rioux, pour ton humour subtil, Vincent Grondin, pour ton sourire à tous les matins, Élise Deschênes, pour ton dynamisme et finalement Alexandra Moll, pour les cours de conduite improvisés.

Je remercie également Guy Garant, directeur du Conseil régional de l'environnement de Laval, qui a accueilli et appuyé notre équipe de terrain pendant douze semaines. Merci également à Magalie Noiseux-Lorin, chargée de projet en milieux naturels, pour son aide sur le terrain et sa bonne gestion.

Merci à tous mes collègues de bureau pour votre temps et vos précieux conseils et à mes amis, qui ont dû endurer mon babillage incessant sur les plantes au cours des deux dernières années. Merci à la gang du coin du jeu, pour m'avoir permis de faire rimer travail et vie sociale et à mes parents, pour leurs encouragements constants et leur intérêt pour mon parcours. Un merci tout spécial à David Jolin, mon plus grand support moral. Merci pour ta curiosité, ta patience, tes encouragements et ta confiance en mes capacités.

En terminant, je remercie le Fond québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Centre de la Science de la Biodiversité du Québec, l'Université de Montréal et l'Institut de recherche en biologie végétale de m'avoir octroyé une aide financière.

CHAPITRE 1

Introduction générale

Les milieux humides sont parmi les écosystèmes qui subissent les taux de dégradation et de pertes en superficie les plus rapides (Brinson & Malvárez 2002; MEA 2005). En Amérique du Nord, on estime que de 54 à 57% de la superficie des milieux humides aurait disparu depuis le début de la colonisation européenne (Davidson 2014). Par exemple dans les basses terres du Saint-Laurent, ces pertes sont estimées à environ 45% (Joly *et al.* 2008) et atteindraient 85% dans la grande région de Montréal (Gratton 2010). La forte diminution de la superficie des milieux humides est principalement attribuable à l'augmentation de l'exploitation des terres agricoles et au développement urbain, mais aussi à l'inefficacité des outils législatifs associés à leur protection (Poulin *et al.* 2016).

L'urbanisation représente une menace majeure pour la biodiversité et l'intégrité écologique des écosystèmes (McKinney 2002; Grimm *et al.* 2008). Elle entraîne notamment la fragmentation, la pollution et l'altération des conditions hydrologiques des milieux humides (Ehrenfeld 2000; Houlihan & Findlay 2004; Moffat *et al.* 2004; Kaye *et al.* 2006). Ces perturbations homogénéisent les conditions environnementales et mènent éventuellement à une sélection directionnelle des traits fonctionnels des espèces (Knapp *et al.* 2009; Duncan *et al.* 2011; McCune & Vellend 2013; Williams *et al.* 2015). Cette sélection se fait souvent au détriment des communautés locales composées d'espèces spécialistes, qui sont remplacées par un nombre restreint d'espèces généralistes ou rudérales (McKinney 2006). Il en résulte souvent un phénomène d'homogénéisation biotique, soit une augmentation de la similarité entre les communautés à travers le temps

et l'espace (McKinney & Lockwood 1999; Olden & Poff 2003; McKinney 2006). Cependant, l'homogénéisation biotique ne constitue pas l'unique réponse possible des communautés floristiques à l'urbanisation (Rooney *et al.* 2007). Cette dernière peut également mener à une différenciation des communautés, ou encore engendrer un remplacement (*turnover*) des espèces, sans qu'il n'y ait eu modification de la diversité bêta (Olden & Poff 2003). Différents facteurs, tels que l'échelle d'observation, l'historique du paysage, l'origine des espèces, le type d'habitat et le type de diversité étudiée peuvent influencer la réponse qui sera observée des écosystèmes aux perturbations anthropiques (Foster *et al.* 2003; Kühn & Klotz 2006; Qian & Guo 2010; Sonnier *et al.* 2014). À l'échelle locale, par exemple au sein d'une région métropolitaine définie, très peu d'études se sont intéressées au phénomène de l'homogénéisation biotique dans les milieux humides, et plus particulièrement à celle pouvant se produire dans les sites non-riverains (Lougheed *et al.* 2008, Chen *et al.* 2010).

Dans ce contexte, mon mémoire vise à comprendre l'assemblage des communautés végétales des milieux humides non-riverains en réponse à une augmentation de l'urbanisation à une échelle locale selon l'existence ou non d'une utilisation agricole passée.

Organisation du mémoire

Ce mémoire est constitué de trois chapitres, dont un rédigé sous forme d'article scientifique en anglais. Le premier chapitre (Introduction générale) présente une revue de la littérature qui met en relation les impacts de l'urbanisation sur l'assemblage des communautés, les facteurs clefs dans l'étude de l'homogénéisation biotique et les connaissances actuelles de l'écologie des milieux humides non-riverains. Le second

chapitre représente le corps de la recherche effectuée et a été rédigé sous forme d'article scientifique qui sera soumis pour publication dans la revue *Urban Ecosystems* sous le titre « *Impacts of urbanization and land use legacy on taxonomic and functional diversity in isolated wetlands* ». Les auteures sont Audréanne Loiseau, Stéphanie Pellerin et Monique Poulin. La première auteure a effectué l'échantillonnage sur le terrain, le traitement et l'analyse des données, ainsi que la rédaction du présent mémoire. Stéphanie Pellerin et Monique Poulin ont supervisé le projet de recherche, en plus de corriger et de commenter le manuscrit.

Les impacts de l'urbanisation sur les communautés floristiques

L'urbanisation entraîne la modification des principaux filtres écologiques responsables de l'assemblage des communautés végétales (Williams *et al.* 2009). Ces filtres peuvent être abiotiques ou biotiques et sont associés à la valeur adaptative d'un individu aux conditions environnementales, c'est-à-dire à sa capacité à répondre adéquatement aux changements qui surviennent dans son environnement. L'altération de ces conditions, la fragmentation des habitats et l'introduction de nouvelles espèces exercent une pression de sélection directionnelle en faveur des espèces les mieux adaptées aux perturbations causées par l'urbanisation.

Perturbations hydrologiques et microclimatiques

Le développement urbain entraîne une augmentation de la quantité de surfaces imperméables (p. ex. : routes et autres surfaces asphaltées ou bétonnées), ce qui cause un stress hydrique important aux végétaux puisque l'eau est canalisée dans un réseau collecteur au lieu de percoler dans le sol, en affectant par le fait même la recharge de la nappe phréatique (Carlson & Arthur 2000; Paul & Meyer 2001; White & Greer 2006). L'abondance des surfaces imperméables capables d'absorber les radiations solaires est également associée à la formation d'îlots de chaleur (McPhearson 1994; Grimm *et al.* 2008). Ces perturbations affectent le microclimat des villes, qui devient plus variable et souvent plus sec (Murcia 1995). Il en résulte un assèchement des milieux naturels, lesquels constituent de rares îlots de fraîcheur dans les paysages urbains (Bolund & Hunhammar 1999). La composition des communautés végétales est elle aussi altérée en faveur d'espèces terrestres plus thermophiles et tolérantes à la sécheresse (Williams *et al.* 2015). Dans les régions tempérées, une prolongation de la saison de croissance (Imhoff *et al.*

2000) et un devancement de la période de floraison (Neil & Wu 2006) s'observent aussi fréquemment.

Transformation et fragmentation du paysage

Les activités humaines transforment et fragmentent de multiples façons les paysages naturels. Par exemple, les infrastructures linéaires, comme les routes, les emprises de lignes électriques et les chemins de fer, ont de nombreux effets néfastes sur la faune et la flore (Trombulak & Frissel 2000; Hansen & Cleverger 2005). Ces infrastructures morcellent les habitats naturels, ce qui a pour effet d'augmenter l'influence des milieux anthropisés adjacents sur les communautés (Andrews 1990; Ramalho *et al.* 2014). Ces effets sont particulièrement ressentis à la lisière des milieux naturels et affectent donc davantage les habitats de petite taille, qui deviennent plus vulnérables à l'introduction d'espèces exotiques ou généralistes (Findlay & Houlihan 1997; Guirado *et al.* 2006; Houlihan *et al.* 2006). Les nouvelles conditions environnementales ainsi générées favorisent les espèces préférant des conditions de luminosité et de température plus élevées, une plus faible humidité du sol et possédant une forte tolérance aux perturbations fréquentes (Murcia 1995; Vallet *et al.* 2010).

L'agriculture intensive, souvent présente en périphérie des centres urbains, constitue un autre vecteur important de transformation du paysage. L'augmentation des surfaces agricoles exploitées est étroitement liée à la perte de milieux naturels et à la diminution de la connectivité entre ces derniers (Simpson *et al.* 1994; Dupras *et al.* 2016). Les habitats restants sont alors souvent plus petits et plus distants les uns des autres, ce qui limite la dispersion des espèces entre les sites (Lopez *et al.* 2002). Les espèces végétales capables de se propager sur de longues distances, par anémochorie ou zoochorie, et qui

produisent une grande quantité de graines légères sont favorisées par ces changements (Knapp *et al.* 2008; Schleicher *et al.* 2011).

L'agriculture, mais aussi la présence d'espaces verts aménagés, comme les parcs et les jardins, qui abondent dans les régions urbaines, peuvent accroître le risque d'introduction d'espèces exotiques cultivées et horticoles (Godefroid & Koedam 2004; Guirado *et al.* 2006; Williams *et al.* 2009). Ces espèces ont généralement des traits associés à la tolérance aux perturbations fréquentes, tels que la capacité de former une banque de graines, un cycle de vie court et une croissance rapide (Schippers *et al.* 2001; Westermann & Kowarik 2011; Marini *et al.* 2012). Les changements dans l'utilisation du paysage causés par l'urbanisation peuvent donc avoir un impact considérable sur la structure des communautés végétales. Il est donc important de bien identifier ces changements, mais aussi de comprendre les effets que chacun d'entre eux peut avoir afin de disposer d'une vision globale des enjeux en milieu urbain qui soit la plus juste possible.

Urbanisation et homogénéisation biotique

Le développement des villes à travers le monde est basé sur un modèle très similaire (p. ex. : quartiers résidentiels à forte densité, parcs industriels, centre-ville à forte concentration commerciale), visant à créer un environnement favorable pour les populations humaines (McKinney 2006). Ce type de développement uniformise les conditions environnementales et modifie par le fait même les filtres environnementaux qui influencent la composition des communautés végétales. Combiné au bri des barrières géographiques, ce patron homogène de développement urbain permet la connexion de la flore et de la faune des différents continents (Olden 2006) et favorise l'homogénéisation biotique (Olden & Poff 2003; Olden & Rooney 2006), ou plus spécifiquement la perte de

diversité bêta (Whittaker 1972). L'homogénéisation biotique résulte du remplacement graduel des communautés locales d'espèces spécialistes par des communautés cosmopolites, principalement composées d'espèces exotiques, mais aussi d'espèces indigènes rudérales possédant un large spectre de tolérances écologiques (McKinney & Lockwood 1999; La Sorte *et al.* 2007). Bien que l'urbanisation soit souvent désignée comme une force qui tend à homogénéiser les communautés, elle peut également mener à leur différenciation, ou encore induire un phénomène de remplacement des espèces (McKinney 2008; Lososová *et al.* 2016). Le scénario qui sera observé dépend de nombreux facteurs, notamment de l'échelle d'observation (Sax & Gain 2003), de l'historique des perturbations (Vellend *et al.* 2006), du type de milieu à l'étude (Roy *et al.* 1999), du nombre d'espèces gagnantes et de perdantes (McKinney & Lockwood 1999) et du type de diversité (taxonomique ou fonctionnelle) considéré (Sonnier *et al.* 2014).

L'échelle d'observation

L'effet mesuré de l'urbanisation sur la similarité des communautés est fortement dépendant de l'échelle spatiale à laquelle se réalisent les observations (Olden & Poff 2003; Sax & Gain 2003; Thomas 2013). Aux échelles mondiale ou continentale, on observe généralement une homogénéisation des communautés, associée à l'introduction et l'établissement de quelques espèces exotiques cosmopolites au sein d'un grand nombre de communautés initialement distinctes (La Sorte *et al.* 2007; Aronson *et al.* 2014; La Sorte *et al.* 2014). À l'échelle locale, par exemple au sein d'une même communauté urbaine, plusieurs études ont plutôt observé un gain plus grand en espèces colonisatrices que les pertes encourues dans les communautés locales, ce qui entraîne souvent une différenciation taxonomique des communautés par le biais d'une augmentation de la richesse (Sax &

Gaines 2003; Kühn & Klotz 2006; Marshetti *et al.* 2006; Aronson *et al.* 2015). Cependant, les processus menant à l'introduction et à l'extraction d'espèces à l'échelle locale restent très variables. L'homogénéisation biotique n'est donc pas nécessairement associée à une perte de richesse, tout comme la différenciation peut résulter de multiples extinctions locales (Smart *et al.* 2006).

Le nombre d'espèces gagnantes et perdantes

Plusieurs auteurs ont questionné l'utilité de la distinction entre les espèces exotiques et indigènes dans la compréhension des processus menant à l'homogénéisation biotiques (Thompson *et al.* 1995; Thompson & Davis 2001; Davis *et al.* 2011). Toutefois, cette distinction reste importante à la compréhension des mécanismes locaux d'invasion et d'extinction, notamment lorsqu'on s'intéresse au nombre d'espèces gagnantes (s'établissant ou augmentant en abondance) et d'espèces perdantes (qui ne persistent pas ou qui diminuent en abondance) (McKinney & Lockwood 1999). Gagner et perdre ont une signification différente en fonction de l'origine des espèces (Hulme *et al.* 2011). Ainsi, une espèce exotique est dite gagnante lorsqu'elle réussit à s'établir avec succès dans un nouveau milieu, alors que pour les espèces indigènes, gagner signifie plutôt réussir à s'adapter aux nouvelles conditions environnementales générées par l'urbanisation de façon à persister localement.

Le nombre d'espèces gagnantes et perdantes est lui-même influencé par la composition initiale des communautés, à la fois en termes d'espèces et de traits fonctionnels (Pokorny *et al.* 2005). L'urbanisation peut favoriser l'ouverture de niches écologiques à des espèces possédant de meilleures capacités d'adaptation aux nouvelles conditions environnementales (Pyšek & Richardson 2008; Knapp & Kühn 2012).

Cependant, ce phénomène peut être atténué par la présence dans la communauté initiale d'espèces possédant des caractéristiques qui leur permettent de s'adapter aux conditions urbaines (Grapow & Blasi 1998). Plusieurs études ont également montré que le temps de résidence des espèces exotiques peut influencer leur contribution à l'homogénéisation (Kühn & Klotz 2006; Lososová *et al.* 2012; La Sorte *et al.* 2014; Lososová *et al.* 2016). Par exemple, en Europe, les espèces indigènes et les espèces introduites avant 1500 (archéophytes) montrent une tendance vers l'homogénéisation, alors que les espèces introduites après 1500 (néophytes) causent la différenciation biotique entre les sites (Lososová *et al.* 2012). Ces dernières n'auraient pas encore atteint leur plein potentiel en termes de répartition géographique et auraient donc tendance à augmenter la diversité plutôt qu'à la diminuer.

Le type de milieu étudié

L'urbanisation peut avoir des impacts très différents en fonction du type d'habitat à l'étude. En milieu urbain, il existe une multitude d'habitats différents, souvent désignés comme des espaces verts et caractérisés par des conditions environnementales et des communautés distinctes (Roy *et al.* 1999). Plusieurs études ont observé une relation entre l'intensité de l'aménagement de l'habitat et l'homogénéisation des communautés floristiques (Lososová *et al.* 2012; Gong *et al.* 2013; Blouin *et al.* 2018). À l'échelle locale, les habitats les plus artificiels et les plus aménagés, comme les bords de rue et de clôtures, ont tendance à être affectés par une plus forte homogénéisation que les habitats plus naturels, comme les friches et les forêts urbaines (Gong *et al.* 2013; Blouin *et al.* 2018). Dans certains écosystèmes, les perturbations naturelles peuvent avoir une plus grande importance que les perturbations anthropiques dans l'assemblage des communautés. Par

exemple, dans une étude portant sur l'influence de l'urbanisation et des inondations sur les patrons de diversité des forêts riveraines, Brice *et al.* (2017) ont observé une homogénéisation en réponse à une augmentation de l'intensité des inondations, alors qu'une augmentation de l'urbanisation a plutôt mené à une différenciation des communautés.

L'historique des perturbations

L'historique des perturbations et de l'utilisation du sol peut également influencer la direction des changements de composition floristique des écosystèmes (Foster *et al.* 2003). Plusieurs études ont montré que les effets de l'héritage écologique des activités humaines sur les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes sont toujours détectables après plusieurs décennies, voir même plusieurs siècles (Thompson *et al.* 2002; Foster *et al.* 2003; Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009). Par exemple, l'agriculture altère profondément les caractéristiques du sol, le rendant plus riche en nutriments et plus pauvre en matière organique, ce qui peut affecter la sélection, la performance et la richesse des espèces sur de très longues périodes après l'abandon des activités agricoles (Flinn & Vellend 2005). Il peut alors s'avérer difficile de distinguer l'influence de l'utilisation passée et actuelle du territoire sur l'assemblage des communautés. Dans une étude sur l'impact de l'empreinte humaine sur la composition des communautés végétales de friches résidentielles et industrielles en milieu urbain, Johnson *et al.* (2015) ont notamment observé un effet supérieur de l'héritage écologique comparativement aux conditions environnementales actuelles. Le temps de réponse des communautés peut également différer en fonction des caractéristiques des espèces qui les composent (Kuussaari *et al.* 2009). Ainsi, plus les espèces présentes ont un temps de renouvellement lent (p. ex. : les arbres), plus les effets

des perturbations humaines sur la diversité et la richesse des communautés seront décalés dans le temps (Vellend *et al.* 2006). Il se produit alors ce qu'on appelle un phénomène de dette d'extinction (Tilman *et al.* 1994; Kuussaari *et al.* 2009; Rogers *et al.* 2009). Il devient donc nécessaire de tenir compte de l'héritage écologique du paysage dans l'évaluation des changements de la composition des communautés végétales.

Homogénéisation taxonomique et fonctionnelle

Les espèces répondent aux filtres environnementaux par le biais de leurs traits fonctionnels. Cependant, l'homogénéisation taxonomique n'induit pas toujours une homogénéisation fonctionnelle (Baiser & Lockwood 2011; Tobias & Monika 2012; Sonnier *et al.* 2014). Les relations entre les deux types d'homogénéisation dépendent entre autres du nombre, de la nature et de la redondance des traits qui sont étudiés. Par exemple, plus le nombre de traits fonctionnels considérés est grand dans la communauté de départ, plus les probabilités d'observer de la redondance sont grandes (Petchey & Gaston 2006). Une communauté caractérisée par une forte redondance de traits est moins susceptible de subir l'homogénéisation fonctionnelle, mais n'est pas nécessairement plus résistante à l'homogénéisation taxonomique (Sonnier *et al.* 2014). Inversement, la perte d'espèces communes entre des communautés menant à une différenciation taxonomique peut être associée à une homogénéisation fonctionnelle si les espèces restantes convergent vers des traits redondants (Smart *et al.* 2006). Des résultats variés peuvent également s'observer en réponse à différents types de perturbations. Par exemple, une étude réalisée sur les forêts riveraines à Montréal a mis en évidence l'effet différentiel des perturbations naturelles et de l'urbanisation (Brice *et al.* 2017). En effet, alors que les inondations favorisaient l'homogénéisation taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales,

l'urbanisation avait plutôt induit une différenciation taxonomique et fonctionnelle de la végétation. Les processus qui font varier la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés peuvent donc produire des scénarios très différents. Il devient alors essentiel d'approfondir nos connaissances de l'effet des différents facteurs qui peuvent affecter les processus d'assemblage des communautés en milieu urbain en regardant à la fois la diversité taxonomique et fonctionnelle.

Les milieux humides non-riverains

Services écologiques des milieux humides

Les milieux humides sont essentiels au bien-être des populations humaines, puisqu'ils procurent de nombreux services écologiques (MEA 2005; Clarkson *et al.* 2013). Par exemple, ils servent de lieux d'éducation et de récréation, et représentent d'importants réservoirs de biodiversité et de nourriture pour les populations humaines (MEA 2005). Ils permettent aussi de prévenir les inondations en période de crue tandis qu'en période d'étiage, ils constituent des réservoirs d'eau pour prévenir les sécheresses (Rousseau *et al.* 2013). Ils favorisent également la recharge des aquifères (Ferlatte *et al.* 2015) et améliorent la qualité de l'eau par le recyclage des nutriments (Keddy 2010). À l'échelle de la biosphère, les écosystèmes humides jouent un rôle important dans les cycles biogéochimiques et pour le climat. Par exemple, par les processus d'accumulation de la matière organique et la présence de conditions anaérobiques, ils participent de façon notable aux cycles de l'azote, du carbone, du phosphore et du soufre et ils constituent d'importants puits de carbone (Frolking & Roulet 2007; Yu *et al.* 2010).

Hydrologie des milieux humides non-riverains

Il existe plusieurs façons de classer les milieux humides. Dans le cadre de ce mémoire, je m'intéresse plus particulièrement aux marais et aux marécages, qui se distinguent principalement par leur végétation : un marais présente une nette dominance de plantes herbacées, alors qu'un marécage est dominé par un minimum de 30% d'arbres ou de grands arbustes (Zoltai & Vitt 1995; Groupe de travail national sur les terres humides 1997). Puisque les espèces ligneuses ont un temps de renouvellement beaucoup plus lent que les espèces herbacées, les communautés présentes dans les marécages auront tendance à répondre plus lentement aux perturbations que les communautés présentes dans les marais (Lindborg & Eriksson 2004; Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009).

Les milieux humides se distinguent également en fonction de leur hydrographie, c'est-à-dire de leur connectivité au réseau hydrologique (Cowardin 1979; Brinson 1993). Les milieux humides de plats, de pentes et de dépressions sont dits «isolés» ou «non-riverains», puisqu'ils sont dépourvus de connexion hydrologique à un cours d'eau ou à un plan d'eau (Brooks *et al.* 2011). Alors que les milieux humides riverains sont principalement dépendant des crues et de la taille du ou des cours d'eau auxquels ils sont connectés (Naiman *et al.* 2010), les milieux humides non-riverains dépendent davantage du niveau de la nappe phréatique et sont alimentés essentiellement par l'eau des précipitations ou de ruissellement (Buteau *et al.* 1994; Zedler 2003).

Malgré leur absence de connectivité au réseau hydrologique de surface, les milieux humides non-riverains peuvent être inondés sur de très longues périodes. La durée, la fréquence, l'amplitude et la période des inondations que subissent ces milieux représentent d'importantes contraintes pour les espèces végétales qui s'y trouvent (Casanova & Brock

2000; Mitsch & Gosselink 2000; Cronk & Fennessy 2001; Urquhart 2004). Ces variations hydrologiques entraînent une sélection des espèces possédant des traits fonctionnels qui leur permettent de tolérer ou d'éviter le stress de l'anoxie engendré par la saturation en eau des sols (Colmer & Voeselek 2009; Violle *et al.* 2011). D'autres parts, les milieux humides riverains tendent à être plus riches et diversifiés que les milieux humides non-riverains (Mata *et al.* 2011; Rheinhardt 2007) et leur diversité diminuerait avec l'augmentation de la distance à un cours d'eau (Nilsson *et al.* 1994; Rodríguez-González *et al.* 2008). Cependant, une étude réalisée dans des marécages du sud du Québec suggère des conclusions inverses (Gauthier *et al.* 2014). La plus grande diversité observée dans les sites isolés serait explicable par des différences de drainage et de la microtopographie. Par exemple, les milieux isolés étudiés étaient caractérisés par une plus grande diversité microtopographique (présence d'étangs vernaux, de buttes de tourbe ou de souches) qui forme un environnement hétérogène propice à l'établissement d'espèces tolérantes à différents degrés d'humidité. Le recrutement des espèces serait donc fortement affecté par les conditions locales et pourrait ainsi être très variable d'un site à un autre.

La variation des conditions hydrologiques affecte également la dispersion des espèces végétales (Middleton 2000; Tabacchi *et al.* 2005; Pollux 2007; Nilsson *et al.* 2010). Par exemple, les inondations prolongées limitent la germination des propagules (Casanova & Brock 2000; Gurnell *et al.* 2006). La composition de la communauté peut donc être influencée par la capacité des espèces à former des banques de graines durables qui germeront une fois que ces conditions redeviendront favorables. À l'inverse, en cas de sécheresse, les espèces se disséminant principalement par l'eau (hydrochores) doivent employer des vecteurs alternatifs de dispersion, tels que la zoochorie (dissémination par

les animaux, Smits *et al.* 1989; Cook 1990), l'anémochorie (dissémination par le vent, Barrat-Segretain 1996; Tabacchi *et al.* 2005) et l'hémérochorie (dissémination par les activités humaines, Knap *et al.* 2008; Nilsson *et al.* 2010). L'hétérogénéité des conditions hydrologiques pouvant être trouvées dans les milieux humides non-riverains est donc intimement liée à la sélection des traits fonctionnels des espèces et constitue ainsi un moteur de diversité au sein des communautés floristiques.

Impacts de l'urbanisation sur les milieux humides non-riverains

L'intensification des activités humaines entraîne la diminution de la superficie des habitats naturels au profit des terres agricoles et des surfaces urbaines imperméables (McKinney & Lockwood 1999). Avant d'être acheminées vers les systèmes naturels, les eaux de ruissellement de surface imperméabilisées se chargent de polluants et de nutriments de diverses sources (Paul & Meyer 2001; Kaye *et al.* 2006). Ces perturbations sont davantage perceptibles dans les milieux humides isolés dans le paysage que dans les milieux riverains, puisqu'ils constituent d'importantes aires de rétention des eaux pluviales et issues de la fonte des neiges au printemps (Rousseau *et al.* 2013). La quantité de polluants et de nutriments acheminés aux milieux isolés augmente donc de façon significative et peut affecter la qualité de l'eau (Ehrenfeld & Shneider 1991; Houlihan *et al.* 2006). Par exemple, dans une étude réalisée sur 73 milieux humides du sud de l'Ontario, dont 55 étaient non-riverains, Houlihan et Findlay (2004) ont observé qu'une diminution de la taille des milieux humides et du pourcentage de couvert forestier à leur pourtour était corrélée à une augmentation de la quantité d'azote et de phosphore dans l'eau et les sédiments. Ces changements ont pu être détectés pour des modifications du paysage sur une distance allant jusqu'à 4000 m du bord des milieux humides. L'enrichissement de l'eau et

des sédiments favorise les espèces compétitives en milieu eutrophe, ainsi que les espèces tolérantes à la présence de contaminants (Panno *et al.* 1999; Godefroid & Koedam 2007; Lougheed *et al.* 2008).

La diminution du couvert forestier, de la superficie totale et de la taille des milieux humides est associée à une diminution de la richesse spécifique (Findlay & Houlihan 1997; Lopez *et al.* 2002; Patenaude *et al.* 2005; Houlihan *et al.* 2006). Cependant, à l'échelle locale, plusieurs études ont observé des réponses très différentes de la flore des milieux humides non-riverains suite à l'augmentation de l'intensité de l'urbanisation. Si dans certains cas l'urbanisation se traduit par une perte d'espèces indigènes au profit d'espèces exotiques (Ehrenfeld & Shneider 1991; Galatowitsch *et al.* 2000), d'autres études ont plutôt observé une diminution de l'introduction d'espèces exotiques (Ehrenfeld 2008) ou encore une augmentation simultanée des espèces exotiques et indigènes (Houlihan & Findlay 2004).

Quelques études ont décrit l'impact de l'urbanisation sur la composition fonctionnelle des milieux humides non-riverains (Ehrenfeld & Schneider 1991; Lopez *et al.* 2002; Ehrenfeld 2008; Lougheed *et al.* 2008). Par exemple, dans le cadre d'une étude réalisée sur 16 milieux humides isolés du Michigan, Lougheed *et al.* (2008) ont observé une modification des formes de vie dominantes, passant d'espèces enracinées à feuilles flottantes à des espèces flottantes dépourvues de racines. De plus, la modification des conditions environnementales causée par les perturbations humaines affecte moins fortement les espèces ligneuses, dont le temps de renouvellement est généralement beaucoup plus lent que celui des herbacées (Ehrenfeld & Shneider 1991;

Lopez *et al.* 2002). La réponse des communautés présentes dans les différentes strates de la végétation ne dépend donc pas nécessairement des mêmes variables (Ehrenfeld 2008).

Bien que les impacts de l'urbanisation sur la richesse spécifique de la flore des milieux humides non-riverains commencent à être mieux compris à l'échelle locale, très peu d'études se sont intéressées au phénomène de l'homogénéisation biotique au sein de ces habitats (Lougheed *et al.* 2008, Chen *et al.* 2010). Plus que de connaître simplement le nombre d'espèces présente et leur identité, il est nécessaire de comprendre globalement comment les communautés végétales évoluent à travers le temps et l'espace les unes par rapport aux autres. De plus, une attention très limitée a été apportée à la diversité fonctionnelle, alors qu'il s'agit d'un outil intéressant qui permet de faire le pont entre les changements dans la composition des communautés et les changements environnementaux (Lavorel & Garnier 2002). L'historique des perturbations est un paramètre qui a également été négligé, alors que plusieurs études sur les milieux urbains l'ont identifié comme un facteur important pouvant influencer la composition actuelle de la flore locale (Foster *et al.* 2003; Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009). Il apparaît donc nécessaire d'approfondir nos connaissances des différents processus qui influencent les communautés végétales des milieux humides non-riverains en zone urbaine.

Objectifs

L'objectif général de mon étude est de comprendre comment l'utilisation actuelle du territoire (urbain *vs.* rural) ainsi que l'origine des écosystèmes (naturelle *vs.* anciennes terres agricoles) affectent les patrons de diversité des communautés végétales des milieux humides non-riverains. Plus spécifiquement, je veux répondre aux questions suivantes :

- 1) L'urbanisation au pourtour des milieux humides engendre-t-elle l'homogénéisation taxonomique et fonctionnelle des communautés?
- 2) Est-ce que les milieux humides qui se sont développés sur d'anciennes terres exploitées sont plus susceptibles à l'homogénéisation que ceux n'ayant jamais été convertis à l'agriculture?
- 3) Si une homogénéisation se produit, est-elle associée à un changement de la composition en espèces et en traits fonctionnels?
- 4) Quel est l'importance du type de milieu humide (marais vs. marécage) et de l'origine des espèces (indigène ou exotique) dans les processus identifiés aux questions précédentes?

CHAPITRE 2

Impacts of urbanisation and land use legacy on taxonomic and functional diversity in isolated wetlands

Audréanne LOISELLE^{1,2}, Stéphanie PELLERIN^{1,2} & Monique POULIN^{2,3}

¹Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal and Jardin botanique de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, Qc, Canada, H1X 2B2

²Québec Center for Biodiversity Science, McGill University, 1205 Docteur-Penfield, Montréal, Qc, Canada, H3A 1B1

³Department of Phytology, Université Laval, 2425 de l'Agriculture, Québec, Qc, Canada, GIV 0A6

In preparation for Urban Ecosystems

Abstract

Land use changes are altering community assembling processes, posing major threats to biodiversity worldwide. In this study, we analysed the impact of urbanization and of land use legacy on plant communities of isolated wetlands in Laval, southern Québec (Canada). We sampled plant communities in 67 isolated wetlands (35 marshes and 32 swamps) distributed along a rural-urban gradient and with different *in situ* land use legacy (*agricultural* vs. *natural*). We used multi-factor analysis of variance to compare taxonomic richness and functional diversity between marshes and swamps, urbanization levels and former agricultural use classes. Taxonomic and functional beta diversity were calculated as between-site similarities in species or trait composition for each urbanization level and former agricultural use class. Differences among groups were compared using tests for homogeneity in multivariate dispersions. We also analysed the effect of exotic species on beta diversity, as well as on species and trait composition changes. We found that urbanization and former agricultural use had no influence on taxonomic richness and functional diversity as well as on beta diversity for both components, but induced shifts in composition. In marshes, species compositions differed significantly in response to urbanization levels, while in swamps species composition differed significantly according to former agricultural use classes. Although exotic species represented only 18% of total flora, they were almost always associated with homogenization effects. Urbanization and former agricultural use both increased exotic species abundance in marshes and swamps but had no effect on their richness. Different trait responses were also observed according to species origin, wetland type, urbanization and former agricultural use. Overall, our

results suggest that the integration of multiple factors at different temporal scales is key to a better understanding of community assembling processes in urban environments.

Introduction

Human activities are triggering important alterations in plant community assembling processes (Godefroid & Koedam 2007; Knapp *et al.* 2008; Aronson *et al.* 2014), particularly in urban environments where habitat loss and fragmentation drastically altered environmental conditions (Andrews 1990; Ramalho *et al.* 2014). Management practices and horticultural interventions associated to human land uses increase the risk of exotic species introduction (Qiand & Ricklefs 2006; Dehnen-Schumtz *et al.* 2007; Trentanovi *et al.* 2013) and induce non-random patterns of species extinction and invasion in natural habitats (White & Jentsch 2001; Olden & Poff 2003; Williams *et al.* 2009).

The overriding influence of humans on plant communities in urban ecosystems have often been associated with biotic homogenization, a process by which species and traits composition of communities become more similar through time and space (McKinney 2002; Olden & Rooney 2006). Biotic homogenization has been mostly observed among cities throughout the world (La Sorte *et al.* 2007; Aronson *et al.* 2014; La Sorte *et al.* 2014). At local scales, the effects of urbanization on beta diversity are more varied. For example, at this scale, urbanization has been shown to induce homogenization in the most artificial habitats such as tree bases or city squares, but differentiation (increase of beta diversity) in less disturbed or near-natural ones (Lososová *et al.* 2012; Gong *et al.* 2013; Blouin *et al.* 2018). However, increase in species diversity or alteration of species composition can occur without causing any change in beta diversity. The response of plant communities depends on several factors, including the initial composition of the community, level of management of the habitats and land use legacies (McKinney 2008; Lososová *et al.* 2016). In particular, past land uses, such as agriculture

prior urbanization, profoundly alter edaphic and hydrologic conditions (Foster *et al.* 2003) and can have detectable deleterious effects on species diversity and performance decades or even centuries after abandonment of cropping activities (Thompson *et al.* 2002; Flinn & Vellend 2005; Roger *et al.* 2009; Johnson *et al.* 2015). This creates a time-lag in species response to disturbances, which can therefore delay extinction, immigration and turnover events (Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009; Jackson & Sax 2010), especially for woody plants as they have longer population turnover rates than herbaceous ones (Lindborg & Eriksson 2004; Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009). Taking into account past land uses can, therefore, shed light on the processes responsible for species selection in urban ecosystems. Yet very little attention has been given to the temporal dynamics of land uses, despite the importance it may have for current species distribution in cities (Tilman *et al.* 1994; Lindborg & Eriksson 2004).

Wetlands are among the most threatened ecosystems worldwide (Millennium Ecosystem Assessment 2005), but surprisingly, few studies have evaluated the impacts of urbanization on their plant communities compare to terrestrial or aquatic ecosystems. Land use changes associated with urbanization are known to induce fragmentation and pollution of wetlands (Ehrenfeld 2000; Houlihan & Findlay 2004; Moffat *et al.* 2004). For instance, Houlihan & Findlay (2004) found that fragmentation, reduction of wetland size and the loss of the forested cover around wetlands was correlated with an increase of nitrogen and phosphorus. This increase was detectable in the water and sediments of wetlands from up to 4000 m away from the disturbances. The intensification of human activities can also severely alter natural hydrological regimes through stream channelization, rainwater management and soil sealing (Carlson & Arthur 2000; Paul & Meyer 2001; White & Greer 2006). Such modification of environmental conditions can have significant

effects on wetland plant communities assembling processes, selecting the species that are best equipped to persist or be introduced in these altered systems (Williams *et al.* 2015). Wetland type can also greatly affect community response, as studies comparing riparian and isolated sites (i.e., not connected to the surface hydrographic network; Leibowitz 2003) have often observed significantly higher species richness in riparian sites, along with important composition differences (Nilsson *et al.* 1994; Rheinhardt 2007; Rodríguez-González *et al.* 2008; Mata *et al.* 2011). However, the opposite results were observed by Gauthier *et al.* (2014), as they found a positive correlation between species richness and habitat heterogeneity, which were both greater in isolated swamps than in riverine ones. Most of the studies concerning biotic homogenization in wetlands in urban areas have however been done on riparian wetlands (Moffatt *et al.* 2004; Poff *et al.* 2007; Thomaz *et al.* 2007; Johnson *et al.* 2014; Brice *et al.* 2017), while fewer studies have explored biotic homogenization in isolated systems (Lougheed *et al.* 2008; Chen *et al.* 2010), and none have addressed the effects of land use legacy.

This study aims to evaluate the impacts of present-day urbanization levels and land use legacy associated with agriculture in plant communities of isolated marshes and swamps, in southern Québec (Canada). More precisely, we asked how taxonomic richness and functional diversity, as well as species and trait beta diversity, vary among urbanization levels (*urban* vs. *rural*) and *in situ* former agricultural use (*natural* vs. *agricultural*). We also explored the role of exotic species in the observed patterns of diversity. Our approach allows us to analyse patterns of taxonomic and functional diversity while integrating the role of wetland type, species origin, past and present-day disturbances. We hypothesized flora impoverishment with the urbanization of the surrounding matrice and with the incidence of agricultural activities in the past. We predicted that patterns of diversity in

swamps would be more influenced by former agricultural use than in marshes since trees have longer regeneration time than herbaceous species. Inversely, marshes should be more influenced by urbanization than swamps because they are dominated by herbaceous species.

Methods

Study area and site selection

The study was conducted in the city of Laval, southern Québec (Canada). Laval is entirely located on an island (246 km²), adjoining the north shore of Montréal's island, and has a population of 433 990 inhabitants. Before the 1960s, the area was dominated by agricultural fields, which slowly gave way to residential and industrial development. Today, impervious surfaces dominate the landscape, covering up to 57% of the island, while 25% remain cultivated lands, concentrated in the eastern part of the island.

The plant communities of 41 wetlands were already sampled in 2001 and 2002 by the *Conseil Régional de l'Environnement de Laval* (CRE), a non-profit organization aiming to preserve environmental quality through sustainable development. From these previously sampled sites, we discarded all those that were highly managed (for agriculture or as ornamental ponds) at the moment of sampling, as well as all sites connected to a river or a large stream, which left 20 isolated wetlands. Of these wetlands, 17 were marshes (herbaceous vegetation covering more than 80% of the surface), and 3 were swamps (tree cover > 80%). Additional wetlands to be sampled were then selected using 2016 and 2017 satellite imagery (1:5000) and ground truthing. For the selection, we made sure that sampled sites were well distributed throughout the study area, wetland types (marsh or swamp) and surrounding land uses (see below for landscape classification). We also

ensured that mean wetland size was comparable between marshes and swamps. Overall, 32 swamps and 35 marshes were sampled, for a total of 67 sites (Fig. 1; Table 1).

Figure 1: Location map of the 32 swamps and the 35 marshes sampled in Laval.

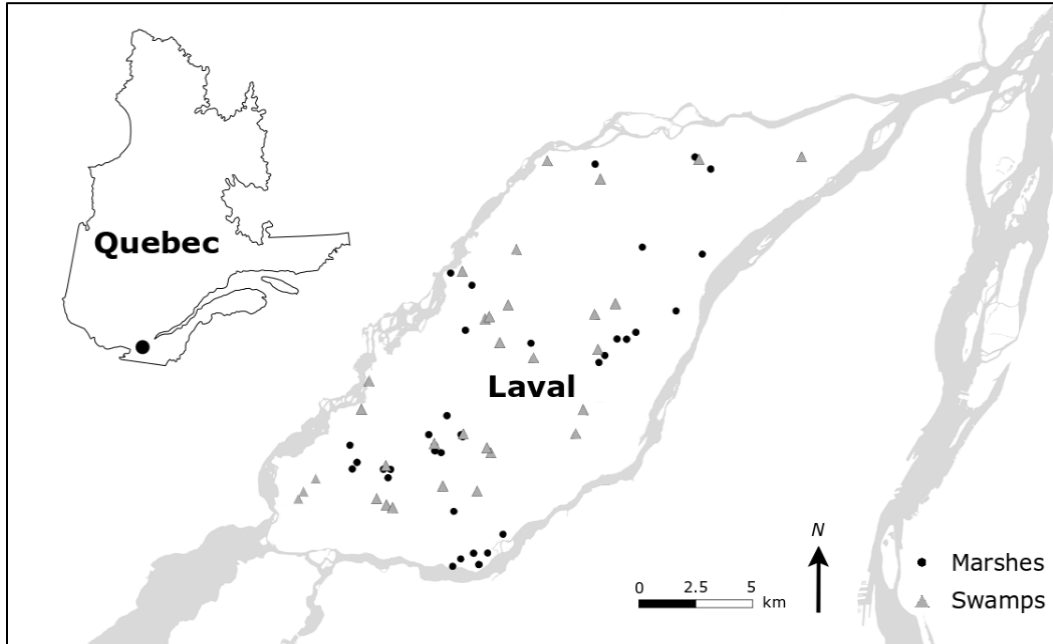


Table 1. Number of marshes and swamps in each urbanization level and former agricultural use class.

		Urbanization level		Former agricultural use class	
		Rural	Urban	Natural	Agricultural
Swamps	Number of sites	13	19	20	12
	Mean area (ha)	1.29	6.78	1.47	0.76
	Range area (ha)	[0.08-7.55]	[0.20-1.88]	[0.08-7.55]	[0.16-3.27]
	Mean number of plot	9.5	9.7	9.3	9.8
	Range number of plots	[4-28]	[3-23]	[3-28]	[3-23]
Marshes	Number of sites	21	14	14	21
	Mean area (ha)	1.278	1.61	1.89	0.778
	Range area (ha)	[0.03-9.89]	[0.26-5.29]	[0.03-9.89]	[0.178-1.85]
	Mean number of plots	14.5	14.4	16	11.9
	Range number of plots	[5-45]	[5-34]	[5-45]	[6-22]

Vegetation sampling

Field sampling was carried out from June to August 2001 and 2002 for the CRE sites and from June to July 2016 and 2017 for additional sites. The vegetation was surveyed following the same methodology in both sampling periods. Each wetland was first delineated, and then one to three parallel transects were established, according to the size and heterogeneity of the site (appendix chap. 2). Each transect was established to go across the whole wetland. Along each transect, a 1m² plot was sampled every five meters. When a deep waterbody was present and could not be crossed, at least one transect would start at the farthest reachable point in the water, and go on to the outer limit. A total of 98 transects and 813 plots were sampled in the 67 sites. Species cover of herbs and shrubs was assessed in each plot using six cover classes: <1%, 1-5%, 6-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%. Species nomenclature and origin (native or exotic) follow VASCAN (Brouillet *et al.* 2010+).

Urbanization levels and former agricultural use classes

Urbanization level was assessed through characterization of the landscape surrounding each wetland within a 500 m buffer zone based on 11 categories of land uses (Table 2). We used Google Earth satellite images from the year of vegetation sampling for each site. Using the percentage of each land use category for each of the 67 sites, we performed a k-means clustering to sort the wetlands into levels of disturbances. A two-group optimum was obtained, and visualization of the data in a principal component analysis (PCA) allowed us to create two levels: *rural* and *urban* sites (Table 2). *Rural* sites were associated with high covers of wetlands, forests, wastelands and agricultural fields, while *urban* sites were associated with a high cover of roads, industrial, commercial and

residential zones. Then, to assess former agricultural use, we used 1960s aerial photographs (MTF, 1: 15,840) of the study area to determinate whether each site had remained a wetland through time or on the opposite if it had been transformed for crop production and then regenerated. Consequently, two groups of sites were created for former agricultural use: *natural* and *agricultural* (see Table 1).

Table 2. Land use categories used to classify the territory in a 500 m buffer zone around each of the 67 isolated wetlands sampled.

Categories	Description
Hydrology	Rivers and streams
Wetland	Marshes, swamps, ponds, peatlands
Forest	Land covered with trees or tall shrubs
Wasteland	Grassland, including old agricultural fields, cut grass, parks and sport fields
Agricultural fields	Land that is actively cultivated
Agricultural installations	Land used for green houses, machinery or grain storage
Roads	All paved and gravel roads
Low density residential	Single household constructions
High density residential	Multiple household constructions
Industrial and commercial	Commercial centers and avenues, office towers, warehouses and industries
Construction and quarry	Land where there are construction activities or that is used for stone extraction

Functional traits

Each sampled species was characterized according to nine functional traits and three environmental preferences (Table 3) that were selected for their known potential as informative traits on the response of plant communities to anthropogenic disturbances (Williamson & Fitter 1996; Pyšek & Richardson 2008; Williams *et al.* 2015). Environmental preferences are used as surrogates of more precise traits capturing specific functions of interest (Violle *et al.* 2007). For instance, the wetness coefficient is used as a proxy to particular traits required to survive waterlogging and therefore is related to the probability of finding a species in a wetland (Reed 1988). We also calculated the Species Temperature Index (STI) using a method adapted from Devictor *et al.* (2012). Calculations were performed at the province/state level using the normal mean temperature from

WorldClim (1950-2000, grid resolution = 5 km; Hijmans *et al.* 2005) for the growing season (April to September), and species occurrence in Canada (Brouillet *et al.* 2010+) and the United States (Kartesz 2015). Trait data were gathered from the primary literature and published databases (Fitter & Peat 1994; Kleyer *et al.* 2008; Hintze *et al.* 2013; Royal Botanic Garden Kew 2016; USDA 2016).

Table 3. Description of the functional traits and environmental preferences selected

Functional traits	Description
Life form	1: herb 2: shrub
Life cycle	1: annual 2: perennial
Vegetative reproduction	0 : not possible 1 : possible
Flowering phenology	1 : < May 2 : May-June 3 : June-July 4 : July-August 5 : >August
Seed dispersal	bi : endo-zoochorous (bird) hy : hydrochorous ex : explosive discharge (ballistichorous) ez : endo-zoochorous (other than bird) au : autochorous hu : hemerochorous (human activities) wi : anemochorous zz : epi-zoochorous
Maximum height	ln(cm)
Seed weight	ln(mg)
Shade tolerance	1 : intolerant 2 : mid-tolerant 3 : tolerant
Species temperature index	Range from 6.4 to 19.0 °C
Wetness coefficient	1 : upland 2 : facultative upland 3 : facultative 4 : facultative wetland 5 : obligates wetland
Seed bank	1 : transient (< 1 year) 2 : short-term persistent (1-5 years) 3 : long-term persistent (> 5 years)

Data analysis

All statistical analyses were performed in the R environment (v 3.3.3; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

Taxonomic richness and functional diversity

Taxonomic richness and functional diversity were both evaluated according to 1) wetland type, 2) urbanization levels, 3) former agricultural use, and 4) species origin. Taxonomic richness at each site was computed by summing the number of species in all plots. We used species counts rather than richness estimators as the latter are usually inaccurate at a low number of sampled plots (Chiarucci *et al.* 2003). A strong correlation between the number of sampled plots and species richness was found in both marshes (0.74***) and swamps (0.60**); there was, however, an even distribution of the number of plots in each urbanization level and former agricultural use class (see Table 2).

Functional diversity was calculated using functional dispersion (FDis), which is described as the mean distance in multidimensional trait space of individual species to the centroid of all species in a community (Laliberté & Legendre 2010). It has three main advantages over simple functional richness: the position of the centroid is weighted by the relative abundance of each species, the distance to the centroid of individual species is weighted by their relative abundances and it is possible to attribute an individual weight to traits with different states (Legendre & Legendre, 2012). For example, considering that our analysis contained height different states for the dispersion trait, they were all attributed a 1/8 weight value. For each data set, a Gower distance matrix was calculated and a Cailliez correction was subsequently applied to make it Euclidian (Cailliez 1983). Multi-factor

analysis of variance was used to estimate the difference of taxonomic richness and functional diversity. Post hoc multiple comparisons were performed using Tukey's tests.

Taxonomic and functional beta diversity

Taxonomic and functional beta diversity were evaluated according to 1) wetland types, 2) urbanization levels and 3) former agricultural use classes. Before assessing beta diversity, a site-by-species matrix and a site-by-trait matrix were computed. For the site-by-species matrix, we used species importance value (IV; Barbour *et al.* 1987), which is a measure of the relative dominance of a species in each site that allows the comparison of sites with a different number of sampling plots. We used cover data (median of cover classes) to compute IV. We obtained the site-by-trait matrix by multiplying the site-by-species matrix by the species-by-trait matrix. The resulting site-by-trait matrix is a special case of a community weighted-mean trait values matrix (CWM; Garnier *et al.* 2007).

Differences in taxonomic and functional beta diversity were analysed using tests of homogeneity of multivariate dispersions (Anderson *et al.* 2006). First, we used a site-by-site distance matrix to compute the centroid of the sites for each group of sites (a group corresponds to a wetland type, urbanization level or former agricultural use class). Then, we calculated the distance of sites to their group centroid (beta diversity). Finally, we tested for differences in the average site-to-centroid distances (variance) of groups by performing an ANOVA by permutations (9999 permutations). For taxonomic beta diversity, the site-by-site distance matrix was computed on the site-by-species IV matrix using the Hellinger distances (Legendre & De Cáceres 2013). For functional beta diversity, we used the Gower distance on the CWM matrix, since it allows different weights to be assigned to traits, as described in the previous section (Legendre & Legendre 2012).

Shift in taxonomic and functional composition

To detect shifts in taxonomic and functional composition between marshes and swamps, urbanization levels and former agricultural use classes, we used PERMANOVA (Anderson 2001), which tests for location differences between centroids on the results of the beta diversity analysis. Significance was tested by permutation test (9999 permutations) with pseudo- F ratios. To further understand these changes, we computed partial redundancy analysis (pRDA) constrained by a binary vector corresponding to urbanization levels (*rural* and *urban*) or former agricultural use classes (*natural* and *agricultural*). The significance of the adjusted R-Squared of the urbanization vector was tested with PERMANOVA (9999 permutations) with pseudo- F ratios. The same statistical test was used to detect potential shift between native and exotic species dominance by comparing species projection on the canonical axis. The influence of urbanization levels and former agricultural use classes on individual functional traits distribution was assessed using ANOVA separately on marshes and swamps.

Effect of exotic species on beta diversity

To analyse the effect of exotic species on beta diversity, we compared the site distance to the centroid calculated for all species to the one computed for natives only. This method mimics the introduction of exotics in a community by artificially "adding" them and enables to evaluate whether they tend to favor homogenization or differentiation, despite the general tendency observed for the whole community. We used paired t -tests to compare native beta diversity to all species beta diversity. We ran a global paired sample t -test on all distances to determine the overall effect of exotics in marshes and swamps. We also tested for differences in each urbanization level and former agricultural use class.

Results

Taxonomic richness and functional dispersion

A total of 293 species were identified in the 67 sampled wetlands, of which 241 were natives, and 52 were exotics (18% of the total flora). Marshes comprised 207 species (167 natives and 40 exotics), while swamps comprised 199 species (163 natives and 36 exotics). A total of 116 species (40%) were shared between marshes and swamps. Only two sites were devoid of exotic species, and no site was devoid of native species.

Urbanization levels and former agricultural use classes had no significant effect on taxonomic richness and functional diversity (Table 4). Taxonomic richness varied only significantly according to species origin (Table 4a,b); mean richness of natives was about three times higher than that of exotics (Fig. 2a). Functional dispersion only varied between wetland types (Table 4c,d); it was 1.2 times greater in swamps than in marshes (Fig. 2b).

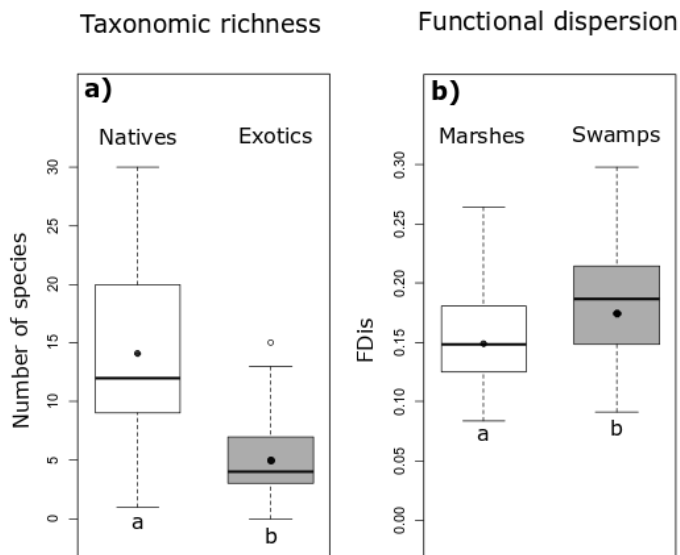


Figure 2. Differences between native and exotic taxonomic richness (a) and between functional dispersion of marshes and swamps (b) in Laval, southern Québec. Provided here are mean (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different letters indicate a significant difference.

Table 4. Effect of urbanization level, former agricultural use class, wetland type and species origin as well as their interaction on taxonomic richness (**a,b**) and functional dispersion (**c,d**) tested with multifactor analysis of variance. Bold indicates significant differences.

	<i>Df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a. Taxonomic richness - Urbanization level				
Wetland type	1	19	0.39	0.53
Urbanization level	1	6	0.13	0.72
Species origin	1	3471	69.50	<0.001
Wetland type: Urbanization level	1	1	0.012	0.91
Wetland type: Species origin	1	31	0.62	0.43
Urbanization level: Species origin	1	91	1.82	0.18
Wetland type: Urbanization level: Species origin	1	0	0.001	0.98
b. Taxonomic richness – Former agricultural use class				
Wetland type	1	19	0.39	0.53
Former agricultural use class	1	2	0.032	0.86
Species origin	1	3471	69.96	<0.001
Wetland type: Former agricultural use class	1	32	0.64	0.43
Wetland type: Species origin	1	31	0.63	0.43
Former agricultural use class: Species origin	1	101	2.03	0.16
Wetland type: Former agricultural use class: Species origin	1	5	0.11	0.75
c. Functional dispersion – Urbanization level				
Wetland type	1	0.02	6.10	0.02
Urbanization level	1	0.01	3.58	0.06
Species origin	1	<0.001	0.27	0.61
Wetland type: Urbanization level	1	0.008	2.59	0.11
Wetland type: Species origin	1	0.004	1.07	0.30
Urbanization level: Species origin	1	0.007	2.16	0.14
Wetland type: Urbanization level: Species origin	1	0.008	2.41	0.12
d. Functional dispersion – Former agricultural use class				
Wetland type	1	0.02	5.79	0.01
Former agricultural use class	1	0.004	1.05	0.31
Species origin	1	<0.001	0.26	0.61
Wetland type: Former agricultural use class	1	0.002	0.68	0.41
Wetland type: Species origin	1	0.004	1.01	0.32
Former agricultural use class: Species origin	1	0.005	1.52	0.22
Wetland type: Former agricultural use class: Species origin	1	0.002	0.67	0.41

Taxonomic and functional beta diversity

Both taxonomic and functional beta diversity were similar between marshes and swamps (species: $P = 0.58$ and $F = 0.29$; traits: $P = 0.09$ and $F = 3.06$). There was no significant effects of urbanization or former agricultural use on the beta diversity of marshes and swamps (Table 5a,b).

Shift in taxonomic and functional composition

Taxonomic and functional composition (i.e., distances between centroids) differed significantly between marshes and swamps (taxonomic: $P = <0.001$ and $F = 7.23$; functional: $P = <0.001$ and $F = 11.24$), meaning that species inhabiting swamps and marshes were not the same and not characterized by the same traits, no matter the urbanization level or former agricultural use class. In turn, urbanization was associated with a shift of taxonomic composition in marshes (Fig. 3, Table 5c,d), while former agricultural use induced a shift in the taxonomic and functional composition in swamps (Fig. 3; Table 5c,d).

Table 5. Differences in taxonomic and functional beta diversity and composition in marshes and swamps in Laval, southern Québec, according to urbanization level and former agricultural use class. Difference in beta diversity was tested with ANOVA by permutations on site distances to centroid (**a,b**) and difference in composition was tested with PERMANOVA (**c,d**). Bold indicates significant differences.

	Marshes		Swamps	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a Taxonomic beta diversity				
Urbanization level	1.39	0.25	0.76	0.39
Former agricultural use classe	0.39	0.53	1.20	0.28
b Functional beta diversity				
Urbanization level	1.09	0.30	0.94	0.33
Former agricultural use classe	0.85	0.35	<0.001	0.98
c Taxonomic composition				
Urbanization level	2.00	<0.001	1.01	0.40
Former agricultural use classe	1.03	0.40	2.40	<0.001
d Functional composition				
Urbanization level	1.47	0.09	1.15	0.27
Former agricultural use classe	1.10	0.32	2.82	<0.001

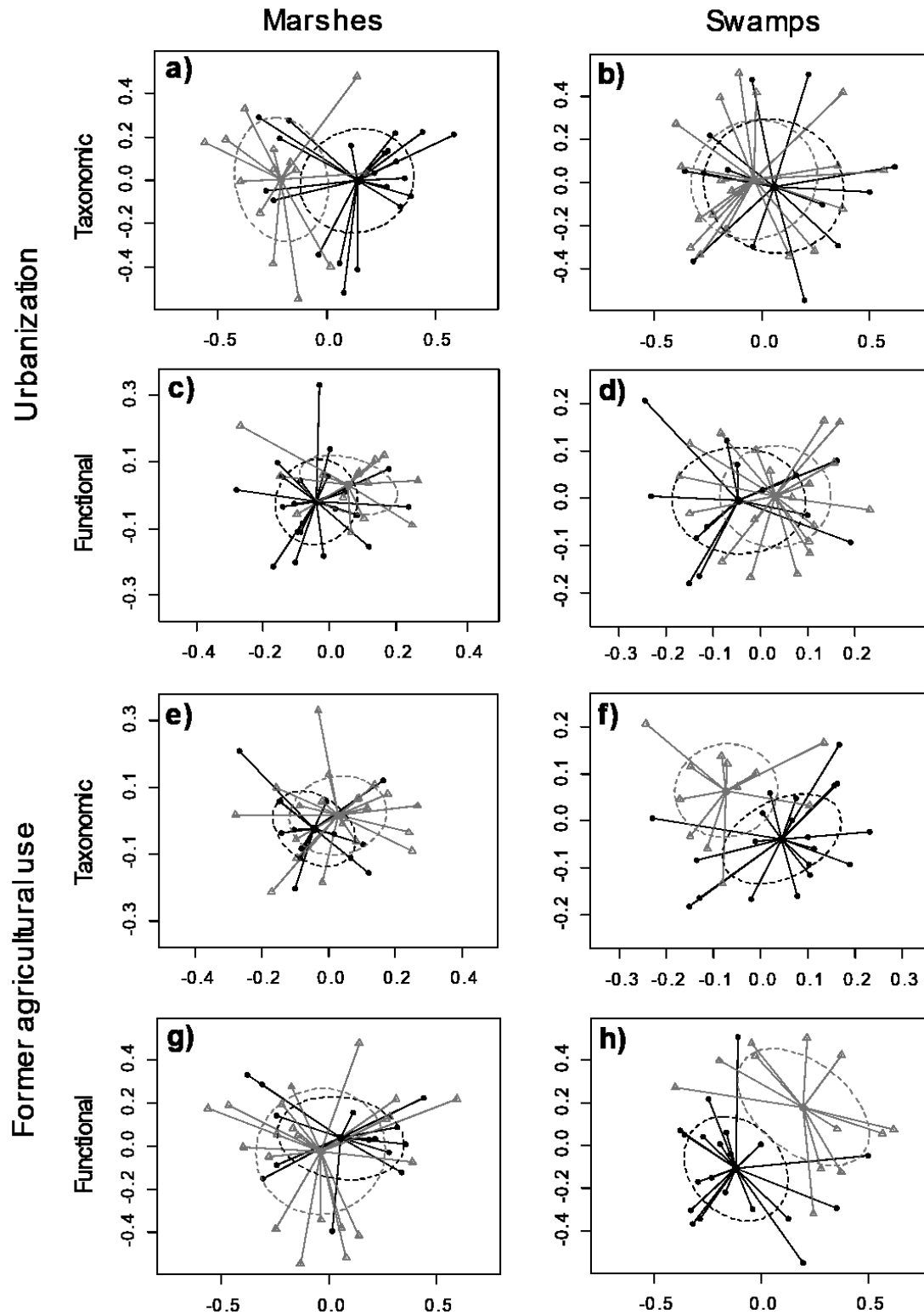


Figure 3. Influence of urbanization level (a,b,c,d) and former agricultural use class (e,f,g,h) on the multivariate dispersion of species composition in marshes (a,c,e,g) and swamps (b,d,f,h). *Rural* and *natural* sites are in grey and *urban* and *agricultural* sites are in black.

The pRDA constrained by urbanization indicate that there was a shift in species composition between *urban* and *rural* wetlands only for marshes (Table 6a). For instance, in *rural* marshes, there were more exotic species capable of dispersal by bird, water and human than in *urban* marshes (Table 7). Exotic species also tended to have heavier seeds in *urban* marshes than in *rural* marshes. The only significant change observed for native species in marshes was that they tended to flower earlier in the growing season (smaller FPH) in *urban* sites.

Table 6. Partial redundancy analysis of species dispersion constrained for urbanization levels (a) or former agricultural use classes (b). Significance of the constraint was tested with PERMANOVA. P values of the pRDA are those associated with the significance of the first axis. Adjusted R-Squared was computed using permutation method. Differences in native and exotic species projection on the first canonical axis were tested with ANOVA and are illustrated in Fig. 4. Bold indicates significant differences.

		pRDA				Species projection on RDA_1			
		<i>Df</i>	<i>Ra</i> ²	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>Df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a	Urbanization level								
	Marshes	1	0.011	1.38	0.002	1	2.70	6.85	0.009
	Swamps	1	0.004	1.08	0.19	1	3.67	9.66	0.002
b	Former agricultural use class								
	Marshes	1	0.002	1.14	0.07	1	2.90	7.39	0.007
	Swamps	1	0.017	1.54	0.001	1	1.99	5.19	0.024

Former agricultural use induced a significant change in species composition only in swamps (Table 6b). In these wetlands, tall exotic species capable of dispersal by birds, water, and human tended to be mostly associated with swamps without human legacy (Table 7). On the other hand, exotic species capable of vegetative reproduction or having heavy seeds were more characteristic of swamps established on abandoned agricultural fields. Similarly to exotic species, native species capable of vegetative reproduction were more associated with post-agricultural swamps. Native species in these swamps were also characterized by water, human and ectozoochorial seed dispersal. Natives in swamps

without human legacy tended to be late-flowering species and to have a high species temperature index.

Table 7. Differences in functional trait distribution of exotic and native species for urbanization levels (marshes) and for former agricultural use classes (swamps). Difference in mean distribution of trait values were tested using ANOVA. Symbols "<" and ">" represent the direction of the change. Bold indicates significant differences. R = *rural*, U = *urban*, N = *natural*, A = *agricultural*.

Trait	Marshes – Urbanization				Swamps – Former agricultural use			
	Exotics		Natives		Exotics		Natives	
	Change	P	Change	P	Change	P	Change	P
Morphology	R > U	0.70	R < U	0.65	N < A	0.002	N > A	0.76
Life cycle	R > U	0.12	R > U	0.30	N > A	0.24	N = A	0.62
Vegetative reproduction	R < U	0.11	R > U	0.06	N < A	0.01	N < A	0.03
Flowering phenology	R > U	0.39	R > U	0.02	N > A	0.12	N > A	0.01
Bird dispersal	R > U	0.02	R < U	0.42	N > A	0.03	N = A	0.28
Hydrochorous	R > U	0.05	R > U	0.15	N > A	0.003	N < A	<0.001
Ballistochorous	R < U	0.27	R = U	0.98	N = A	0.34	N > A	0.02
Endozoochorous	R < U	0.24	R < U	0.20	N = A	0.41	N = A	0.82
Autochorous	R < U	0.08	R > U	0.08	N = A	0.22	N < A	0.18
Anthropochorous	R > U	0.01	R = U	0.86	N > A	<0.001	N < A	0.03
Anemochorous	R > U	0.24	R < U	0.46	N = A	0.89	N = A	0.42
Ectozoochorous	R = U	0.35	R > U	0.66	N > A	0.09	N < A	0.02
Maximal height	R < U	0.12	R > U	0.62	N > A	0.04	N > A	0.37
Seed weight	R < U	0.04	R = U	0.99	N < A	0.007	N > A	0.13
Light requirement	R = U	0.38	R = U	0.98	N = A	0.63	N > A	0.36
Species temperature index	R < U	0.70	R > U	0.56	N = A	0.24	N > A	0.006
Wetness coefficient	R > U	0.11	R > U	0.31	N = A	0.26	N < A	0.23
Seed bank longevity	R > U	0.10	R < U	0.10	N = A	0.62	N < A	0.12

Finally, in both marshes and swamps, exotic species were mostly associated with wetlands isolated in an urban matrice or that developed on abandoned crop fields (Fig. 4). The increase of exotic species in marshes plant communities predominantly caused taxonomic and functional homogenization (Fig. 5), though, in swamps, the homogenization effect of exotics was only observed in the taxonomic aspect of the flora.

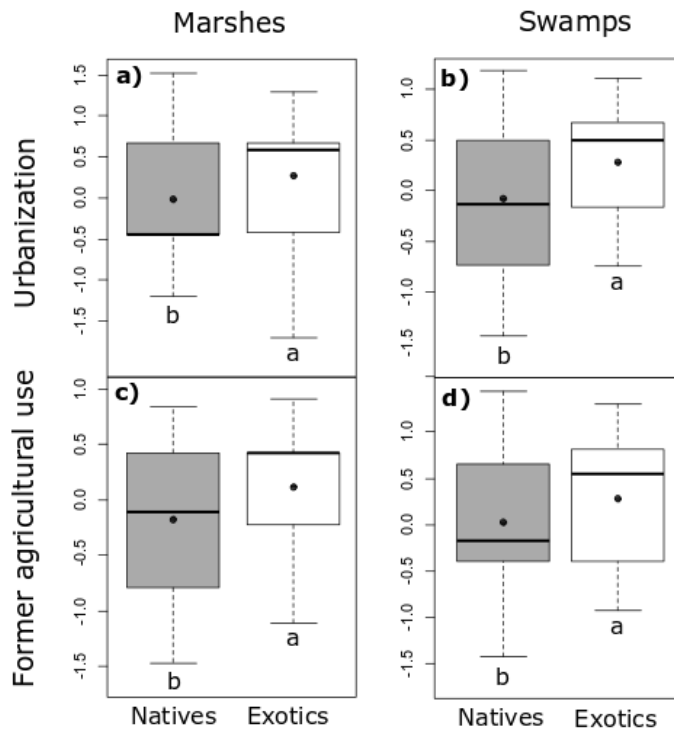


Figure 4. Native and exotic species projection on the canonical axis of partial redundancy analyses of species dispersion constrained for urbanization levels (**a,b**) and former agricultural use classes (**b,c**). Differences were tested with ANOVA and are represented using boxplot (mean, median and quantiles) of species projection distributions. Positive values mean association with high impacted sites (*urban* or *agricultural*), while negative values mean association with low impacted sites (*rural* or *natural*).

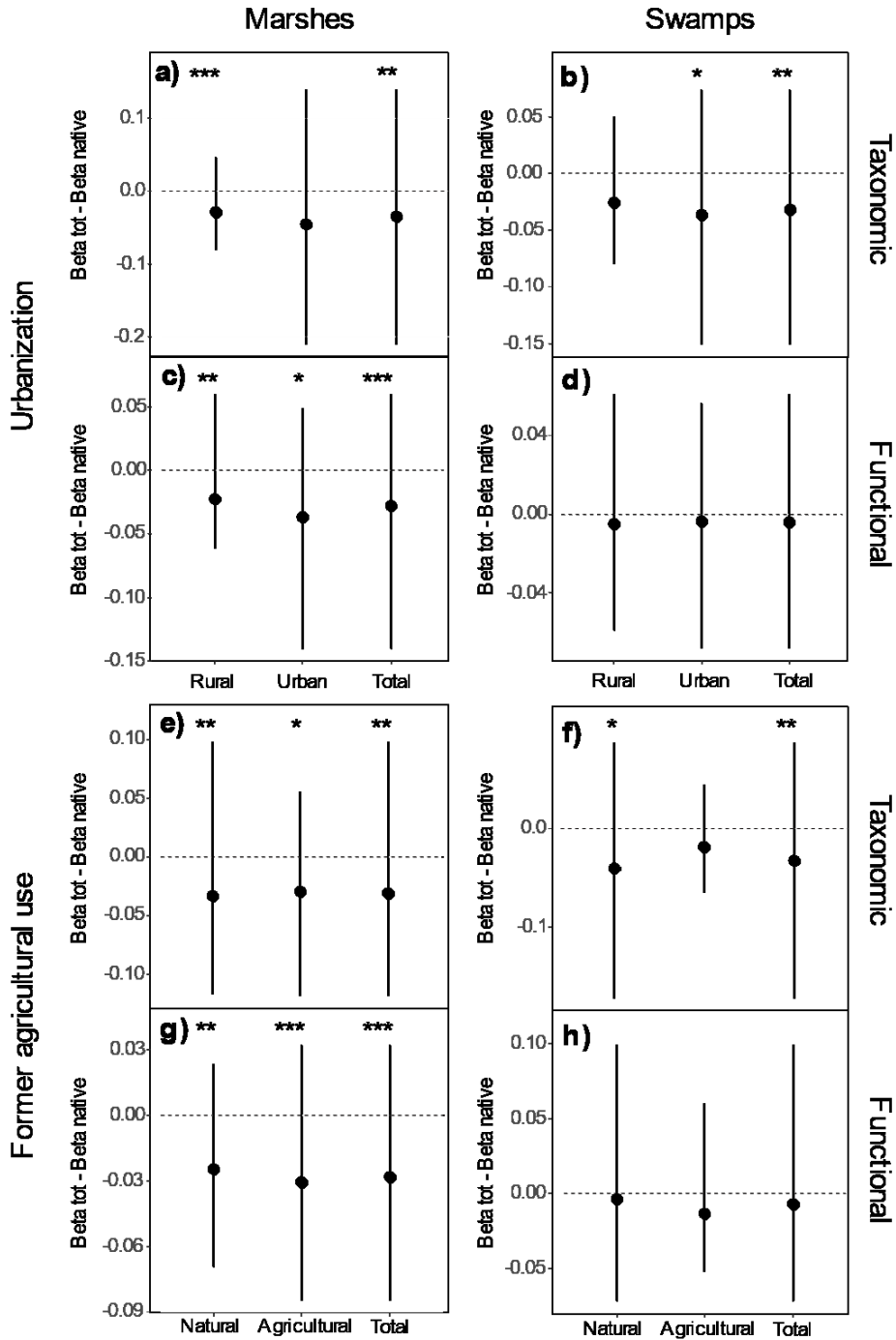


Figure 5. Difference in taxonomic (a,b,e,f) and functional (c,d,g,h) beta diversity caused by exotic species between urbanization levels (a,b,c,d) and former agricultural use classes (e,f,g,h). Differences in beta diversity were assessed by subtracting the site distance to its group centroid of native species from the site distance to its group centroid of total species (natives + exotics). A positive value indicates differentiation, while a negative value indicates homogenization. Asterisks indicate a significant change in paired sample *t*-tests. Significance levels: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Discussion

In this study, we hypothesized flora impoverishment with urbanization and former agricultural use. We also predicted that urbanization and former agricultural use would act differently on species and trait richness, diversity, and composition between marshes and swamps, due to different regeneration time of their dominant species. Our results showed no significant effects of urbanization and former agricultural use on species and trait richness and diversity. However, we found species and trait turnovers associated with urbanization and former agricultural use, with, as expected, different patterns between marshes and swamps. Indeed, plant and trait composition in swamps were significantly affected by former agricultural use, while plant composition in marshes was rather linked with actual urbanization levels. Finally, although we did not identify any biotic homogenization patterns, our results suggested that exotic species tended to lead to homogenization in both marshes and swamps.

Taxonomic richness and functional diversity

Urbanization and agriculture have often been linked with species richness decrease in isolated wetlands (Findlay & Houlihan 1997; Lopez *et al.* 2002; Lachance & Lavoie 2004; Houlihan *et al.* 2006; Loughheed *et al.* 2008). However, the absence of detectable effects of land uses on species richness, as observed in our study, has also been previously reported (Ehrenfeld 2005; Tousignant *et al.* 2010; Patenaude *et al.* 2015). This could arise from the broad tolerance of native facultative and wetland plants (plants most commonly found in wetlands) to variable environmental conditions, notably due to their vegetative reproduction strategy, that likely allowed them to withstand different types of disturbances without being excluded and replaced by exotic species (Cameron *et al.* 1997;

Ehrenfeld 2005; Qian & Guo 2010). Accordingly, in the studied wetlands, native species were always much more abundant than exotic species. Furthermore, contrary to their riparian counterpart, isolated wetlands are not affected by intense flooding events, which have been identified as important vectors for species invasion (Groffman *et al.* 2003; Pennington *et al.* 2010).

While taxonomic richness did not vary between marshes and swamps, functional diversity was greater in swamps than in marshes. This result likely reflects to some extent the greater environmental variability found in swamps due to 1) the presence of both opened and closed canopy patches that induced variable light-availability to the lower plant stratum and 2) larger variation in microtopography inducing different levels of waterlogged conditions (Rheinhardt 1992; Gavin & Peart 1997; Pollock *et al.* 1998; Flinn *et al.* 2008; Gauthier 2014). These conditions could have allowed the selection of a wider range of functional traits in response to more variable light conditions and soil waterlogging than those of marshes. In the studies mentioned above, habitat heterogeneity is more often positively correlated to species richness than to functional diversity. Yet, variable water depth and heterogeneous topography often found in marshes in Laval (Lougheed *et al.* 2008) could have enhanced species richness in the studied marshes and make them similar to swamps in that regard, despite paucity of tall woody species in the former.

Beta diversity and species composition

Biotic homogenization is a process that tends to be scale dependent. While numerous studies have observed community homogenization at a global scale (La Sorte *et al.* 2007; Aronson *et al.* 2014; La Sorte *et al.* 2014), studies conducted at local scales have more often reported community differentiation (Sax & Gaines 2003;

Kühn & Klotz 2006; Marshetti *et al.* 2006; Aronson *et al.* 2015). In our study, we did not detect any influence of urbanization or former agricultural use on beta diversity. However, our results show that exotic species could be precursors of homogenization in the future as their inclusion in database decreased species and trait beta diversity in marshes and species beta diversity in swamps, for urbanization levels and former agricultural use type. Low proportions of exotic species are generally associated with differentiation (McKinney 2004; Rooney *et al.* 2007; Brice *et al.* 2017). However, they can also favor homogenization if the same few species are spreading in most of the sites. In Laval, *Lythrum salicaria*, *Typha angustifolia*, and *Phragmites australis* subsp. *australis* were omnipresent and abundant in all marshes, while in swamps it was *Rhamnus cathartica*.

Despite the absence of biotic homogenization or differentiation, important shifts in species composition were found between marshes and swamps, urbanization levels and former agricultural uses. The difference between marshes and swamps is easily explained by strong differences in habitat structure and specific environmental conditions (Skultety & Matthews 2018). While the species and trait composition of marshes were influenced by present-day urbanization, the species composition of swamps was more related to past agricultural land use. This dichotomy can be explained by the longevity, or regeneration time, of the dominant species in each type of wetlands. Indeed, woody and perennial species, as those found in swamps, have longer turnover rates than herbaceous species (Lindborg & Eriksson 2004; Vellend *et al.* 2006; Kuussaari *et al.* 2009) and therefore take longer to respond to land use changes. Similar results were found in riparian forests of the same study area where a successional gradient induced by past human activities was detected (Brice *et al.* 2017). In these forests, the effect of past land uses was

more pronounced for trees than for shrubs and nearly undetectable for herbs that were more influenced by present-day urbanization levels.

Despite any effect of land use changes on taxonomic richness, partial redundancy analysis showed that exotic plant species were gaining ground over native species in highly disturbed sites (*urban* and *agricultural*). Furthermore, changes in functional composition were also related to the differential effect of urbanization and former agricultural use in marshes and swamps. Overall, there was a stronger response of functional traits in swamps, since we found a significant turnover of traits only in this wetland type, mainly ascribed to species origins. We also observed different trait responses according to species origin. Contrary to other studies (Knapp *et al.* 2008; Brice *et al.* 2017; Blouin *et al.* 2018), we observed a decrease in long-distance dispersal (bird, water and human dispersal) of exotic species with increasing disturbances. This could reflect differences in local land uses, as our most disturbed sites were located in industrial zones, while less impacted sites were found in areas with more agricultural fields and green spaces preferred by fauna and visited or managed by humans. In disturbed sites (*urban* and *agricultural*), native species tended to flower earlier in the growing season, which could be linked to the heat island effect often generated by dense urbanization (Neil & Wu 2006). However, we did not detect an increase in species temperature index (STI), as it was even lower for native species in disturbed swamps. Since wetlands rather act as urban cool islands by evening out temperature deviations (Bolund & Hunhammar 1999), they might be less affected by temperature warming in urban areas caused by the increasing cover of heat absorbing surfaces. Other factors, such as higher CO₂ concentration caused by intensification of human activities, could, therefore, better explain the phenological response of native species. Overall, these

results differ from other studies suggesting that environmental filtering acts on species traits regardless of their origin (Díaz & Cabido 2001; Mayfield *et al.* 2010). However, caution should be taken when interpreting these results, as the traits analysed in this study were not measured directly on specimens but were instead aggregated from the literature. Intraspecific variations could have played an important role in the observed response of functional traits (Albert *et al.* 2010; Siefert *et al.* 2015).

Conclusion

Overall, our study did not support previous findings about the association of biotic homogenization with land use changes since no effect of urbanization and former agricultural use on beta diversity was detected. However, we found significant community turnover directed by complex interactions between multiple factors acting at different temporal scales. Our results showed that wetland type, species origins, urbanization and former agricultural use seem to play a synergic role in the composition of communities. As they were dominated by woody species, the plant composition of swamps was more remnant of past land uses and still catching up on more recent episodes of disturbances. Present-day disturbances had more detectable impacts on marshes communities, dominated by herbaceous species. Our results also support previous findings stating that isolated wetlands are rather resistant to exotic species introduction (Cameron *et al.* 1997; Ehrenfeld 2005). Even if exotics are identified as homogenization factors for both marsh and swamp communities, the number of introductions remained very low and not affected by former agricultural practices and present-day urbanization. We also found contrasting functional trait responses according to species origin, wetland type, urbanization and former agricultural use. However, further studies based on *in situ* measurements of traits

are needed to determine the relative influence of land use changes over the intraspecific variation on plant functional diversity. Overall, our results suggest that the integration of land use legacy and habitat type in studies on biotic homogenization can greatly improve our understanding of biodiversity response to human disturbances. This type of integrative approach should be further implemented in future research on biotic homogenization of plant communities. Conservation and restoration strategies of wetlands should also incorporate these elements as important variables influencing management decisions.

References

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24: 1192-1201.
- Anderson, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australian Ecology* 26: 32–46.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters* 9:683–693.
- Andrews, A. 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Australian Zoologist* 26: 130-141.
- Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S. G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooihmans, J. P., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pyšek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., & Winter, M. & Dobbs, C. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133330.
- Aronson, M. F., Handel, S. N., La Puma, I. P., & Clemants, S. E. 2015. Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban ecosystems* 18: 31-45.
- Barbour M.G., Burk J.H. & Pitts W.D. 1987. Terrestrial Plant Ecology. *Benjamin/Cummings*, Menlo Park, CA.
- Blouin, D., Pellerin, S., Poulin, M. 2018. Changes in spontaneous flora of anthropogenic microhabitats along rural-urban gradients. In preparation.
- Bolund, P., & Hunhammar, S. 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics* 29: 293-301.
- Brice, M. H., Pellerin, S., & Poulin, M. 2017. Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions* 23: 828-840.
- Brouillet, L., Desmet, P., Coursol, F., Meades, S.J., Favreau, M., Anions, M., Belisle, P., Gendreau, C., Shorthouse, D., & contributors. 2010+. Database of Vascular Plants of Canada (VASCAN). Available at: <http://data.canadensys.net/vascan> (Accessed 01 january 2017)

- Cailliez, F. 1983. The analytical solution of the additive constant problem. *Psychometrika* 48: 305-308.
- Cameron, D. S., Leopold, D. J., & Raynal, D. J. 1997. Effect of landscape position on plant diversity and richness on electric transmission rights-of-way in New York State. *Canadian Journal of Botany* 75: 242-251.
- Carlson, T. N., & Arthur, S. T. 2000. The impact of land use – land cover changes due to urbanization on surface microclimate and hydrology: a satellite perspective. *Global and Planetary Change* 25: 49-65.
- Chen, H., Qian, H., Spyreas, G., & Crossland, M. 2010. Biodiversity research: Native-exotic species richness relationships across spatial scales and biotic homogenization in wetland plant communities of Illinois, USA. *Diversity and Distributions* 16: 737-743.
- Chiarucci., Enright N.J., Perry G.L.W., Miller B.P., & Lamont B.B. 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions* 9: 283–295.
- Davidson, N. C. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65: 934-941.
- Dehnen-Schumtz, K., Touza, J., Perrings, C., & Williamson, M. 2007. The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain. *Conservation Biology* 21: 224-231.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., & Couvet, D. 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17: 252-261.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.
- Ehrenfeld, J. G. 2000. Evaluating wetlands within an urban context. *Ecological Engineering* 15: 253-265.
- Ehrenfeld, J. G. 2005. Vegetation of forested wetlands in urban and suburban landscapes in New Jersey. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 132: 262-279.
- Findlay, C. S., & Houlihan, J. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11: 1000-1009.
- Fitter, A. H. and Peat, H. J., 1994, The Ecological Flora Database. *Journal of Ecology* 82: 415-425. Available at: <http://www.ecoflora.co.uk> (Accessed in October 2016).
- Flinn, K. M., & Vellend, M. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 243-250.

- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *AIBS Bulletin* 53: 77-88.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P. 2006. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.
- Gauthier, L. B. 2014. *Structure et composition de la végétation de marécages isolés et riverains dans le sud du Québec* (Doctoral dissertation, Université Laval).
- Gavin, D. G., & Peart, D. R. 1997. Spatial structure and regeneration of *Tetramerista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. *Plant Ecology* 131: 223-231.
- Godefroid, S., & Koedam, N. 2007. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* 22: 1227-1239.
- Gong, C., Chen, J., & Yu, S. 2013. Biotic homogenization and differentiation of the flora in artificial and near-natural habitats across urban green spaces. *Landscape and Urban Planning* 120: 158-169.
- Groffman, P. M., Bain, D. J., Band, L. E., Belt, K. T., Brush, G. S., Grove, J. M., Pouyat, R.V., Yesilonis, I.C., & Zipperer W.C. 2003. Down by the riverside: urban riparian ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 315-321.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hintze, C., Heydel, F., Hoppe, C., Cunze, S., König, A. & Tackenberg, O. 2013. D³: The Dispersal and Diaspore Database. Available at: <http://www.seed-dispersal.info/> (Accessed in January 2017).
- Houlahan, J. E., & Findlay, C. S. 2004. Estimating the 'critical' distance at which adjacent land-use degrades wetland water and sediment quality. *Landscape Ecology* 19: 677-690.
- Houlahan, J. E., Keddy, P. A., Makkay, K., & Findlay, C. S. 2006. The effects of adjacent land use on wetland species richness and community composition. *Wetlands* 26: 79-96.

- Jackson, S. T., & Sax, D. F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 153-160.
- Johnson, A. L., Tauzer, E. C., & Swan, C. M. 2015. Human legacies differentially organize functional and phylogenetic diversity of urban herbaceous plant communities at multiple spatial scales. *Applied Vegetation Science* 18: 513-527.
- Kartesz, J.T. 2015. The Biota of North America Program (BONAP). Taxonomic Data Center (TDC). Available at <http://www.bonap.net/tdc> (Accessed January 01 2017).
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C., Bakker J.P., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., Van Groenendael J.M., Klimeš L., Klimešová J., Klotz S., Rusch G.M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J.G., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W.A., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H.J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J.H.C., Eriksson O., Garnier E. & Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W. A., Poschlod, P., & Klotz, S. 2008. Urbanization causes shifts of species' trait state frequencies. *Preslia* 80:375-388.
- Kowarik, I. 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution* 159: 1974-1983.
- Kühn, I., & Klotz, S. 2006. Urbanization and homogenization—comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127: 292-300.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 564-571.
- Lachance, D., & Lavoie, C. 2004. Vegetation of Sphagnum bogs in highly disturbed landscapes: relative influence of abiotic and anthropogenic factors. *Applied Vegetation Science* 7: 183-192.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L., & Pyšek, P. 2007. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13: 913-921.

- La Sorte, F. A., Aronson, M. F., Williams, N. S., Celesti-Gradow, L., Cilliers, S., Clarkson, B. D., Dolan, R. W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., Pyšek, P., Siebert, S., & Winter, M. 2014. Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography* 23: 769-779.
- Legendre, P., & Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16: 951-963.
- Legendre, P. & Legendre, L.F. 2012. Numerical Ecology. 3rd English ed. *Elsevier Science* BV, Amsterdam, NL.
- Leibowitz, S. G. 2003. Isolated wetlands and their functions: an ecological perspective. *Wetlands* 23: 517-531.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- Lopez, R. D., Davis, C. B., & Fennessy, M. S. 2002. Ecological relationships between landscape change and plant guilds in depressional wetlands. *Landscape Ecology* 17: 43-56.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Kintrová, K., Láníková, D., Otýpková, Z., & Řehořek, V. 2012. Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation* 145: 179-184.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Tichý, L., & Ricotta, C. 2016. Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science* 27: 452-459.
- Lougheed, V. L., McIntosh, M. D., Parker, C. A., & Stevenson, R. 2008. Wetland degradation leads to homogenization of the biota at local and landscape scales. *Freshwater Biology* 53: 2402-2413.
- Marshetti, M. P., Lockwood, J. L., & Light, T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318.
- Mata, D. I., Moreno-Casasola, P., Madero-Vega, C., Castillo-Campos, G., & Warner, B. G. 2011. Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management* 262: 1514-1531.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions

- and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423-431.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation: the impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *BioScience* 52: 883-890.
- McKinney, M. L. 2004. Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness. *Biological Invasions* 6: 495-504.
- McKinney, M. 2008. Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends. *Journal of Biogeography* 35: 1960-1961.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005, Ecosystems and Human Well-being: Wetlands and Water Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC
- Moffatt, S. F., McLachlan, S. M., & Kenkel, N. C. 2004. Impacts of land use on riparian forest along an urban-rural gradient in southern Manitoba. *Plant Ecology* 174: 119-135.
- Neil, K., & Wu, J. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. *Urban Ecosystems* 9: 243-257.
- Nilsson, C., A. Ekblad, M. Dynesius, S. Backe, M. Gardfjell, B. Carlberg, S. Hellqvist & J. Roland. 1994. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology* 82: 281-295.
- Olden, J. D., & Poff, N. L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162: 442-460.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113-120.
- Patenaude, T., Smith, A. C., & Fahrig, L. 2015. Disentangling the effects of wetland cover and urban development on quality of remaining wetlands. *Urban Ecosystems* 18: 663-684.
- Paul, M. J., & Meyer, J. L. 2001. Streams in the urban landscape. *Annual review of Ecology and Systematics* 32: 333-365.
- Pennington, D. N., Hansel, J. R., & Gorchoy, D. L. 2010. Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape. *Biological Conservation* 143: 182-194.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. 2008. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In *Biological Invasions*, Springer, Berlin, Heidelberg. 97-125

- Qian, H., & Ricklefs, R. E. 2006. The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters* 9: 1293-1298.
- Qian, H., & Guo, Q. 2010. Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions* 16: 119-125.
- Ramalho, C. E., Laliberté, E., Poot, P., & Hobbs, R. J. 2014. Complex effects of fragmentation on remnant woodland plant communities of a rapidly urbanizing biodiversity hotspot. *Ecology* 95: 2466-2478.
- Reed, P. B. 1988. National list of plant species that occur in wetlands: Northeast (Region 1). *Biological Report (USA)*.
- Rheinhardt, R. 1992. A multivariate analysis of vegetation patterns in tidal freshwater swamps of lower Chesapeake Bay, USA. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 192-207.
- Rheinhardt, R. D. 2007. Hydrogeomorphic and compositional variation among Red Maple (*Acer rubrum*) wetlands in Southeastern Massachusetts. *Northeastern Naturalist* 14: 589-604.
- Rodríguez-González, P. M., M. T. Ferreira, A. Albuquerque, D. E. Santo et P. R. Rego. 2008. Spatial variation of wetland woods in the latitudinal transition to arid regions: a multiscale approach. *Journal of Biogeography* 35: 1498-1511.
- Rooney, T. P., Olden, J. D., Leach, M. K., & Rogers, D. A. 2007. Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134: 447-450.
- Royal Botanic Garden. 2016. Seed Information Database. Available at: <http://data.kew.org/sid/sidsearch.html> (Accessed in January 2017).
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 561-566.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., L Dantas, V., de Bello, F., S Duarte, L. D., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherant, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S. W., Kichenin, E., D. Kraft, N. J., Lagerström, A., Le Bagousse-Pinguet, Y., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., McC. Overton, J., Peltzer, D. A., Pérez-Ramos, I. M., Pillar, V. D., Prentice, H. C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B. S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M. T., Vandewalle, M., & Wardle, D. A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406-1419.

- Skultety, D., & Matthews, J. W. 2018. Human land use as a driver of plant community composition in wetlands of the Chicago metropolitan region. *Urban Ecosystems* 1-12.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Thompson, J., Brokaw, N., Zimmerman, J. K., Waide, R. B., Everham, E. M., Lodge, D. J., Taylot, C. M., García-Montel, D., & Fluet, M. 2002. Land use history, environment, and tree composition in a tropical forest. *Ecological Applications* 12: 1344-1363.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371 : 65.
- Tousignant, M. Ê., Pellerin, S., & Brisson, J. 2010. The relative impact of human disturbances on the vegetation of a large wetland complex. *Wetlands* 30: 333-344.
- Trentanovi, G., Lippe, M., Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I., & Cierjacks, A. 2013. Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions* 19: 738-748.
- USDA, NRCS. 2016. The PLANTS Database. National Plant Data Team, Greensboro, NC 27401-4901 USA. Available at: <http://www.plants.usda.gov> (Accessed in October 2016).
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., & Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, 87(3), 542-548.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- White, P. S., & Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In *Progress in botany* (pp. 399-450). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Williams N.S. et al. 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97: 4–9.
- Williams N.S. et al. 2015 Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 78–86.
- Williamson, M. H., & Fitter, A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological conservation* 78 : 163-170.

CHAPITRE 3

Conclusion générale

Apports de la recherche

L'objectif général de ce mémoire était de comprendre quels sont les impacts relatifs de l'urbanisation et de l'historique d'utilisation des écosystèmes sur les patrons de diversité de la flore des milieux humides non-riverains. Dans le premier chapitre, les impacts des perturbations humaines sur les habitats naturels, ainsi que l'importance de plusieurs facteurs pouvant affecter le phénomène de l'homogénéisation biotique ont été documentés. Cet exercice a permis de montrer les limites de nos connaissances quant à l'influence de l'historique des perturbations sur les patrons de diversité.

Les résultats de l'étude présentée dans le deuxième chapitre soulignent l'importance d'utiliser une approche multifacteurs dans le cadre de travaux portant sur l'homogénéisation biotique. Bien que les changements de l'utilisation du territoire associés à l'urbanisation aient été désignés comme d'importants vecteurs d'homogénéisation à l'échelle globale (La Sorte *et al.* 2007; Aronson *et al.* 2014; La Sorte *et al.* 2014), à l'échelle locale, différents scénarios peuvent être observés (Sax & Gaines 2003; Kühn & Klotz 2006; Marshetti *et al.* 2006; Lososová *et al.* 2012; Gong *et al.* 2013; Aronson *et al.* 2015; Blouin *et al.* 2018). Mes résultats n'ont fait ressortir aucun effet des perturbations humaines sur la diversité bêta. Cette absence d'homogénéisation ou de différenciation biotique est sans doute associée au fait que chaque espèce perdue a été remplacée par une nouvelle, et inversement, ce qui est soutenu par les importants changements de composition observés en réponse aux différents facteurs analysés. Par ailleurs, bien qu'aucune

homogénéisation biotique n'ait été observée, nos résultats suggèrent que les espèces exotiques peuvent être considérées comme des précurseurs d'une éventuelle homogénéisation puisqu'elles tendent à réduire la diversité bêta des communautés de marais et de marécages, dans tous les contextes étudiés (niveaux d'urbanisation et type d'utilisation historique du site). Ce résultat laisse présager que si ces espèces venaient à devenir plus abondantes dans les milieux étudiés, une homogénéisation pourrait être observée. Cette éventualité semble d'autant plus plausible que mes résultats ont aussi montré une augmentation de l'abondance des espèces exotiques dans les sites les plus perturbés et une réponse fonctionnelle différente entre les espèces indigènes et les espèces exotiques. Contrairement à ce qui a été suggéré dans d'autres études (Díaz & Cabido 2001; Mayfield *et al.* 2010; Davis *et al.* 2011; Brice *et al.* 2017), il semble que l'origine des espèces joue un rôle non négligeable dans l'assemblage des communautés des milieux humides isolés.

D'autres parts, mes résultats ont également permis de montrer le rôle synergique que joue le type de milieu humide et les différentes formes de perturbations passées et actuelles dans la réponse des communautés. Dans mon étude, les marécages étaient dominés par des espèces arborescentes et arbustives dont le temps de régénération (ou longévité) est plus long que celui des plantes herbacées qui dominent les marais. Cette distinction au niveau du temps de régénération des espèces explique que les marécages étaient davantage influencés par les activités agricoles passées que par le niveau d'urbanisation présent, qui lui influençait davantage la composition des marais. Des résultats similaires ont été observés dans les milieux humides riverains par

Brice *et al.* (2017), où l'historique du paysage avait un effet important sur les espèces arborescentes, mais presque indétectable sur les espèces herbacées.

Conservation des milieux humides

Depuis le 23 mars 2018, la Loi concernant la conservation des milieux humides et hydriques au Québec implique un objectif d'aucune perte nette. Ainsi, tout projet ayant des impacts nuisibles menant à la détérioration ou à la destruction de milieux humides nécessitera le versement d'une somme compensatoire dans un fond vert. Ces fonds seront utilisés par différents organismes dans le but de restaurer ou de créer de nouveaux milieux humides. Bien que de nombreuses études se soient intéressées à la création de milieux humides (Monbet 2001; Mitsch 2005; Kusler 2012), ce type de travaux reste complexes et des résultats très variables en termes de succès sont observés, tout particulièrement à long terme (Moreno-Mateos *et al.* 2012).

Les résultats de la présente étude peuvent être utilisés afin de formuler des recommandations quant à l'approche et aux objectifs à prioriser dans l'élaboration de plans de restauration et de création de milieux humides en zone urbaine. Mes résultats suggèrent que les milieux humides isolés semblent, du moins jusqu'à maintenant, résistants à l'introduction d'espèces exotiques envahissantes. Cependant, certaines espèces sont particulièrement avantagées et très répandues en milieu urbain (p. ex. : *Phragmites australis* subsp. *australis* et *Rhamnus cathartica*). Leur omniprésence et leurs capacités d'adaptation aux conditions environnementales variables en font d'excellentes colonisatrices suite à des perturbations majeures, telles que celles qu'engendreraient des travaux de création de milieux humides (Ehrenfeld 2008; Jodoin *et al.* 2008). Afin de rétablir la résilience des écosystèmes humides enchassés dans une matrice urbaine et de

limiter leur invasion par des espèces exotiques envahissantes, une approche par restauration active par l'ajout d'espèces indigènes s'établissant rapidement et possédant des traits fonctionnels diversifiés et similaires à ceux des espèces exotiques devrait être favorisée (Funk *et al.* 2008).

La restauration des milieux humides implique également le rétablissement des fonctions et des services écologiques rendus par ces écosystèmes, qui dépendent principalement des propriétés du paysage et des traits fonctionnels des espèces qui s'y trouvent. Ainsi, il apparaît donc important de prioriser des actions qui favoriseront le rétablissement de communautés similaires à celles retrouvées en périphérie des zones urbaines afin de restaurer les fonctions écologiques d'origine (Naeem *et al.* 1994; Cadotte *et al.* 2011). Par ailleurs, mon étude a montré que le type biologique des plantes constituant les communautés affecte la vitesse de la réponse des milieux naturels aux perturbations humaines, mais influence aussi l'hétérogénéité des habitats. Puisque les espèces arborescentes sont souvent sous-représentées dans les banques de graines (Middleton 2003), la recréation de la structure des marécages représente un défi supplémentaire. Un suivi à long terme, accompagné d'actions ponctuelles au besoin, apparaît donc nécessaire afin d'assurer une restauration complète vers des écosystèmes diversifiés.

Bibliographie

- Andrews, A. 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Australian Zoologist* 26: 130-141.
- Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S. G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooihmans, J. P., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pyšek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., & Winter, M. & Dobbs, C. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133330.
- Aronson, M. F., Handel, S. N., La Puma, I. P., & Clemants, S. E. 2015. Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosystems* 18: 31-45.
- Baiser, B., & Lockwood, J. L. 2011. The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 20: 134-144.
- Barrat-Segretain, M. H. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetation* 123: 13-37.
- Blouin, D., Pellerin, S., & Poulin, M. 2018. Changes in spontaneous flora of anthropogenic microhabitats along rural-urban gradients. In preparation
- Bolund, P., & Hunhammar, S. 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics* 29: 293-301.
- Brice, M. H., Pellerin, S., & Poulin, M. 2017. Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions* 23: 828-840.
- Brinson, M. M. 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands* 13: 65-74.
- Brinson, M. M., & Malvárez, A. I. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29: 115-133
- Brooks, R. P., M. M. Brinson, K. J. Havens, C. S. Hershner, R. D. Rheinhardt, D. H. Wardrop, D. F. Whigham, A. D. Jacobs & J. M. Rubbo. 2011. Proposed hydrogeomorphic classification for wetlands of the Mid-Atlantic region, USA. *Wetlands* 31: 207-219.

- Buteau, P., N. Dignard & P. Grondin. 1994. *Système de classification des milieux humides du Québec. Ministère de l'Énergie, des Mines et des Ressources naturelles du Canada et Ministère des Ressources naturelles du Québec*. Ottawa et Québec.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Carlson, T. N., & Arthur, S. T. 2000. The impact of land use – land cover changes due to urbanization on surface microclimate and hydrology: a satellite perspective. *Global and Planetary Change* 25: 49-65.
- Casanova, M. T. & M. A. Brock. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237-250.
- Chen, H., Qian, H., Spyreas, G., & Crossland, M. 2010. Biodiversity research: Native-exotic species richness relationships across spatial scales and biotic homogenization in wetland plant communities of Illinois, USA. *Diversity and Distributions* 16: 737-743.
- Clarkson, B. R., Ausseil, A. G. E., & Gerbeaux, P. 2013. Wetland ecosystem services. In *Ecosystem services in New Zealand: conditions and trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand. 192-202.
- Colmer, T. D., & Voesenek, L. A. C. J. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36: 665-681.
- Cook, C. D. 1990. Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (SG Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany* 37: 325-340.
- Cowardin, L. M., V. Carter, F. C. Golet & E. T. LaRoe. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. Washington, D.C.
- Cronk, J. K. & M. S. Fennessy. 2001. *Wetlands plants, biology and ecology*. CRC Press. New York.
- Davidson, N. C. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65: 934-941.
- Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., Brown, J. H., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Thompson, K., Pickett, S. T. A., Stromberg, J. C., Del Tredici, P., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, P. J., Mascaro, J., & Briggs, J. C. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474: 153.

- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.
- Duncan, R. P., Clemants, S. E., Corlett, R. T., Hahs, A. K., McCarthy, M. A., McDonnell, M. J., Schwartz, M. W., Thompson, K., Vesk, P. A., & Williams, N. S. 2011. Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography* 20: 509-519.
- Dupras, J., Marull, J., Parcerisas, L., Coll, F., Gonzalez, A., Girard, M., & Tello, E. 2016. The impacts of urban sprawl on ecological connectivity in the Montreal Metropolitan Region. *Environmental Science & Policy* 58: 61-73.
- Ehrenfeld, J. G., & Schneider, J. P. 1991. Chamaecyparis thyoides wetlands and suburbanization: effects on hydrology, water quality and plant community composition. *Journal of Applied Ecology* 467-490.
- Ehrenfeld, J. G. 2000. Evaluating wetlands within an urban context. *Ecological Engineering* 15: 253-265.
- Ehrenfeld, J. G. 2008. Exotic invasive species in urban wetlands: environmental correlates and implications for wetland management. *Journal of Applied Ecology* 45: 1160-1169.
- Ferlatte, M., Quillet, A., Larocque, M., Cloutier, V., Pellerin, S., & Paniconi, C. 2015. Aquifer-peatland connectivity in southern Quebec (Canada). *Hydrological processes* 29L 2600-2612.
- Findlay, C. S., & Houlihan, J. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11: 1000-1009.
- Flinn, K. M., & Vellend, M. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 243-250.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *AIBS Bulletin* 53: 77-88.
- Frolking, S., & Roulet, N. T. 2007. Holocene radiative forcing impact of northern peatland carbon accumulation and methane emissions. *Global Change Biology* 13:1079-1088.
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., & Zavaleta, E. S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 695-703.
- Galatowitsch, S. M., Whited, D. C., Lehtinen, R., Husveth, J., & Schik, K. 2000. The vegetation of wet meadows in relation to their land-use. *Environmental Monitoring and Assessment* 60 : 121-144.

- Gauthier, L. B. 2014. *Structure et composition de la végétation de marécages isolés et riverains dans le sud du Québec* (Doctoral dissertation, Université Laval).
- Godefroid, S., & Koedam, N. 2007. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* 22: 1227-1239.
- Gong, C., Chen, J., & Yu, S. 2013. Biotic homogenization and differentiation of the flora in artificial and near-natural habitats across urban green spaces. *Landscape and Urban Planning* 120: 158-169.
- Grapow, L., & Blasi, C. 1998. A comparison of the urban flora of different phytoclimatic regions in Italy. *Global Ecology and Biogeography* 7: 367-378.
- Gratton, L. 2010. *Plan de conservation de la vallée du Saint-Laurent et du lac Champlain, région du Québec*. Conservation de la Nature 170p.
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319 : 756-760.
- Groupe de travail national sur les terres humides. 1997. *Système de classification des terres humides du Canada*. Centre de recherche sur les terres humides, Université de Waterloo. Ontario, Canada.
- Guirado, M., Pino, J., & Roda, F. 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography* 15: 50-62.
- Gurnell, A., Boitsidis, A. J., Thompson, K., & Clifford, N. J. 2006. Seed bank, seed dispersal and vegetation cover: colonization along a newly-created river channel. *Journal of Vegetation Science* 17: 665-674.
- Hansen, M. J., & Clevenger, A. P. 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation* 125: 249-259.
- Houlahan, J. E., & Findlay, C. S. 2004. Estimating the 'critical' distance at which adjacent land-use degrades wetland water and sediment quality. *Landscape Ecology* 19: 677-690.
- Houlahan, J. E., Keddy, P. A., Makkay, K., & Findlay, C. S. 2006. The effects of adjacent land use on wetland species richness and community composition. *Wetlands* 26: 79-96.
- Hulme, P. E., Pyšek, P., & Duncan, R. P. 2011. Don't be fooled by a name: a reply to Thompson and Davis. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 318.

- Imhoff, M. L., Tucker, C. J., Lawrence, W. T., & Stutzer, D. C. 2000. The use of multisource satellite and geospatial data to study the effect of urbanization on primary productivity in the United States. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 38: 2549-2556.
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Theriault, M., Beaulieu, J. & Belzile, F. 2008. Highways as corridors and habitats for the invasive common reed *Phragmites australis* in Quebec, Canada. *Journal of Applied Ecology* 45: 459–466.
- Johnson, A. L., Tauzer, E. C., & Swan, C. M. 2015. Human legacies differentially organize functional and phylogenetic diversity of urban herbaceous plant communities at multiple spatial scales. *Applied Vegetation Science* 18 : 513-527.
- Joly, M., Primeau, S., Sager, M., & Bazoge, A. 2008. *Guide d'élaboration d'un plan de conservation des milieux humides*. Première édition, Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs.
- Kaye, J. P., Groffman, P. M., Grimm, N. B., Baker, L. A., & Pouyat, R. V. 2006. A distinct urban biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution* 21: 192-199.
- Keddy, P. A. 2010. *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge University Press.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W. A., Poschlod, P., & Klotz, S. 2008. Urbanization causes shifts of species' trait state frequencies. *Preslia* 80:375-388
- Knapp, S., Kühn, I., Bakker, J. P., Kleyer, M., Klotz, S., Ozinga, W. A., Poschlod, P., Thompson, K., Thuiller, W., & Römermann, C. 2009. How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. *Diversity and Distributions* 15: 533-546.
- Knapp, S., & Kühn, I. 2012. Origin matters: widely distributed native and non-native species benefit from different functional traits. *Ecology Letters* 15: 696-703.
- Kühn, I., & Klotz, S. 2006. Urbanization and homogenization—comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127: 292-300.
- Kusler, J. A. 2012. *Wetland creation and restoration: the status of the science*. Island Press.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 564-571.

- La Sorte, F. A., McKinney, M. L., & Pyšek, P. 2007. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13: 913-921.
- La Sorte, F. A., Aronson, M. F., Williams, N. S., Celesti-Grapow, L., Cilliers, S., Clarkson, B. D., Dolan, R. W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., Pyšek, P., Siebert, S., & Winter, M. 2014. Bêta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography* 23: 769-779.
- Lavorel, S., & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- Lopez, R. D., Davis, C. B., & Fennessy, M. S. 2002. Ecological relationships between landscape change and plant guilds in depressional wetlands. *Landscape Ecology* 17: 43-56.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Kintrová, K., Lániková, D., Otýpková, Z., & Řehořek, V. 2012. Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation* 145: 179-184.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Tichý, L., & Ricotta, C. 2016. Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science* 27:452-459.
- Lougheed, V. L., McIntosh, M. D., Parker, C. A., & Stevenson, R. 2008. Wetland degradation leads to homogenization of the biota at local and landscape scales. *Freshwater Biology* 53: 2402-2413.
- Marshetti, M. P., Lockwood, J. L., & Light, T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318.
- Marini, L., Bruun, H. H., Heikkinen, R. K., Helm, A., Honnay, O., Krauss, J., Kühn, I., Lindborg, R., Pärtel, M., & Bommarco, R. 2012. Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions* 18: 898-908.
- Mata, D. I., P. Moreno-Casasola, C. Madero-Vega, G. Castillo-Campos & B. G. Warner. 2011. Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management* 262: 1514-1531.

- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423-431.
- McCune, J. L., & Vellend, M. 2013. Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *Journal of Ecology* 101: 1542-1551.
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450-453.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation: the impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *BioScience* 52: 883-890.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260.
- McKinney, M. 2008. Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends. *Journal of Biogeography* 35: 1960-1961.
- McPhearson, T., Pickett, S. T., Grimm, N. B., Niemelä, J., Alberti, M., Elmqvist, T., Weber, C., Haase, D., Breuste, J., & Qureshi, S. 2016. Advancing urban ecology toward a science of cities. *BioScience* 66:198-212.
- Middleton, B. 2000. Hydrochory, seed banks, and regeneration dynamics along the landscape boundaries of a forested wetland. *Plant Ecology* 146: 167-181.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Wetlands and Water Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mitsch, W. J., & Gosselink, J. G. 2000. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35: 25-33.
- Mitsch, W. J. (Ed.). 2005. *Wetland creation, restoration, and conservation: the state of science*. Newnes.
- Monbet, Y. 2001. La restauration des zones humides côtières: un mythe ou une réalité. Dans *Restauration des écosystèmes côtiers*, Acte du colloque, Brest, 8-9 novembre. 17-37.
- Moreno-Mateos, D., Power, M. E., Comín, F. A., & Yockteng, R. 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biology* 10: e1001247.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58-62.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734.
- Naiman, R. J., Decamps, H., & McClain, M. E. 2010. *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Academic Press.
- Neil, K., & Wu, J. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. *Urban Ecosystems* 9: 243-257.
- Nilsson, C., A. Ekblad, M. Dynesius, S. Backe, M. Gardfjell, B. Carlberg, S. Hellqvist & J. Roland. 1994. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology* 82: 281-295.
- Nilsson, C., Brown, R. L., Jansson, R., & Merritt, D. M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837-858.
- Olden, J. D., & Poff, N. L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162: 442-460.
- Olden, J. D. 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33: 2027-2039.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113-120.
- Panno, S. V., Nuzzo, V. A., Cartwright, K., Hensel, B. R., & Krapac, I. G. 1999. Impact of urban development on the chemical composition of ground water in a fen-wetland complex. *Wetlands* 19: 236-245.
- Patenaude, T., Smith, A. C., & Fahrig, L. 2015. Disentangling the effects of wetland cover and urban development on quality of remaining wetlands. *Urban Ecosystems* 18: 663-684.
- Paul, M. J., & Meyer, J. L. 2001. Streams in the urban landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 333-365.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Pokorny, M. L., Sheley, R. L., Zabinski, C. A., Engel, R. E., Svejcar, T. J., & Borkowski, J. J. 2005. Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology* 13: 448-459.
- Pollux, B. A. J. 2007. *Plant dispersal in rivers: a mechanistic and molecular approach* (Doctoral dissertation, Radboud University).

- Poulin, M., Pellerin, S., Cimon-Morin, J., Lavallée, S., Courchesne, G., & Tendland, Y. 2016. Inefficacy of wetland legislation for conserving Quebec wetlands as revealed by mapping of recent disturbances. *Wetlands Ecology and Management* 24: 651-665.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. 2008. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In *Biological Invasions*, Springer, Berlin, Heidelberg. 97-125
- Qian, H., & Guo, Q. 2010. Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions* 16: 119-125.
- Ramalho, C. E., Laliberté, E., Poot, P., & Hobbs, R. J. 2014. Complex effects of fragmentation on remnant woodland plant communities of a rapidly urbanizing biodiversity hotspot. *Ecology* 95: 2466-2478.
- Rheinhardt, R. D. 2007. Hydrogeomorphic and compositional variation among red maple (*Acer rubrum*) wetlands in southeastern Massachusetts. *Northeastern Naturalist* 14: 589-604.
- Rodríguez-González, P. M., Ferreira, M. T., Albuquerque, A., Santo, D. E., & Rego, P. R. 2008. Spatial variation of wetland woods in the latitudinal transition to arid regions: a multiscale approach. *Journal of Biogeography* 35: 1498-1511.
- Rogers, D. A., Rooney, T. P., Hawbaker, T. J., Radeloff, V. C., & Waller, D. M. 2009. Paying the extinction debt in southern Wisconsin forest understories. *Conservation Biology* 23: 1497-1506.
- Rooney, T. P., Olden, J. D., Leach, M. K., & Rogers, D. A. 2007. Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134: 447-450.
- Rousseau, A. N., Savary, S., & Fossey, M. 2013. *Modélisation hydrologique des milieux humides dans les Basses-terres du Saint-Laurent: Activité en vulnérabilité, impacts et adaptation PACC 26: Rapport final du volet hydrologique*. INRS, Centre Eau Terre Environnement.
- Roy, D. B., Hill, M. O., & Rothery, P. 1999. Effects of urban land cover on the local species pool in Britain. *Ecography* 22: 507-517
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 561-566.
- Schippers, P., Van Groenendael, J. M., Vleeshouwers, L. M., & Hunt, R. 2001. Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95: 198-210.
- Schleicher, A., Biedermann, R., & Kleyer, M. 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology* 26: 529-540.

- Simpson, J. W., Boerner, R. E., DeMers, M. N., Berns, L. A., Artigas, F. J., & Silva, A. 1994. Forty-eight years of landscape change on two contiguous Ohio landscapes. *Landscape Ecology* 9: 261-270.
- Smart, S. M., Thompson, K., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Maskell, L. C., & Firbank, L. G. 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of The Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273: 2659-2665.
- Smits, A. J. M., Van Ruremonde, R., & Van der Velde, G. 1989. Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquatic Botany* 35: 167-180.
- Sonnier, G., Johnson, S. E., Amatangelo, K. L., Rogers, D. A., & Waller, D. M. 2014. Is taxonomic homogenization linked to functional homogenization in temperate forests? *Global Ecology and Biogeography* 23: 894-902.
- Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A. M., Roques, L., & Nadal, E. 2005. Seed inputs in riparian zones: implications for plant invasion. *River Research and Applications* 21: 299-313.
- Thomas, C. D. 2013. Local diversity stays about the same, regional diversity increases, and global diversity declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 19187-19188.
- Thompson, K., & Davis, M. A. 2011. Why research on traits of invasive plants tells us very little. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 155-156.
- Thompson, K., Hodgson, J. G., & Rich, T. C. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18: 390-402.
- Thompson, J., Brokaw, N., Zimmerman, J. K., Waide, R. B., Everham, E. M., Lodge, D. J., Taylot, C. M., García-Montel, D., & Fluet, M. 2002. Land use history, environment, and tree composition in a tropical forest. *Ecological Applications* 12: 1344-1363.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371: 65.
- Tobias, N., & Monika, W. 2012. Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities? *Plant Ecology* 213: 431-443.
- Trombulak, S. C., & Frissell, C. A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Urquhart, G. R. 2004. Flood-tolerance and flood-escape mechanisms for seeds and seedlings of common trees of Central America. *Tropical Ecology* 45: 197-208.

- Vallet, J., Beaujouan, V., Pithon, J., Rozé, F., & Daniel, H. 2010. The effects of urban or rural landscape context and distance from the edge on native woodland plant communities. *Biodiversity and Conservation* 19: 3375-3392.
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., & Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542-548.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Westermann, J. R., von der Lippe, M., & Kowarik, I. 2011. Seed traits, landscape and environmental parameters as predictors of species occurrence in fragmented urban railway habitats. *Basic and Applied Ecology* 12: 29-37.
- Williams N. S., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., Corlett, R. T., Duncan, R. P., Norton, B. A., Thompson, K., & McDonnell, M. J. 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97: 4–9.
- Williams N. S. Hahs, A. K., & Vesk, P. A. 2015. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 78–86.
- White, M. D., & Greer, K. A. 2006. The effects of watershed urbanization on the stream hydrology and riparian vegetation of Los Penasquitos Creek, California. *Landscape and Urban Planning* 74: 125-138.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 213-251.
- Yu, Z., Loisel, J., Brosseau, D. P., Beilman, D. W., & Hunt, S. J. 2010. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophysical Research Letters* 37
- Zedler, P. H. 2003. Vernal pools and the concept of “isolated wetlands”. *Wetlands* 23: 597-607.
- Zoltai, S. C., & Vitt, D. H. 1995. Canadian wetlands: environmental gradients and classification. *Vegetation* 118: 131-137.

Annexes du chapitre 1

Tableau 1. Coordonnées géographiques des 35 marais et 32 marécages échantillonnés.

Marais	Longitude	Latitude	Marécages	Longitude	Latitude
144	45,51573	-73,76614	16	45,54180	-73,86807
41	45,55344	-73,81989	28B	45,58839	-73,82797
26D	45,55338	-73,81584	34	45,57707	-73,83236
26B	45,55012	-73,81732	169B	45,56740	-73,77491
23CD	45,55617	-73,83480	111	45,60085	-73,69899
23B	45,55356	-73,83747	433	45,61457	-73,70079
14EF	45,56293	-73,83875	360	45,59753	-73,73520
33B	45,51514	-73,78087	401	45,61884	-73,68907
236	45,52026	-73,76908	468	45,61274	-73,76262
34C	45,52037	-73,76115	369	45,61369	-73,76021
324	45,52778	-73,75250	353	45,61821	-73,74961
5A	45,56069	-73,79093	479	45,63153	-73,77544
5B	45,56280	-73,79122	487	45,64027	-73,74487
7AB	45,56713	-73,79434	1436	45,67672	-73,58411
249B	45,56708	-73,77613	709	45,56758	-73,71142
249	45,56625	-73,77523	1112	45,56190	-73,76158
150	45,57462	-73,78407	1113	45,56003	-73,75928
10B	45,59838	-73,69496	1071	45,53938	-73,81820
10A	45,59557	-73,69841	1081	45,53829	-73,81475
11A	45,60487	-73,68814	1041	45,56362	-73,79122
11B	45,60477	-73,68275	1039	45,54684	-73,78643
93	45,60748	-73,67750	990	45,67521	-73,72749
27B	45,60316	-73,73671	1030	45,60342	-73,75429
319	45,61588	-73,65487	1097	45,66792	-73,69758
458	45,60831	-73,77368	1054	45,67570	-73,64200
29	45,62603	-73,77002	387	45,54486	-73,76701
455	45,63083	-73,78198	972	45,57699	-73,70730
714	45,63831	-73,64010	1045	45,59244	-73,80579
17B	45,67380	-73,70046	1120	45,55003	-73,85809
18	45,67186	-73,63531	1021	45,54469	-73,86518
1055	45,67660	-73,64418	1064	45,54188	-73,82386
1040	45,53682	-73,78023	26E	45,55488	-73,81853
351	45,51807	-73,77629			
31	45,55998	-73,78729			
716	45,64108	-73,67385			

Tableau 2. Liste des plantes observées dans les marais et les marécages échantillonnés. Le nombre d'occurrences totales observées est également présenté.

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
<i>Achillea millefolium</i>	achil_mille	0	1	1
<i>Actaea rubra</i>	actae_rubra	0	1	1
<i>Adiantum pedatum</i>	adian_pedat	1	0	1
<i>Ageratina altissima</i>	agera_altis	0	1	4
<i>Agrostis capillaris</i>	agros_capil	1	0	1
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	alism_plant	1	1	4
<i>Alisma triviale</i>	alism_trivi	1	1	13
<i>Alliaria petiolata</i>	allia_petio	0	1	5
<i>Alnus incana</i> subsp. <i>Rugosa</i>	alnus_incan	1	0	2
<i>Ambrosia trifida</i>	ambro_trifi	1	0	3
<i>Amelanchier</i> sp.	amela_sp	1	1	3
<i>Amphicarpa bracteata</i>	amphi_bract	1	1	7
<i>Anemonastrum canadense</i>	anemo_canad	0	1	1
<i>Aralia nudicaulis</i>	arali_nudic	0	1	3
<i>Arctium minus</i>	arcti_minus	1	0	1
<i>Arisaema triphyllum</i>	arisa_triph	1	1	13
<i>Asarum canadense</i>	asar_canad	0	1	2
<i>Asclepias incarnata</i>	ascle_incar	1	0	2
<i>Athyrium Filix-femina</i>	athyr_filix	1	1	6
<i>Barbarea vulgaris</i>	barba_vulga	1	0	1
<i>Bidens cernua</i>	biden_cernu	1	1	2
<i>Bidens frondosa</i>	biden_fron	1	1	7
<i>Bidens</i> sp.	biden_sp	1	1	4
<i>Bidens trichosperma</i>	biden_trich	1	0	1
<i>Bidens vulgata</i>	biden_vulga	0	1	1
<i>Boehmeria cylindrica</i>	boehm_cylin	1	1	6
<i>Butomus umbellatus</i>	butom_umbel	1	1	4
<i>Calamagrostis canadensis</i>	calam_canad	1	0	2
<i>Callitriche heterophylla</i>	calli_heter	0	1	1
<i>Caltha palustris</i>	calth_palus	1	1	5
<i>Calystegia sepium</i>	calys_sepiu	1	1	6
<i>Carex aurea</i>	carex_aurea	1	1	5
<i>Carex bebbii</i>	carex_bebbi	1	1	3
<i>Carex blanda</i>	carex_bland	0	1	1
<i>Carex brevior</i>	carex_brevi	0	1	1
<i>Carex cephaloidea</i>	carex_cepha	1	0	1
<i>Carex comosa</i>	carex_comos	0	1	1
<i>Carex crawei</i>	carex_crawe	1	0	1
<i>Carex crawfordii</i>	carex_crawf	1	1	2
<i>Carex crinita</i>	carex_crini	0	1	1

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
Carex deweyana	carex_dewey	0	1	1
Carex flava	carex_flava	1	0	1
Carex gracillima	carex_graci	0	1	4
Carex hystericina	carex_hyste	1	0	1
Carex interior	carex_inter	1	1	2
Carex intumescens	carex_intum	0	1	4
Carex lacustris	carex_lacus	1	1	3
Carex lupulina	carex_lupul	1	0	1
Carex lurida	carex_lurid	1	0	1
Carex pellita	carex_pelli	0	1	1
Carex prasina	carex_prasi	0	1	1
Carex pseudocyperus	carex_pseud	1	0	9
Carex radiata	carex_radia	0	1	3
Carex retrorsa	carex_retro	1	1	3
Carex rosea	carex_rosea	0	1	1
Carex sp.	carex_sp	1	1	15
Carex stipata	carex_stipa	1	1	3
Carex tribuloides	carex_tribu	0	1	1
Carex tuckermanii	carex_tucke	0	1	1
Carex viridula	carex_virid	1	0	1
Caulophyllum thalictroides	caulo_thali	0	1	1
Cephalanthus occidentalis	cepha_occid	1	1	2
Ceratophyllum demersum	cerat_demer	1	0	3
Ceratophyllum sp.	cerat_sp	1	0	6
Cicuta bulbifera	cicut_bulbi	1	0	6
Circaea canadensis	circa_canad	1	1	13
Cirsium sp.	cirsi_sp	1	0	2
Cirsium vulgare	cirsi_vulga	1	1	3
Clematis cf. Occidentalis	clema_cf	1	0	1
Convolvulus sp.	convo_sp	1	0	1
Coptis Groenlandica	copti_groen	0	1	1
Cornus alternifolia	cornu_alter	0	1	4
Cornus obliqua	cornu_obliq	1	1	4
Cornus sericea	cornu_seric	1	1	29
Corylus cornuta	coryl_cornu	0	1	2
Crataegus sp.	crata_sp	0	1	4
Cuscuta gronovii	cuscu_grono	1	0	1
Cyperus sp.	cyper_sp	1	0	1
Daucus carota	daucu_carot	1	0	5
Dichanthelium acuminatum	dicha_acumi	1	0	1
Diervilla lonicera	dierv_lonic	0	1	3
Doellingeria umbellata	doell_umbel	1	0	1
Dryopteris carthusiana	dryop_carth	0	1	4

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
<i>Dryopteris intermedia</i>	dryop_inter	0	1	2
<i>Echinocystis lobata</i>	echin_lobat	1	0	2
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	elaea_angus	1	0	1
<i>Eleocharis palustris</i>	eleoc_palus	1	0	2
<i>Eleocharis</i> sp.	eleoc_sp	1	1	11
<i>Eleocharis</i> sp. 1	eleoc_sp1	1	0	1
<i>Eleocharis</i> sp. 2	eleoc_sp2	1	0	1
<i>Eleocharis uniglumis</i>	eleoc_unigl	1	0	1
<i>Elodea canadensis</i>	elode_canad	1	1	2
<i>Epipactis helleborine</i>	epipa_helle	0	1	2
<i>Equisetum arvense</i>	equis_arven	1	1	24
<i>Equisetum fluviatile</i>	equis_fluvi	1	0	2
<i>Equisetum palustre</i>	equis_palus	1	1	3
<i>Equisetum pratense</i>	equis_prate	0	1	4
<i>Equisetum</i> sp.	equis_sp	1	0	2
<i>Equisetum sylvaticum</i>	equis_sylva	1	1	4
<i>Equisetum variegatum</i>	equis_varie	1	1	5
<i>Equisetum xlitorale</i>	equis_xlito	0	1	1
<i>Erigeron philadelphicus</i>	erige_phila	0	1	3
<i>Erigeron strigosus</i>	erige_strig	1	1	1
<i>Eupatorium perfoliatum</i>	eupat_perfo	1	0	2
<i>Euthamia graminifolia</i>	eutha_grami	1	1	5
<i>Eutrochium maculatum</i>	eutro_macul	1	0	5
<i>Fragaria vesca</i>	fraga-vesca	1	0	1
<i>Fragaria virginiana</i>	fraga_virgi	1	1	12
<i>Frangula alnus</i>	frang_alnus	0	1	8
<i>Galium asprellum</i>	galiu_aspre	1	1	11
<i>Galium palustre</i>	galiu_palus	1	1	26
<i>Galium</i> sp.	galiu_sp	1	1	7
<i>Geum aleppicum</i>	geum_alepi	1	1	11
<i>Geum canadense</i>	geum_canad	0	1	2
<i>Geum macrophyllum</i>	geum_macro	0	1	3
<i>Geum rivale</i>	geum_rival	1	1	2
<i>Glechoma hederacea</i>	gleco_heder	1	1	3
<i>Graminea</i> sp.	grami_sp	1	0	6
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	hydro_morsu	1	0	5
<i>Hypericum perforatum</i>	hyper_perfo	0	1	1
<i>Hypericum virginicum</i>	hyper_virgi	1	0	1
<i>Ilex mucronata</i>	ilex_mucro	0	1	1
<i>Ilex verticillata</i>	ilex_verti	0	1	3
<i>Impatiens capensis</i>	impat_capen	1	1	28
<i>Iris versicolor</i>	iris_versi	1	0	1
<i>Juncus brevicaudatus</i>	juncu_brevi	1	0	2

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
Juncus dudleyi	juncu_dudle	1	0	1
Juncus effusus	juncu_effus	1	1	3
Juncus filiformis	juncu_filif	1	1	3
Juncus nodosus	juncu_nodos	1	1	2
Juncus sp.	juncu_sp	1	0	2
Juncus tenuis	juncu_tenui	1	0	2
Laportea canadensis	lapor_canad	0	1	3
Leersia oryzoides	leers_oryzo	1	1	6
Lemna minor	lemna_minor	1	1	30
Lemna trisulca	lemna_trisu	1	0	3
Leucanthemum vulgare	leuca_vulga	0	1	1
Linnaea borealis	linna_borea	0	1	1
Lobelia cardinalis	lobel_cardi	0	1	1
Lonicera canadensis	lonic_canad	0	1	8
Ludwigia palustris	ludwi_palus	1	1	4
Lycopus americanus	lycop_ameri	1	1	16
Lycopus sp.	lycop_sp	1	0	4
Lycopus uniflorus	lycop_unifl	1	1	12
Lysimachia ciliata	lysim_cilia	0	1	4
Lysimachia nummularia	lysim_nummu	0	1	7
Lysimachia thyrsoflora	lysim_thyrs	0	1	1
Lythrum salicaria	lythr_salic	1	1	40
Maianthemum canadense	maian_canad	0	1	2
Maianthemum racemosum	maian_racem	0	1	5
Maianthemum stellatum	maian_stell	0	1	2
Matteuccia struthiopteris	matte_strut	1	1	5
Medicago lupulina	medic_lupul	1	0	1
Menispermum canadense	menis_canad	1	1	4
Mentha arvensis	menth_arven	0	1	1
Mentha canadensis	menth_canad	1	1	3
Mentha sp.	menth_sp	1	0	2
Mimulus ringens	mimul_rigen	1	0	5
Mitella nuda	mitte_nuda	0	1	1
Myriophyllum sp.	myrio_sp	1	0	2
Nabalus altissimus	nabal_altis	1	1	4
Nuphar variegata	nupha_varie	0	1	1
Oclemena acuminata	oclem_acumi	1	1	5
Onoclea sensibilis	onocl_sensi	1	1	30
Osmunda claytoniana	osmun_clayt	1	1	2
Osmunda regalis	osmun_regal	0	1	3
Osmundastrum cinnamomeum	osmun_cinna	1	1	4
Oxalis montana	oxali_monta	1	1	11
Oxalis stricta	oxali_stric	1	0	1

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
Parthenocissus quinquefolia	parth_quinq	0	1	26
Pastinaca sativa	pasti_sativ	1	1	1
Persicaria hydropiper	persi_hydro	1	0	3
Persicaria maculosa	persi_macul	0	1	1
Phalaris arundinacea	phala_arund	1	1	14
Phragmites australis subsp. a.	phrag_austr	1	1	22
Plantago major	plant_major	1	1	6
Poa annua	poa_annua	1	1	5
Poa palustris	poa_palus	1	0	1
Poa pratensis	poa_prate	1	1	2
Poa saltuensis	poa_saltu	1	1	3
Poa sp.	poa_sp	1	1	7
Polygonatum pubescens	polyg_pubes	1	1	1
Potamogeton pusillus	potam_pusil	1	0	5
Potamogeton sp.	potam_sp	1	1	9
Potamogeton sp. 1	potam_sp1	1	0	1
Potamogeton sp. 2	potam_sp2	1	0	1
Potentilla anserina	poten_anser	1	0	3
Potentilla sp.	poten_sp	1	0	1
Prunella vulgaris	prune_vulga	1	1	4
Pyrola asarifolia	pyrol_asari	1	1	3
Ranunculus acris	ranun_acris	1	1	3
Ranunculus flabellaris	ranun_flabe	0	1	4
Ranunculus sceleratus	ranun_scele	1	0	2
Ranunculus sp.	ranun_sp	1	0	1
Reynoutria japonica	reyno_japon	0	1	1
Rhamnus cathartica	rhamn_catha	1	1	27
Rhus typhina	rhus_typhi	0	1	2
Ribes americanum	ribes_ameri	1	1	4
Ribes glandulosum	ribes_gland	0	1	1
Ribes lacustre	ribes_lacus	0	1	1
Ribes nigrum	ribes_nigru	0	1	2
Rubus allegheniensis	rubus_alleg	0	1	2
Rubus idaeus	rubus_idaeu	0	1	5
Rubus odoratus	rubus_odora	0	1	1
Rubus pubescens	rubus_pubes	1	1	13
Rubus repens	rubus_repen	0	1	2
Rubus sp.	rubus_sp	1	0	3
Rumex britannica	rumex_brita	1	0	1
Rumex crispus	rumex_crisp	1	0	1
Rumex longifolius	rumex_longi	1	0	1
Rumex verticillatus	rumex_verti	1	0	1
Sagittaria cuneata	sagit_cunea	1	1	9

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
Sagittaria latifolia	sagit_latif	1	0	1
Sagittaria rigida	sagit_rigid	1	0	2
Sagittaria sp.	sagit_sp	1	1	3
Salix bebbiana	salix_bebbi	1	1	3
Salix cordata	salix_corda	1	0	2
Salix discolor	salix_disco	1	1	13
Salix eriocephala	salix_erioc	1	1	3
Salix exigua	salix_exigu	1	0	6
Salix humilis	salix_humil	1	1	4
Salix interior	salix_inter	0	1	2
Salix lucida	salix_lucid	1	0	2
Salix petiolaris	salix_petio	1	1	7
Salix pyrifolia	salix_pyrif	1	0	1
Salix serissima	salix_seris	1	1	10
Salix sp.	salix_sp	1	1	2
Sambucus canadensis	sambu_canad	0	1	2
Sanguinaria canadensis	sangu_canad	0	1	1
Schoenoplectus heterochaetus	schoe_heter	1	1	2
Schoenoplectus subterminalis	schoe_subte	1	1	2
Schoenoplectus tabernaemontani	schoe_taber	1	1	8
Scirpus atrocintus	scirp_atroc	0	1	1
Scirpus atrovirens	scirp_atrov	1	1	7
Scirpus cyperinus	scirp_cyper	1	0	3
Scirpus microcarpus	scirp_micro	1	0	2
Scirpus sp.	scirp_sp	1	1	9
Scutellaria epilobiifolia	scute_epilo	1	1	12
Scutellaria lateriflora	scute_later	1	1	7
Sium suave	sium_suave	1	0	2
Solanum dulcamara	solan_dulca	1	1	15
Solanum nigrum	solan_nigru	1	1	10
Solidago altissima	solid_altis	1	0	1
Solidago canadensis	solid_canad	1	1	11
Solidago flexicaulis	solid_flexi	0	1	1
Solidago gigantea	solid_gigan	1	0	1
Solidago hispida	solid_hispi	0	1	1
Solidago rugosa	solid_rugos	1	1	4
Solidago sp.	solid_sp	1	1	2
Solidago uliginosa	solid_uligi	1	0	1
Sparganium androcladum	sparg_andro	1	0	1
Sparganium eurycarpum	sparg_euryc	1	1	3
Sparganium sp.	sparg_sp	1	0	6
Sphenopholis obtusa	sphen_obtus	1	0	1

Nom	Code	Marais	Marécages	Nb occurrences
<i>Spirea alba</i> var. <i>latifolia</i>	spire_alba	1	1	11
<i>Spirodela polyrhiza</i>	spiro_polyr	1	0	1
<i>Symphyotrichum cordifolium</i>	symph_cordi	1	1	5
<i>Symphyotrichum lateriflorum</i>	symph_later	0	1	2
<i>Symphyotrichum novae-anglia</i>	symph_novae	1	0	1
<i>Symphyotrichum novi-belgii</i>	symph_novib	1	1	11
<i>Symphyotrichum ontarionis</i>	symph_ontar	1	1	3
<i>Symphyotrichum puniceum</i>	symph_punic	1	0	2
<i>Symplocarpus foetidus</i>	symplo_foeti	0	1	2
<i>Taraxacum</i> cf. <i>officinale</i>	tarax_offic	1	1	14
<i>Taxus canadensis</i>	taxus_canad	0	1	2
<i>Thalictrum pubescens</i>	thali_pubes	0	1	2
<i>Thelypteris noveboracensis</i>	thely_noveb	1	0	2
<i>Thelypteris palustris</i>	thely_palus	1	1	2
<i>Tiarella cordifolia</i>	tiare_cordi	0	1	1
<i>Toxicodendron radicans</i>	toxic_radic	1	1	13
<i>Trifolium campestre</i>	trifo_campe	1	1	2
<i>Trifolium pratense</i>	trifo_prate	1	1	2
<i>Trifolium repens</i>	trifo_repen	1	0	3
<i>Trillium erectum</i>	trill_erect	0	1	4
<i>Typha angustifolia</i>	typh_angus	1	1	28
<i>Typha latifolia</i>	typh_latif	1	1	21
<i>Typha</i> sp.	typh_sp	1	0	2
<i>Urtica dioica</i>	urtic_dioic	1	1	3
<i>Valeriana officinalis</i>	valer_offic	1	1	23
<i>Verbena hastata</i>	verbe_hasta	1	0	1
<i>Veronica peregrina</i>	veron_pereg	1	1	4
<i>Veronica scutellata</i>	veron_scute	1	0	1
<i>Veronica serpyllifolia</i>	veron_serpy	0	1	1
<i>Viburnum lantanoides</i>	vibur_lanta	0	1	1
<i>Viburnum lentago</i>	vibur_lenta	0	1	3
<i>Viburnum opulus</i>	vibur_opulu	0	1	2
<i>Vicia Cracca</i>	vicia_cracc	1	1	16
<i>Viola blanda</i>	viola_bland	0	1	4
<i>Viola canadensis</i>	viola_canad	0	1	1
<i>Viola nephrophylla</i>	viola_nephr	0	1	2
<i>Viola</i> sp.	viola_sp	0	1	6
<i>Vitis riparia</i>	vitis_ripar	1	1	22
<i>Wolffia columbiana</i>	wolff_colum	1	0	6

Tableau 3. Matrice de traits fonctionnels et tolérances écologiques des plantes observées dans les 67 milieux humides échantillonnés.

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
achil_mille	3	1	1	4	3,81	-2,05	1	15,8	2	1	1
actae_rubra	3	1	1	2	4,17	1,90	2	13,9	2	0	1
adian_pedat	3	1	1	3	3,91	0,00	1	18,0	3	0	0
agera_altis	3	1	1	2	4,79	1,79	2	17,9	3	0	3
agros_capil	3	0	1	3	4,25	1,81	1	15,6	3	1	1
alism_plant	3	0	1	3	4,61	0,32	1	0,0	5	1	3
alism_trivi	3	1	1	3	2,71	0,86	1	14,9	5	0	3
allia_petio	3	0	0	1	4,87	0,86	2	16,5	2	1	1
alnus_incan	2	1	1	1	6,80	-0,43	2	14,9	4	0	1
ambro_trifi	3	0	0	4	5,70	-0,63	1	16,7	2	0	2
amela_sp	2	1	1	1	7,09	-0,51	3	16,5	2	0	1
amphi_bract	3	0	0	3	5,52	-3,30	3	17,8	3	0	1
anemo_canad	3	1	1	1	3,40	0,82	2	14,9	4	0	1
arali_nudic	3	1	1	1	3,56	-1,52	3	14,9	2	0	2
arcti_minus	3	0	0	3	5,01	-2,17	2	16,3	2	1	2
arisa_triph	3	1	1	3	4,61	-1,42	3	17,9	3	0	3
asar_canad	3	1	1	1	2,89	2,05	3	17,9	2	0	1
ascle_incar	3	1	1	3	5,01	-1,29	1	17,6	5	0	1
athyr_filix	3	1	1	3	5,01	4,61	1	0,0	3	0	2
barba_vulga	3	0	0	1	4,09	-0,35	1	15,6	2	1	3
biden_cernu	3	0	0	1	5,01	2,34	2	16,4	5	0	1
biden_fronde	3	0	0	1	4,61	-0,84	1	16,5	4	0	3
biden_sp	3	0	0	1	5,01	-0,42	2	16,7	4	0	3
biden_trich	3	0	0	1	5,01	1,01	2	17,9	5	1	3
biden_vulga	3	0	1	5	3,91	1,97	1	16,5	4	0	0
boehm_cylin	3	1	0	3	4,61	-0,33	3	18,5	5	0	3
butom_umbel	3	1	1	5	5,01	1,70	1	14,5	5	1	3
calam_canad	3	1	1	3	4,70	2,30	2	14,9	5	0	2
calli_heter	3	0	1	2	3,91	-0,16	1	16,5	5	0	1
calth_palus	3	1	1	1	3,40	-0,63	1	14,9	5	0	2
calys_sepiu	3	1	1	1	5,70	3,22	1	15,0	3	0	3
carex_aurea	3	1	1	1	3,69	-0,67	1	13,9	4	0	1
carex_bebbi	3	1	1	1	4,50	1,50	3	13,7	5	0	1
carex_bland	3	1	1	4	4,09	-0,62	3	18,0	3	0	3
carex_brevi	3	1	1	3	4,79	-0,12	2	16,8	2	0	0
carex_cepha	3	1	1	1	4,50	0,37	2	15,6	2	0	3
carex_comos	3	1	1	3	5,08	-0,04	2	17,8	5	0	1
carex_crawe	3	1	1	3	3,69	-0,03	1	15,4	4	0	0
carex_crawf	3	1	1	3	4,44	-1,66	1	12,9	4	0	0
carex_crini	3	1	1	2	4,79	-0,36	2	17,9	5	0	1

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
carex_dewey	3	1	1	4	4,49	0,03	3	13,3	3	0	3
carex_flava	3	1	1	2	4,32	-0,26	1	13,1	5	0	2
carex_graci	3	1	1	1	4,50	-0,12	3	16,5	2	0	3
carex_hyste	3	1	1	3	4,61	-0,74	0	15,9	5	0	0
carex_inter	3	1	1	4	3,83	-0,52	2	14,9	3	0	1
carex_intum	3	1	1	1	4,32	-2,37	3	17,6	4	0	3
carex_lacus	3	1	1	3	5,01	0,16	3	16,3	5	0	1
carex_lupul	3	1	1	3	4,87	-1,65	2	18,6	5	0	1
carex_lurid	3	1	0	1	4,50	0,15	2	17,9	5	0	1
carex_pelli	3	1	1	3	4,61	-0,59	2	15,7	5	0	3
carex_prasi	3	1	0	2	4,09	0,12	3	18,6	5	0	1
carex_pseud	3	1	1	5	4,61	-0,76	1	14,2	5	0	1
carex_radia	3	1	0	5	3,91	-1,78	3	17,7	3	0	3
carex_retro	3	1	1	3	4,65	-0,38	1	13,9	5	0	2
carex_rosea	3	1	0	4	3,91	-0,03	3	17,9	2	0	3
carex_sp	3	1	1	1	4,61	-0,60	3	15,5	3	0	3
carex_stipa	3	1	0	1	4,79	0,30	1	16,1	4	0	1
carex_tribu	3	1	1	1	4,50	1,70	2	18,0	4	0	3
carex_tucke	3	1	0	3	4,74	1,70	0	15,4	5	0	0
carex_virid	3	1	1	3	4,09	-0,76	1	13,4	5	0	1
caulo_thali	3	1	1	4	4,09	5,29	3	17,8	2	0	1
cepha_occid	2	1	0	1	5,70	-1,03	2	18,7	5	0	3
cerat_demer	3	1	1	3	4,61	-1,80	2	16,5	5	0	1
cerat_sp	3	1	1	3	4,61	-1,80	2	16,5	5	0	1
cicut_bulbi	3	1	1	5	4,61	-0,46	2	14,5	5	0	1
circa_canad	3	1	1	3	4,61	-1,19	3	17,8	2	0	1
cirsi_sp	3	0	1	5	5,01	0,67	1	16,4	1	0	1
cirsi_vulga	3	0	0	3	5,30	-1,06	1	16,4	2	1	1
clema_cf	2	1	1	1	5,86	1,27	2	14,7	1	0	1
convo_sp	3	0	1	4	2,30	3,00	1	16,5	2	1	2
copti_groen	3	1	0	1	0,00	0,00	0	13,5	4	0	0
cornu_alter	2	1	1	1	5,70	4,02	3	17,6	2	0	2
cornu_obliq	2	1	1	1	5,70	-3,62	3	17,6	4	0	1
cornu_seric	2	1	1	3	5,70	-3,99	1	14,7	4	0	1
coryl_cornu	2	1	0	1	6,40	6,98	3	14,9	2	0	1
crata_sp	2	1	0	1	6,80	-3,69	2	16,1	2	0	1
cuscu_grono	3	0	0	3	3,83	-0,69	1	16,7	3	0	3
cyper_sp	3	0	1	3	4,09	-0,92	1	18,1	4	0	2
daucu_carot	3	0	0	3	4,61	0,00	1	16,5	1	1	2
dicha_acumi	3	1	0	3	4,32	0,67	1	16,5	3	0	3
dierv_lonic	2	1	0	2	4,17	0,00	2	15,1	2	0	2
doell_umbel	3	1	1	3	5,30	0,36	1	16,5	4	0	2
dryop_carth	3	1	1	0	4,38	0,00	3	15,0	4	0	0

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
dryop_inter	3	1	1	0	3,91	0,00	3	16,5	3	0	0
echin_lobat	3	0	0	5	6,68	5,69	1	15,6	4	0	2
elaea_angus	2	1	0	3	6,97	4,84	1	16,5	2	1	3
eleoc_palus	3	0	1	3	4,09	-0,35	1	15,6	5	0	1
eleoc_sp	3	1	1	3	4,09	-0,49	1	16,5	5	0	1
eleoc_sp1	3	1	1	3	4,09	-0,29	1	16,5	5	0	1
eleoc_sp2	3	1	1	3	4,09	-0,43	1	16,5	5	0	1
eleoc_unigl	3	1	1	3	4,09	0,17	1	6,4	5	0	1
elode_canad	3	1	1	2	0,00	0,00	1	16,4	5	0	1
epipa_helle	3	1	1	5	4,38	-5,80	2	16,4	1	1	0
equis_arven	3	1	1	3	3,69	0,00	2	15,7	3	0	0
equis_fluvi	3	1	1	3	4,94	0,00	1	13,6	5	0	0
equis_palus	3	1	1	3	4,09	0,00	1	12,8	4	0	0
equis_prate	3	1	1	1	3,91	0,00	2	13,0	4	0	0
equis_sp	3	1	1	3	3,91	0,00	2	13,3	3	0	0
equis_sylva	3	1	1	3	3,91	0,00	3	13,3	4	0	0
equis_varie	3	1	1	3	4,09	0,00	3	13,0	4	0	0
equis_xlito	3	1	1	3	4,38	0,00	2	13,1	5	0	0
erige_phila	3	1	0	1	4,61	3,22	1	16,5	3	0	2
erige_strig	3	1	1	3	5,30	-2,81	2	16,5	2	0	2
eupat_perfo	3	1	1	3	5,30	2,21	2	17,9	4	0	2
eutha_grami	3	1	1	3	4,79	2,66	1	16,1	3	0	2
eutro_macul	3	1	1	3	5,30	1,27	1	15,2	4	0	1
fraga-vesca	3	1	1	3	3,40	1,20	1	15,4	1	0	1
fraga_virgi	3	1	1	1	2,71	0,77	1	15,9	2	0	2
frang_alnus	2	1	0	3	6,21	-3,03	1	15,6	3	1	2
galiu_aspre	3	1	0	2	5,19	-0,69	3	16,5	5	0	2
galiu_palus	3	1	1	1	3,91	-0,22	2	13,9	4	0	3
galiu_sp	3	1	0	3	3,40	-0,34	3	16,4	4	0	1
geum_alepi	3	1	1	3	5,01	0,00	1	15,0	3	0	2
geum_canad	3	1	1	3	4,61	-0,13	3	17,8	3	0	3
geum_macro	3	1	1	3	4,61	-0,23	3	12,8	4	0	3
geum_rival	3	1	1	3	4,09	0,20	1	13,6	5	0	1
gleco_heder	3	1	1	1	3,40	-0,38	2	16,3	2	1	2
grami_sp	3	1	1	3	4,50	-0,69	1	16,5	2	0	2
hydro_morsu	3	1	1	3	2,08	-1,77	1	14,5	5	1	2
hyper_perfo	3	1	1	4	4,61	-2,37	2	16,5	1	1	3
hyper_virgi	3	1	1	3	4,09	-2,50	2	19,0	5	0	0
ilex_mucro	2	1	0	1	6,21	2,42	0	15,0	5	0	0
ilex_verti	2	1	0	2	5,70	2,58	2	17,9	4	0	2
impat_capen	3	0	0	3	4,61	0,43	2	16,5	4	0	1
iris_versi	3	1	1	1	4,50	3,37	1	14,7	5	0	1
juncu_brevi	3	1	1	3	3,91	3,91	0	13,9	5	0	1

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
juncu_dudle	3	1	1	1	4,61	4,61	2	15,8	4	0	2
juncu_effus	3	1	1	1	4,87	-9,62	2	16,5	4	0	2
juncu_filif	3	1	1	3	3,40	-1,61	1	12,5	4	0	1
juncu_nodos	3	1	1	3	3,69	4,02	1	15,1	5	0	2
juncu_sp	3	1	1	3	3,69	-3,96	1	16,4	4	0	2
juncu_tenui	3	1	1	3	4,09	4,61	2	16,4	3	0	3
lapor_canad	3	1	1	5	4,79	-0,75	3	17,8	4	0	1
leers_oryzo	3	1	1	5	5,01	0,09	1	16,5	5	0	3
lemna_minor	3	1	1	3	-0,51	2,86	1	16,1	5	0	1
lemna_trisu	3	1	1	1	2,20	0,00	1	15,1	5	0	1
leuca_vulga	3	1	1	3	4,09	-0,82	1	15,8	1	1	3
linna_borea	3	1	1	4	3,69	0,22	2	13,6	2	0	1
lobel_cardi	3	1	1	3	5,01	-3,32	3	18,5	5	0	2
lonic_canad	2	1	1	1	5,01	0,00	3	15,9	2	0	1
ludwi_palus	3	1	1	3	3,56	3,22	1	18,0	5	0	1
lycop_ameri	3	1	1	3	4,09	-2,71	3	16,5	5	0	2
lycop_sp	3	1	1	3	4,61	-1,51	2	16,7	5	0	2
lycop_unifl	3	1	1	5	4,38	1,77	2	14,9	5	0	2
lysim_cilia	3	1	1	3	4,79	-0,06	3	16,5	4	0	2
lysim_nummu	3	1	1	1	3,00	1,72	3	17,6	4	1	2
lysim_thyrs	3	1	1	3	4,09	-1,11	1	13,9	2	0	1
lythr_salic	3	1	0	3	4,61	-2,73	1	15,9	4	1	3
maian_canad	3	1	1	3	3,09	2,20	3	14,7	2	0	1
maian_racem	3	1	1	1	4,50	-3,42	2	16,5	2	0	1
maian_stell	3	1	1	1	3,91	-2,79	1	14,9	3	0	1
matte_strut	3	1	1	0	5,44	4,61	2	15,0	3	0	3
medic_lupul	3	0	0	3	3,40	0,60	1	16,1	2	1	3
menis_canad	2	1	0	3	5,99	-4,04	2	18,8	3	0	1
menth_arven	3	1	1	3	4,09	-1,08	1	15,4	4	0	3
menth_canad	3	1	1	3	4,09	1,61	1	6,4	4	0	3
menth_sp	3	1	1	5	4,50	-1,97	1	16,5	4	1	2
mimul_rigen	3	1	1	3	4,61	3,51	1	16,7	5	0	3
mitte_nuda	3	1	0	3	3,00	-1,68	0	12,3	4	0	0
myrio_sp	3	1	1	3	5,52	0,31	1	15,2	5	0	1
nabal_altis	3	1	0	3	5,30	0,40	3	18,6	2	0	0
nupha_varie	3	1	1	3	4,79	2,59	1	14,2	5	0	1
oclem_acumi	3	1	0	5	4,61	-0,82	0	16,4	2	0	0
onocl_sensi	3	1	0	5	5,01	4,61	2	17,6	4	0	1
osmun_cinna	3	1	0	1	4,79	0,00	3	17,9	4	0	1
osmun_clayt	3	1	0	4	4,79	0,00	3	17,1	2	0	1
osmun_regal	3	1	1	2	5,70	0,00	2	6,4	4	0	1
oxali_monta	3	1	1	2	2,30	0,00	1	14,9	3	0	1
oxali_stric	3	1	1	4	3,69	-1,38	1	17,6	2	1	1

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
parth_quinq	2	1	1	4	7,31	-3,21	2	17,8	2	1	1
pasti_sativ	3	1	0	3	4,61	1,43	1	15,7	1	1	1
persi_hydro	3	1	0	3	4,52	0,74	1	16,4	5	1	3
persi_macul	3	1	0	4	4,32	0,72	1	16,4	4	1	3
phala_arund	3	1	1	3	5,30	-0,40	1	15,6	4	1	3
phrag_austr	3	1	1	3	6,21	-2,30	1	16,5	4	1	1
plant_major	3	1	0	1	4,09	3,93	1	15,8	2	1	3
poa_annua	3	0	0	3	3,40	-1,17	1	15,9	2	1	3
poa_palus	3	1	1	3	4,79	-1,61	2	14,9	4	0	1
poa_prate	3	1	1	3	4,50	-2,04	1	15,8	2	1	3
poa_saltu	3	1	0	2	4,44	-0,55	0	16,1	2	0	0
poa_sp	3	1	1	3	4,25	-1,61	1	15,4	2	1	1
polyg_pubes	3	1	1	3	3,00	3,62	3	16,5	2	0	1
potam_pusil	3	1	1	3	2,71	0,34	1	16,4	5	0	1
potam_sp	3	1	1	3	5,30	1,93	1	14,9	5	0	1
potam_sp1	3	1	1	3	5,30	1,70	1	15,5	5	0	1
potam_sp2	3	1	1	3	5,01	1,25	1	14,8	5	0	1
poten_anser	3	1	1	1	3,00	0,11	1	13,9	4	0	2
poten_sp	3	1	1	3	3,91	-1,02	1	15,0	3	1	2
prune_vulga	3	1	1	3	4,25	-0,38	1	16,3	3	1	3
pyrol_asari	3	1	1	3	3,40	-6,87	3	13,2	4	0	1
ranun_acris	3	1	1	1	4,61	-0,47	1	15,2	3	1	2
ranun_flabe	3	1	1	1	4,09	0,58	0	16,4	5	0	0
ranun_scele	3	1	0	3	4,09	-0,51	3	16,1	5	0	2
ranun_sp	3	1	1	1	4,09	-1,28	3	15,6	4	0	1
reyno_japon	2	1	1	5	5,30	0,87	1	16,5	2	1	1
rhamn_catha	2	1	0	3	6,68	-3,08	1	15,6	3	1	3
rhus_typhi	2	1	1	3	6,40	1,92	1	17,6	2	1	1
ribes_ameri	2	1	0	3	2,71	-0,37	3	15,6	4	0	3
ribes_gland	2	1	0	1	4,61	0,00	0	13,1	4	0	0
ribes_lacus	2	1	1	1	4,50	-0,08	3	13,1	4	0	1
ribes_nigru	2	1	0	1	5,30	-0,15	2	13,9	4	1	1
rubus_alleg	2	1	0	2	5,19	0,79	3	17,8	2	0	1
rubus_idaeu	2	1	1	3	5,01	0,64	1	14,9	3	0	3
rubus_odora	2	1	0	2	5,01	-0,04	2	16,5	1	0	1
rubus_pubes	2	1	1	1	3,91	-0,92	3	13,4	4	0	3
rubus_repen	3	1	0	1	3,00	0,00	3	15,4	3	0	0
rubus_sp	2	1	1	3	5,01	-3,00	2	16,7	2	0	3
rumex_brita	3	1	0	3	4,61	-0,27	1	14,9	5	0	3
rumex_crisp	3	1	1	2	5,01	-0,06	1	16,1	3	1	3
rumex_longi	3	1	0	3	4,79	1,47	2	12,5	3	1	1
rumex_verti	3	1	0	4	5,01	-0,55	1	19,3	5	0	3
sagit_cunea	3	1	0	3	4,38	-2,56	1	14,7	5	0	2

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
sagit_latif	3	1	1	3	4,94	-0,71	1	16,7	5	0	1
sagit_rigid	3	1	1	3	4,74	0,00	1	16,5	5	0	0
sagit_sp	3	1	1	3	4,74	-2,30	1	16,5	5	0	1
salix_bebbi	2	1	1	3	6,68	1,70	1	13,9	4	0	1
salix_corda	2	1	1	1	5,70	-2,75	1	14,7	2	0	1
salix_disco	2	1	1	5	6,68	1,14	2	14,9	4	0	1
salix_erioc	2	1	1	5	5,99	2,75	2	16,7	4	0	1
salix_exigu	2	1	1	3	5,70	0,00	2	15,2	4	1	1
salix_humil	2	1	1	3	5,70	-1,83	2	17,8	3	0	1
salix_inter	3	1	1	1	6,40	-3,19	1	16,4	2	0	1
salix_lucid	2	1	1	1	6,68	1,75	2	14,9	4	0	1
salix_petio	2	1	1	1	6,68	-0,09	1	14,9	4	0	1
salix_pyrif	2	1	1	1	5,70	0,00	1	11,5	4	0	1
salix_seris	2	1	1	5	5,99	-2,21	2	14,9	4	0	1
salix_sp	2	1	1	2	5,99	0,00	0	13,7	5	0	1
sambu_canad	2	1	1	3	5,70	-1,31	2	6,4	4	0	3
sangu_canad	3	1	1	1	3,40	2,44	3	18,0	2	0	2
schoe_heter	3	1	1	3	5,70	-0,17	1	16,1	5	0	1
schoe_subte	3	1	1	3	4,38	0,95	1	15,1	5	0	0
schoe_taber	3	1	1	3	5,01	0,09	1	16,1	5	0	1
scirp_atroc	3	1	1	3	5,01	3,22	2	13,6	5	0	2
scirp_atrov	3	1	1	3	4,79	2,81	1	17,9	4	0	2
scirp_cyper	3	1	1	3	5,01	4,37	1	16,5	5	0	3
scirp_micro	3	1	1	3	4,50	2,10	1	13,9	5	0	1
scirp_sp	3	1	1	3	4,61	2,87	1	16,1	5	0	2
scute_epilo	3	1	1	3	3,91	-0,31	2	14,9	5	0	1
scute_later	3	1	1	4	4,25	1,19	2	17,2	5	0	1
sium_suave	3	1	0	5	5,30	0,00	1	16,4	5	0	2
solan_dulca	3	1	1	1	5,70	-0,44	2	15,8	3	1	1
solan_nigru	3	1	1	3	4,09	-0,03	3	17,4	3	1	3
solid_altis	1	1	1	5	5,35	-2,41	2	17,2	3	0	1
solid_canad	3	1	1	4	5,01	-2,99	1	16,4	2	0	2
solid_flexi	3	1	1	5	4,50	-0,83	2	17,8	2	0	2
solid_gigan	3	1	1	5	5,01	-2,98	1	17,2	4	0	2
solid_hispi	3	1	1	5	4,61	0,00	0	17,2	1	0	0
solid_rugos	3	1	1	4	4,61	2,49	1	18,0	3	0	2
solid_sp	3	1	1	4	4,61	-2,92	1	17,8	2	0	2
solid_uligi	3	1	1	4	5,01	0,43	1	15,9	5	0	1
sparg_andro	3	1	1	3	4,61	1,70	1	16,5	5	0	1
sparg_euryc	3	1	1	3	5,01	-5,73	2	15,2	5	0	1
sparg_sp	3	1	1	3	5,01	2,38	2	14,7	5	0	2
sphen_obtus	3	1	0	3	4,61	-0,62	2	16,3	2	1	2
spire_alba	2	1	1	1	5,30	0,13	1	15,4	4	0	1

Code	MOR	PER	VR	FPH	ln(HT)	ln(SDWT)	LI	STI	WET	STA	SDB
spiro_polyr	3	1	1	3	0,00	0,00	2	16,8	5	0	1
symph_cordi	3	1	1	4	4,61	1,48	3	17,8	1	0	2
symph_later	3	1	1	3	5,01	0,50	1	17,9	2	0	3
symph_novae	3	1	1	5	5,30	0,42	1	16,8	4	0	0
symph_novib	3	1	1	5	4,94	-1,18	1	15,1	4	0	2
symph_ontar	3	1	1	4	4,79	0,00	1	19,0	3	0	0
symph_punic	3	1	1	5	5,50	-1,35	1	16,5	5	0	1
sympl_foeti	3	1	0	2	4,09	6,07	3	16,5	5	0	1
tarax_offic	3	0	0	1	3,91	0,12	1	15,8	2	1	3
taxus_canad	2	1	0	1	5,30	1,68	3	15,6	2	0	1
thali_pubes	3	1	1	3	5,52	-0,52	2	16,5	4	0	1
thely_noveb	3	1	1	3	3,81	0,28	3	17,8	2	0	3
thely_palus	3	1	1	3	4,25	4,61	1	17,7	4	0	2
tiare_cordi	3	1	0	2	3,00	-0,78	0	16,5	2	0	0
toxic_radic	3	1	1	3	4,61	-2,70	2	17,8	3	0	3
trifo_campe	3	0	0	4	3,91	-1,11	1	16,8	1	1	3
trifo_prate	3	1	0	3	4,61	0,63	1	15,9	2	1	3
trifo_repen	3	1	1	3	3,69	0,45	1	15,9	2	1	3
trill_erect	3	1	1	1	3,69	-0,79	2	16,5	2	0	1
typh_angus	3	1	1	3	5,70	2,06	1	16,5	5	1	2
typh_latif	3	1	1	3	5,60	-3,22	1	16,3	5	0	2
typh_sp	3	1	1	3	5,65	-2,49	1	16,4	5	0	2
urtic_dioic	3	1	1	1	5,52	-1,86	2	15,8	3	0	2
valer_offic	3	1	1	1	5,01	0,01	1	13,6	2	1	1
verbe_hasta	3	1	1	3	5,01	1,47	1	16,8	4	0	1
veron_pereg	3	1	1	1	3,69	-3,51	1	16,4	2	0	2
veron_scute	3	1	1	3	3,91	-1,83	1	13,9	5	0	3
veron_serpy	3	1	1	1	3,40	-2,83	2	15,7	3	0	2
vibur_lanta	2	1	1	1	5,61	-4,47	3	16,1	1	0	2
vibur_lenta	2	1	1	2	5,99	-4,06	3	16,1	3	0	1
vibur_opulu	2	1	0	3	5,99	6,04	2	14,9	4	0	1
vicia_cracc	3	1	1	2	5,30	-2,43	1	14,2	1	1	2
viola_bland	3	1	1	1	2,48	-0,04	0	15,9	4	0	0
viola_canad	3	1	1	1	3,22	0,10	3	15,0	2	0	0
viola_nephr	3	1	1	1	3,22	0,00	0	14,7	4	0	0
viola_sp	3	1	1	1	3,00	0,18	2	17,6	3	0	2
vitis_ripar	3	1	1	3	7,31	-3,44	2	16,4	4	0	1
wolff_colum	3	1	1	4	-2,30	0,00	1	17,7	5	0	0

Tableau 4. Matrice de traits fonctionnels associés à la dispersion des plantes observées dans les 67 milieux humides échantillonnés.

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
achil_mille	0	1	0	1	1	1	1	1
actae_rubra	1	1	0	1	0	1	0	0
adian_pedat	0	0	1	0	0	0	0	0
agera_altis	0	0	0	0	0	0	1	0
agros_capil	0	1	0	1	0	1	1	1
alism_plant	1	1	0	1	0	0	1	1
alism_trivi	0	1	0	0	0	0	1	0
allia_petio	0	1	1	0	1	1	0	1
alnus_incan	1	1	0	0	0	1	1	1
ambro_trifi	0	1	0	0	1	0	0	1
amela_sp	1	0	0	1	0	0	0	0
amphi_bract	1	0	1	1	0	0	0	0
anemo_canad	0	1	1	0	1	0	0	0
arali_nudic	1	0	0	1	0	0	0	0
arcti_minus	1	0	0	0	0	0	0	1
arisa_triph	0	0	0	1	0	0	0	0
asar_canad	0	0	0	0	0	0	0	1
ascle_incar	0	0	0	0	0	0	1	0
athyr_filix	0	0	1	0	0	0	1	0
barba_vulga	1	1	0	1	1	1	0	0
biden_cernu	0	1	0	1	0	0	1	1
biden_fronde	0	1	0	0	0	0	0	1
biden_sp	0	1	0	0	0	0	1	1
biden_trich	1	1	0	0	0	0	0	1
biden_vulga	0	1	0	0	0	0	1	1
boehm_cylin	0	1	0	0	0	0	1	0
butom_umbel	0	1	0	0	0	1	1	1
calam_canad	0	0	0	0	0	0	1	1
calli_heter	0	1	0	0	0	0	0	1
calth_palus	0	1	0	0	0	1	1	1
calys_sepiu	0	1	0	0	0	1	1	1
carex_aurea	0	0	0	1	0	0	0	1
carex_bebbi	0	0	0	0	0	0	1	1
carex_bland	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_brevi	0	1	0	1	0	0	1	0
carex_cepha	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_comos	0	1	0	1	0	0	1	0
carex_crawe	0	1	0	1	0	0	1	0
carex_crawf	0	1	0	0	0	0	1	0
carex_crini	0	0	0	0	0	0	0	0

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
carex_dewey	0	1	0	1	1	0	1	1
carex_flava	0	1	0	0	0	0	1	1
carex_graci	0	0	0	1	0	0	0	1
carex_hyste	0	0	0	0	0	0	0	0
carex_inter	0	0	0	0	0	0	0	0
carex_intum	0	1	0	0	1	0	1	0
carex_lacus	0	1	0	1	0	0	1	1
carex_lupul	0	1	0	1	0	0	1	0
carex_lurid	0	1	0	1	0	0	1	0
carex_pelli	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_prasi	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_pseud	0	1	0	0	0	1	1	1
carex_radia	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_retro	0	1	0	1	1	0	1	1
carex_rosea	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_sp	0	1	0	1	1	0	1	1
carex_stipa	0	0	0	0	0	0	0	1
carex_tribu	0	1	0	0	1	0	1	1
carex_tucke	0	0	0	0	0	0	0	0
carex_virid	1	1	0	0	0	0	1	1
caulo_thali	1	0	0	1	0	0	0	0
cepha_occid	0	0	0	1	0	0	1	1
cerat_demer	0	1	0	0	1	0	0	1
cerat_sp	0	1	0	0	1	0	0	1
cicut_bulbi	0	1	0	0	0	0	0	1
circa_canad	0	0	0	0	0	0	0	1
cirsi_sp	1	1	0	0	0	1	1	1
cirsi_vulga	1	0	0	0	1	1	1	1
clema_cf	1	0	0	0	0	0	1	1
convo_sp	1	0	0	1	0	1	0	1
copti_groen	0	0	0	0	0	0	0	0
cornu_alter	1	0	0	1	0	0	0	0
cornu_obliq	1	0	0	1	0	0	0	0
cornu_seric	1	0	1	0	0	0	1	0
coryl_cornu	1	0	1	0	1	0	0	1
crata_sp	1	0	1	0	0	0	0	0
cuscu_grono	0	1	0	0	0	1	0	0
cyper_sp	0	0	0	0	0	0	1	1
daucu_carot	1	1	1	1	0	1	1	1
dicha_acumi	0	0	0	0	0	0	1	0
dierv_lonic	1	0	0	0	0	0	0	1
doell_umbel	0	0	0	0	0	0	1	0
dryop_carth	0	0	1	0	0	0	1	0

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
dryop_inter	0	0	1	0	0	0	1	0
echin_lobat	1	1	0	1	0	0	1	1
elaec_angus	1	0	0	1	0	0	0	0
eleoc_palus	1	1	0	0	0	0	1	1
eleoc_sp	1	1	0	0	0	0	1	1
eleoc_sp1	1	1	0	0	0	0	1	1
eleoc_sp2	1	1	0	0	0	0	1	1
eleoc_unigl	0	1	1	0	0	0	1	0
elode_canad	0	1	0	0	0	1	0	0
epipa_helle	0	0	0	0	0	1	1	1
equis_arven	0	1	1	0	0	0	1	0
equis_fluvi	0	1	1	0	0	0	0	0
equis_palus	0	1	1	0	0	0	0	0
equis_prate	0	0	0	0	0	0	1	0
equis_sp	0	0	0	0	0	0	1	0
equis_sylva	0	0	0	0	0	0	1	0
equis_varie	0	0	1	0	0	0	1	0
equis_xlito	0	1	1	0	0	0	1	0
erige_phila	0	0	0	1	0	0	1	1
erige_strig	0	0	0	1	0	0	1	1
eupat_perfo	0	0	0	0	0	0	1	0
eutha_grami	0	0	0	0	0	0	1	0
eutro_macul	1	0	0	0	0	0	1	0
fraga_vesca	1	0	0	1	0	0	0	0
fraga_virgi	1	0	0	1	0	0	0	0
frang_alnus	1	1	0	0	0	1	0	0
galiu_aspre	0	0	0	1	0	1	1	1
galiu_palus	0	1	0	1	0	1	1	1
galiu_sp	0	1	0	1	0	1	1	1
geum_alepi	0	0	0	0	0	0	0	1
geum_canad	0	0	0	0	0	0	0	1
geum_macro	0	0	0	0	0	0	0	1
geum_rival	1	1	0	0	0	0	1	1
gleco_heder	0	1	0	1	1	1	0	1
grami_sp	1	1	0	1	1	1	1	1
hydro_morsu	0	1	0	0	0	1	1	1
hyper_perfo	0	0	0	0	0	1	1	1
hyper_virgi	0	0	0	1	0	0	1	0
ilex_mucro	0	0	0	0	0	0	0	0
ilex_verti	1	0	0	0	0	0	0	0
impat_capen	0	1	1	0	0	0	0	0
iris_versi	0	0	0	0	1	0	1	1
juncu_brevi	0	0	0	0	0	0	0	1

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
juncu_dudle	1	0	0	0	0	0	1	1
juncu_effus	1	0	0	0	0	0	1	1
juncu_filif	1	1	1	0	0	0	1	1
juncu_nodos	0	0	0	0	0	0	0	1
juncu_sp	1	1	0	0	0	0	1	1
juncu_tenui	0	0	0	1	0	1	1	0
lapor_canad	0	1	0	0	1	0	1	0
leers_oryzo	0	1	0	0	0	0	1	1
lemna_minor	0	1	0	0	0	0	0	1
lemna_trisu	0	1	0	0	0	0	0	1
leuca_vulga	0	0	0	0	0	1	1	1
linna_borea	0	0	0	1	0	0	0	1
lobel_cardi	0	1	0	0	0	0	1	0
lonic_canad	1	0	0	0	0	0	0	0
ludwi_palus	1	1	0	0	0	0	1	0
lycop_ameri	0	1	0	1	0	0	0	1
lycop_sp	0	1	0	0	0	0	1	1
lycop_unifl	0	1	0	0	0	0	1	0
lysim_cilia	0	1	0	0	1	0	0	0
lysim_nummu	0	1	0	0	1	1	1	1
lysim_thyrs	0	1	0	0	0	0	1	1
lythr_salic	1	1	0	0	0	1	1	1
maian_canad	0	0	0	1	0	0	0	0
maian_racem	1	0	0	1	0	0	0	0
maian_stell	1	0	0	1	0	0	0	0
matte_strut	0	0	1	0	0	0	1	0
medic_lupul	1	0	1	1	1	1	1	1
menis_canad	1	0	0	0	0	1	0	0
menth_arven	0	1	0	0	0	1	1	0
menth_canad	0	1	0	0	0	1	0	0
menth_sp	0	1	0	0	0	1	1	1
mimul_rigen	0	1	0	0	0	0	1	0
mitte_nuda	0	0	0	0	0	0	0	0
myrio_sp	0	1	0	0	0	0	0	0
nabal_altis	0	0	0	0	0	1	1	0
nupha_varie	1	1	0	0	0	0	0	0
oclem_acumi	0	0	0	0	0	0	1	0
onocl_sensi	0	0	1	0	0	0	1	0
osmun_cinna	0	0	1	0	0	0	1	0
osmun_clayt	0	0	1	0	0	0	1	0
osmun_regal	0	0	0	0	0	0	1	1
oxali_monta	0	0	0	0	1	0	0	1
oxali_stric	0	0	0	1	0	1	0	1

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
parth_quinq	1	0	1	0	0	1	0	0
pasti_sativ	0	0	0	0	0	1	1	1
persi_hydro	0	1	0	0	0	0	0	0
persi_macul	1	0	0	1	0	0	0	1
phala_arund	0	1	0	1	0	1	1	1
phrag_austr	0	1	0	0	0	0	1	1
plant_major	1	1	0	1	0	1	1	1
poa_annua	1	1	0	1	0	1	1	1
poa_palus	0	1	0	1	0	1	1	1
poa_prate	0	1	0	1	1	1	1	1
poa_saltu	0	0	0	0	0	0	0	0
poa_sp	0	1	0	1	0	1	1	1
polyg_pubes	1	0	0	1	0	0	0	0
potam_pusil	1	1	0	0	0	0	0	0
potam_sp	1	1	0	0	0	0	0	0
potam_sp1	1	1	0	0	0	0	0	1
potam_sp2	1	1	0	0	0	0	0	1
poten_anser	0	0	0	0	1	0	0	0
poten_sp	1	1	0	1	0	1	1	1
prune_vulga	0	1	0	1	1	1	1	1
pyrol_asari	0	0	0	0	0	0	1	1
ranun_acris	0	0	0	1	0	0	0	1
ranun_flabe	0	0	0	0	0	0	0	0
ranun_scele	0	1	0	0	0	1	1	1
ranun_sp	0	1	0	1	0	1	1	1
reyno_japon	0	0	0	0	0	1	1	1
rhamn_catha	1	1	0	1	0	0	1	1
rhus_typhi	0	0	0	0	0	1	1	1
ribes_ameri	1	0	0	0	0	0	0	0
ribes_gland	1	0	0	1	0	0	0	1
ribes_lacus	1	0	0	1	0	0	0	1
ribes_nigru	1	0	0	1	0	0	0	1
rubus_alleg	1	0	0	1	0	0	0	1
rubus_idaeu	1	0	0	1	0	0	0	0
rubus_odora	1	0	0	1	0	0	0	1
rubus_pubes	1	0	0	1	0	0	0	0
rubus_repen	1	0	0	1	0	0	0	1
rubus_sp	1	0	0	1	0	0	0	0
rumex_brita	0	1	0	1	0	0	1	1
rumex_crisp	1	1	0	1	0	1	1	1
rumex_longi	0	1	0	1	0	0	1	1
rumex_verti	0	1	0	0	0	0	1	0
sagit_cunea	0	1	0	0	0	0	1	0

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
sagit_latif	0	1	0	0	0	0	0	1
sagit_rigid	0	1	0	0	0	0	1	0
sagit_sp	0	1	0	0	0	0	0	1
salix_bebbi	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_corda	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_disco	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_erioc	0	0	0	0	0	0	1	0
salix_exigu	0	1	0	0	0	1	1	0
salix_humil	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_inter	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_lucid	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_petio	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_pyrif	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_seris	0	1	0	0	0	0	1	0
salix_sp	0	1	0	0	0	0	1	0
sambu_canad	1	0	0	1	0	0	0	0
sangu_canad	0	0	0	0	0	0	0	0
schoe_heter	0	1	0	0	0	0	0	1
schoe_subte	0	0	0	0	0	0	0	0
schoe_taber	0	1	0	0	0	0	1	1
scirp_atroc	0	0	0	0	0	0	0	0
scirp_atrov	0	1	0	0	0	0	1	0
scirp_cyper	0	1	0	0	0	0	1	1
scirp_micro	0	0	0	1	0	0	0	0
scirp_sp	0	1	0	0	0	0	1	1
scute_epilo	0	1	0	0	0	0	1	1
scute_later	0	1	0	0	0	0	0	0
sium_suave	0	1	0	0	0	0	0	0
solan_dulca	1	0	0	1	0	0	0	0
solan_nigru	0	1	0	1	0	1	0	0
solid_altis	0	0	0	0	0	0	1	0
solid_canad	0	0	0	1	0	1	1	1
solid_flexi	0	0	0	1	0	0	0	0
solid_gigan	0	0	0	1	0	1	1	1
solid_hispi	0	0	0	0	0	0	1	0
solid_rugos	0	0	0	0	0	0	1	0
solid_sp	0	0	0	1	0	1	1	1
solid_uligi	0	0	0	1	0	0	0	0
sparg_andro	1	1	0	1	0	0	0	0
sparg_euryc	0	1	0	0	0	0	0	0
sparg_sp	1	1	0	1	0	0	0	1
sphen_obtus	0	0	0	0	0	0	0	0
spire_alba	0	1	0	0	0	0	1	0

Code	DI_bi	DI_hy	DI_ex	DI_ez	DI_au	DI_hu	DI_wi	DI_zz
spiro_polyr	0	1	0	0	0	0	0	0
symph_cordi	0	0	0	0	0	0	1	0
symph_later	0	1	0	0	0	0	1	1
symph_novae	0	0	0	0	0	0	1	1
symph_novib	1	0	0	1	0	1	1	1
symph_ontar	0	0	0	0	0	0	1	0
symph_punic	0	1	0	0	0	0	1	1
sympl_foeti	0	0	0	0	0	0	0	0
tarax_offic	0	0	0	0	0	0	1	0
taxus_canad	1	0	0	1	0	0	0	1
thali_pubes	0	0	0	1	0	0	0	0
thely_noveb	0	0	1	0	0	0	0	0
thely_palus	0	0	0	0	0	0	1	0
tiare_cordi	0	0	0	0	0	0	0	0
toxic_radic	1	0	0	1	0	0	0	0
trifo_campe	0	0	0	1	0	1	1	1
trifo_prate	0	1	0	1	0	1	1	1
trifo_repen	1	0	0	1	0	1	1	1
trill_erect	0	0	0	1	0	0	0	0
typh_angus	0	1	0	0	0	0	1	1
typh_latif	0	1	0	0	0	1	1	1
typh_sp	0	1	0	0	0	0	1	1
urtic_dioic	1	0	0	1	0	1	1	1
valer_offic	0	0	0	0	0	0	1	0
verbe_hasta	0	0	0	1	0	0	0	0
veron_pereg	0	1	0	1	0	0	0	1
veron_scute	0	1	0	0	1	0	1	1
veron_serpy	0	1	0	1	0	0	1	1
vibur_lanta	1	0	0	1	0	0	1	0
vibur_lenta	1	0	0	0	0	0	0	0
vibur_opulu	0	0	1	1	0	1	0	0
vicia_cracc	0	0	1	1	0	0	0	0
viola_bland	0	0	0	0	0	0	0	0
viola_canad	0	0	0	0	0	0	0	0
viola_nephr	0	0	0	0	0	0	0	0
viola_sp	0	0	0	1	0	1	1	1
vitis_ripar	1	0	0	0	0	0	0	0
wolff_colum	0	1	0	0	0	0	0	0

Annexes du chapitre 2

Table 1. Method used to choose the number of transect to be sampled in each wetland according to size and vegetation structure heretogeneity.

		Vegetation heterogeneity		
		Low	Moderate	High
Wetland size (ha)	<0.5	1	1	2
	0.5-1.0	1	2	3
	>1.0	2	3	3

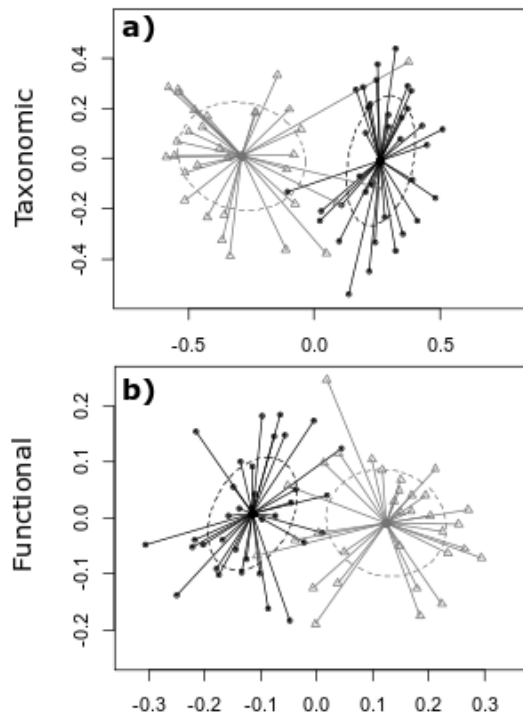


Figure 1. Taxonomic (a) and functional (b) beta diversity according to wetland type. Influence of wetland type on the multivariate dispersion of species and trait composition. beta diversity was measured as the distance of sites to their group centroid, here represented on the first two axes of a PCoA. Marshes are in grey and swamps are in black.

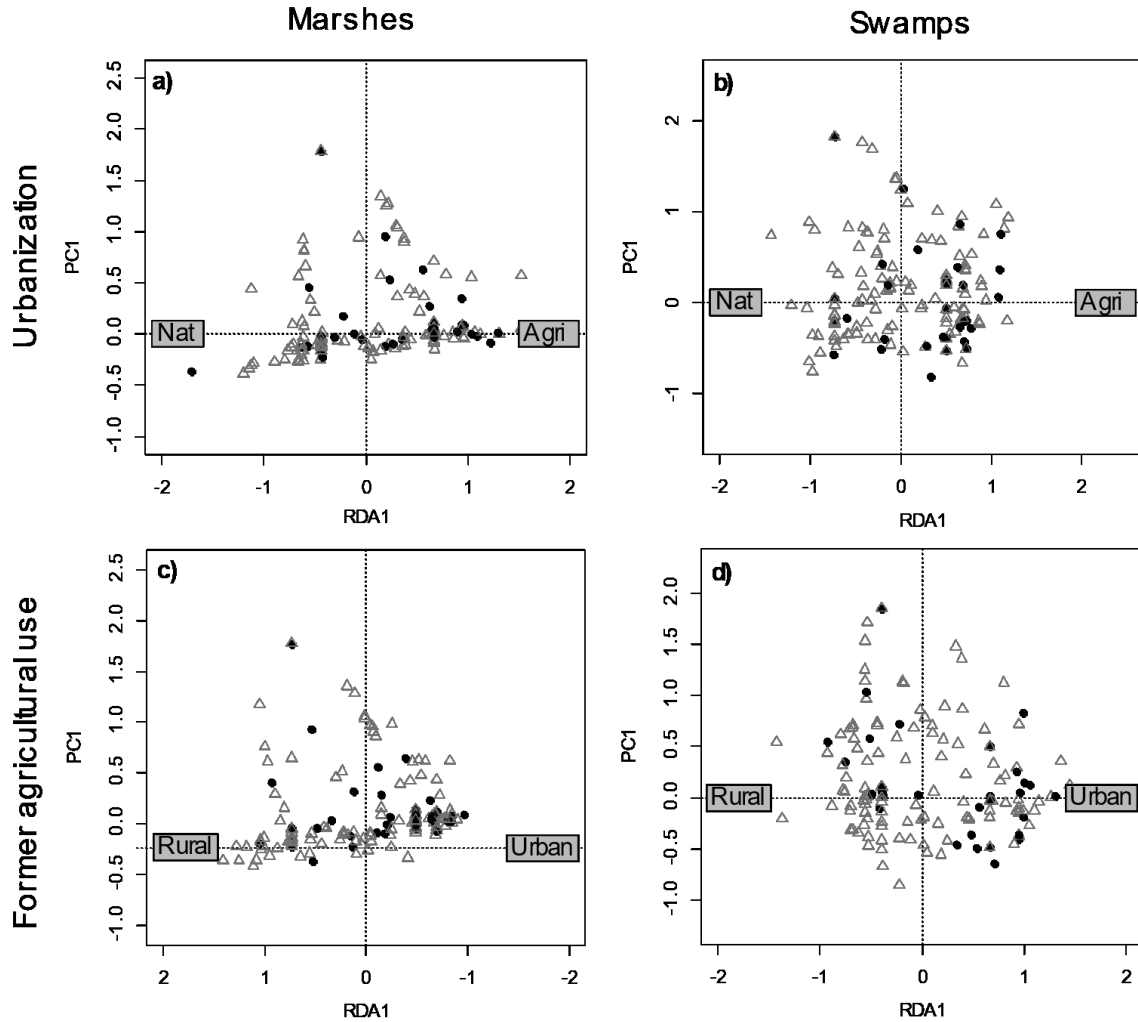


Figure 2. Partial redundancy analysis (pRDA) of species dispersion constrained for urbanization levels (**a,b**) or former agricultural use classes (**b,d**). Significance of the constraint was tested with PERMANOVA. Adjusted R-Squared was computed using permutation method. Grey labels represent the direction of the constrain. Difference in native (grey triangle) and exotic (black dots) species projection on the canonical axis were tested with ANOVA.