



Rôle de corridor écologique des fosses pour la dispersion des espèces végétales dans les paysages agricoles

Lisa Favre-Bac

► To cite this version:

Lisa Favre-Bac. Rôle de corridor écologique des fosses pour la dispersion des espèces végétales dans les paysages agricoles. Ecologie, Environnement. Université de Rennes, 2015. Français. NNT : 2015REN1S053 . tel-01256725

HAL Id: tel-01256725

<https://theses.hal.science/tel-01256725>

Submitted on 15 Jan 2016

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

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



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé (VAS)

présentée par

Lisa Favre-Bac

Préparée à l'UMR 6553 ECOBIO
« Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution »
Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

**Rôle de corridor
écologique des
fossés pour la
dispersion des
espèces végétales
dans les paysages
agricoles**

**Thèse soutenue à Rennes
le 1^{er} avril 2015**

devant le jury composé de :

Guillaume DECOCQ

Professeur, Université de Picardie, *Rapporteur*

Philip ROCHE

Directeur de recherche, IRSTEA, *Rapporteur*

Sara COUSINS

Professeur, Stockholm University, *Examinatrice*

Hélène FRÉVILLE

Chargée de recherche, INRA, *Examinatrice*

Françoise BUREL

Directrice de recherche, CNRS, *Directrice de thèse*

Aude ERNOULT

Maître de conférence, Université de Rennes 1

Co-directrice de thèse

Cendrine MONY

Maître de conférence, Université de Rennes 1

Co-directrice de thèse

Jean-François ARNAUD

Professeur, Université de Lille 1

Co-directeur de thèse

“Not all those who wander are lost.”

J.R.R. Tolkien, *The Fellowship of the Ring*

Remerciements

Trois ans et demi de thèse, c'est à la fois très long et très court. Mais une chose est sûre, seule, on ne fait pas grand-chose ! Et comme je ne sais pas trop faire court, ces remerciements seront plutôt longs... C'est qu'il y en a, des gens à remercier !

En premier lieu, un (très) grand merci à mon quatuor d'encadrants : Françoise, Aude, Cendrine et Jean-François, pour m'avoir donné l'opportunité de me lancer dans cette aventure, et les moyens de la terminer ! Merci pour votre présence tout au long de ces trois années, que ce soit au labo ou sur le terrain (avec ou sans orties, sous le soleil de l'été ou par -11°C...), pour vos conseils, votre disponibilité et vos encouragements. Merci aussi à Cendrine et Aude pour leur aide pendant mes deux missions d'enseignement.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Hervé Daniel, Eric Petit et Eric Tabacchi, pour leur aide et leurs conseils, ainsi qu'à Carole Deleu, pour avoir assuré le rôle de tutrice de ma thèse.

Je remercie également les membres du jury : Sara Cousins, Guillaume Decocq, Hélène Fréville et Philip Roche, d'avoir accepté de juger mon travail.

Au cours de ces trois ans, j'ai reçu l'appui indispensable de plusieurs stagiaires, qui ont su garder leur motivation et leur bonne humeur, même après une (ou plusieurs !) journée(s) sous la pluie au fond des fossés ! En premier lieu, merci à Johann Brunelot pour son gros travail de cartographie du territoire d'étude. Merci également à Mélanie Cosquer, Pauline Defives, Renaud Demarle et Justine Berthoux pour leur aide pendant les trois mois et demis d'inventaires de l'été 2012 (j'espère que vous n'en garderez pas la phobie des orties ;-)! Merci à Camille Raffier pour avoir supporté les conditions climatiques extrêmes (n'ayons pas peur des mots !) de l'hiver 2013 et repiqué avec dextérité plusieurs milliers de plantules. Merci à Gaëtan Seimandi-Corda pour avoir largement contribué à faire avancer la réflexion et les analyses de diversité fonctionnelle, et pour son aide lors des pesées des échantillons de génétique (je sais que c'est la partie de ton stage que tu as préférée ;-). Enfin, merci à Anaïse Poisson, Coralie Avoscan et Youssouf Sy qui ont contribué aux diverses mesures de traits réalisées à Lyon et à Rennes.

Mon travail de thèse a été mené en collaboration avec l'association Lestrem Nature, dont les administrateurs et les adhérents ont été très présents lors des quelques cinq mois cumulés que j'ai passé dans le Bas-Pays de Béthune pour mes différentes sessions de terrain. En plus de votre aide sur le terrain, dans des conditions parfois difficiles (et glaciales !), je n'oublie pas la surveillance des filets au cours de l'hiver 2013, les recherches d'informations, les nombreux allers-retours à la gare... Et surtout une gentillesse et une bonne humeur sans faille, digne de la réputation légendaire des gens du Nord ! Un très grand merci tout d'abord à Jean-Louis Wattez et Céline Wattez, qui ont toujours été là pour répondre à mes innombrables mails et requêtes, pour m'aider à organiser mes déplacements et trouver des solutions à tous mes problèmes. Merci également à tou(te)s celles et ceux qui m'ont accompagnée sur le terrain et qui m'ont

apporté leur aide : Monique et Jean-Luc Dampbrune (merci Monique pour le dépannage de machine à coudre de dernière minute !), Daniel Cabée, Monique Farda, Philippe Macquerel, Yves Manessier, Jean-Philippe Robert, Nadine Wattez... Un merci particulier à Annick et Alain De Jonckheere pour leur aide régulière et leur accueil sans faille ! Merci également à toute l'équipe de RéAgir de nous avoir accueillis tous les midis lors des journées de terrain, et tout particulièrement aux cuisinières et cuisiniers qui nous ont régales chaque jour ! Enfin, je n'oublie pas la « Niche », chambre d'hôte qui mériterait largement quatre étoiles (au moins !), et son hôtesse multitâches Catherine Dronkert, toujours présente pour me donner un coup de main, que ce soit pour retrouver des clés perdues (dans le fossé, évidemment) ou pour m'accompagner sur le terrain un jour de pluie !

Merci également aux intercommunalités Arthois Comm et Flandre Lys pour l'aide matérielle qu'elles m'ont apporté, par le biais de la mise à disposition de véhicules ou la contribution de leurs agents à mon travail de terrain.

Je tiens également à remercier Yann Rantier et Jean Nabucet pour avoir préparé la cartographie du territoire d'étude avant mon arrivée. Merci aussi pour vos conseils et vos idées, notamment à Jean pour l'utilisation de Network Analyst et à Yann pour sa capacité à tourner les outils d'ArcGIS dans tous les sens jusqu'à trouver comment faire quelque chose ;-)! J'ai beaucoup appris grâce à vous, et j'espère avoir acquis plus de rigueur dans la gestion de mes données SIG ! Merci également à Françoise Le Moal pour ses conseils concernant la structure et la gestion des bases de données Access.

Merci à Sara Puijalon et Barbara Lamberti-Raverot pour leur investissement dans la préparation et la réalisation des manips de mesure de traits à Lyon. Merci également à Vanessa Gardette, qui m'a apporté une grande aide dans la mise en place et le suivi des expérimentations, et aux bricoleurs géniaux, Ludovic Guillard et Félix Vallier, qui ont su trouver des solutions à tous les problèmes techniques ! Merci enfin à toute l'équipe EVZH de l'Université de Lyon 1 pour m'avoir accueillie (avec moult gâteaux et sucreries !) pendant ces quelques semaines.

Merci à Cécile Godé, Agnès Gareil, Stéphane Mahé pour leur aide dans la mise en place des manips de génétique, à Hélène Rousseau et Dominique Vallet pour l'aide à l'utilisation de GeneMapper, ainsi qu'à Stéphane Dreano pour le génotypage ultra-rapide ! Merci également à l'équipe de la Station Biologique de Paimpont de m'avoir accueillie pendant mes journées GeneMapper.

Merci enfin à Bernard Clément, qui m'a aidée à identifier les « inclassables » de mes inventaires, et à Thierry Fontaine-Breton et Fouad Nassur pour leur aide dans la mise en place et le suivi des manips de germination à la serre d'ECOBIO.

La convivialité, dans une thèse, ça compte ! Merci à mes différents cobureaux successifs, Anne-Kristel, Diab, Rémi, et aux derniers arrivés, Manon et Lou. Manon, je te transmet le flambeau de la couture de pièges à la chaîne =). Merci aux autres thésards et postdocs d'Ecobio, qui m'ont accompagnée pendant tout ou partie de ces trois années, en particulier à Assu, Benoit, Diane, Elmina (Un petit Mölkky à rallonge ?), Flore, Grégoire (vous savez, je ne crois pas qu'il y ait de bonne ou de mauvaise situation...), Kévin (les Piano Guys m'ont été d'un grand soutien pendant les derniers mois de rédaction ;-), Hélène, Majida, Marie-Lise, Maud (tu reprendras bien un sachet de thé ? ;-),

Maxime (tes pâtisseries grand luxe nous ont manqué ces derniers temps !), Morgane (la pro de l'animation powerpoint !), Nathalie (rendez-vous à la Réunion ?), Nathan, Sarah (la pause s'impose ! ;-), Tiphaine (Allez, viens avec nous pour le Mölkky ;-) et Xavier.

Merci à l'équipe du couloir du 14b (Alain, Agnès, Romain...) et aux joyeux drilles de la cafet' du 2^{ème} étage (Cécile, Christophe, David, Hervé, Maryvonne, Olivier, Guillaume...) qui m'ont certainement fait gagner pas mal d'années de vie à force de me faire rire le midi !

Merci enfin à Isabelle Picouays pour sa disponibilité (et aussi pour penser à nous quand il reste des petits fours à terminer ;-), à Valérie Briand qui sait où dénicher les articles introuvables en un temps record, et à Virginie Ollivier dont le sourire et la bonne humeur permanente illuminent notre couloir et ECOBIO tout entier =)!

Je tenais aussi à remercier mes proches : la joyeuse équipe d'Atua Vahine qui a apporté un peu du soleil de Polynésie dans ma vie rennaise, les lyonnaises : Amélie, Elodie, Françoise, Laura, Juliana, Justine et Marion (on s'était donné rendez-vous dans ~~trois~~ quatre ans...), les nîmoises plus ou moins expatriées (Eva, Glo, Marie, Laura, Julia, Julie, Léti, Steph et *cie*) et celles et ceux de partout ailleurs qui m'écoutent depuis trois ans leur raconter des histoires de plantes et de fossés avec patience et bienveillance ;-).

Un grand merci à ma famille, et en particulier à mes parents, qui m'ont toujours encouragée à réaliser mes rêves, et me soutiennent depuis toujours dans les moments de doute, notamment par le biais de nombreux coups de fil tard le soir, décalage horaire oblige ;-)!

Et pour finir, merci à Frédéri, qui a vécu cette thèse presque aussi intensément que moi ! Merci d'avoir été là, sur le terrain et partout, tout le temps et par tous les temps, merci pour ton aide et ton soutien sans faille =) ! Une aventure se termine, une autre commence...

Cette thèse est dédiée à Suzanne et Jacques D. qui, chacun à leur manière, m'ont transmis leur curiosité insatiable du monde qui nous entoure.

Table des matières

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
I. LA FRAGMENTATION DES PAYSAGES ET SES CONSÉQUENCES SUR LA BIODIVERSITÉ	2
I.1. DÉFINITIONS	2
I.2. LA FRAGMENTATION DES PAYSAGES AGRICOLES	2
I.3. CONSÉQUENCES DE LA FRAGMENTATION DES PAYSAGES POUR LA BIODIVERSITÉ VÉGÉTALE	3
II.3.1. ECHELLES SPATIALES ET NIVEAUX D'ORGANISATION	3
II. LA DISPERSION, UN MÉCANISME CENTRAL DANS LA RÉPONSE À LA FRAGMENTATION	9
II.1. LA DISPERSION CHEZ LES ESPÈCES VÉGÉTALES	9
II.2. CARACTÉRISTIQUES DE LA DISPERSION CHEZ LES ESPÈCES VÉGÉTALES	11
II.3. LA DISPERSION, UNE RÉPONSE À LA FRAGMENTATION	18
III. IMPACT DE LA CONNECTIVITÉ DES PAYSAGES SUR LA DISPERSION DES INDIVIDUS	23
III.1. LA CONNECTIVITÉ AU SEIN DES PAYSAGE	23
III.2. IMPACT DE LA CONNECTIVITÉ SUR LA DISPERSION DES INDIVIDUS	26
IV. RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES ET TRAMES VERTES ET BLEUES	28
IV.1. DES RÉSERVES NATURELLES AUX RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES	28
IV.2. TRAMES VERTES ET BLEUES ET AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE	29
IV.3. QUESTIONS LIÉES À LA MISE EN PLACE DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES	30
V. LES FOSSÉS, DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES	32
V.1. LES FOSSÉS, DES HABITATS-REFUGES POUR LES ESPÈCES VÉGÉTALES	32
V.3. LES FOSSÉS, DES CORRIDORS POTENTIELS POUR LES ESPÈCES VÉGÉTALES	36
VI. PROBLÉMATIQUE ET ORGANISATION DE LA THÈSE	39
CHAPITRE 1	43
I. CONTEXTE RÉGIONAL : LE NORD – PAS DE CALAIS	44
II. CONTEXTE LOCAL : LE BAS-PAYS DE BÉTHUNE	46
II.1. GÉOGRAPHIE ET CARACTÉRISTIQUES DU TERRITOIRE	46
II.2. LES FOSSÉS DE DRAINAGE DANS LE BAS-PAYS DE BÉTHUNE	49
III. LES ACTEURS LOCAUX ET LE PROJET CORÉCOL	52
CHAPITRE 2	53
RÉSUMÉ DU CHAPITRE	54
ABSTRACT	58
I. INTRODUCTION	59

II. MATERIAL & METHODS	62
II.1. STUDY AREA	62
II.2. DATA COLLECTION	63
II.3. DATA ANALYSIS	66
III. RESULTS	67
III.1. METACOMMUNITY SPECIES RICHNESS	67
III.2. METACOMMUNITY SPECIES COMPOSITION	69
III.3. WITHIN-METACOMMUNITY SIMILARITY	70
IV. DISCUSSION	72
IV.1. CONTRASTED LANDSCAPE EFFECTS ON DITCH PLANT METACOMMUNITY RICHNESS AND COMPOSITION AT THE LANDSCAPE SCALE	72
IV.2. PROPAGULE SOURCES HETEROGENEITY, CONNECTIVITY AND WITHIN-METACOMMUNITY SIMILARITY	73
IV.3. IMPLICATIONS FOR DITCH MANAGEMENT AND FURTHER RESEARCH	74
ACKNOWLEDGEMENTS	75
CHAPITRE 3	77
RÉSUMÉ DU CHAPITRE	78
ABSTRACT	82
ACKNOWLEDGMENTS	87
ABSTRACT	90
I. INTRODUCTION	91
II. MATERIALS AND METHODS	94
II.1. STUDY AREA	94
II.2. STUDIED SPECIES	95
II.3. DITCH NETWORK COMPOSITION AND CONNECTIVITY CHARACTERIZATION	95
II.4. PLANT SAMPLING AND GENOTYPING	96
II.5. LINKAGE DISEQUILIBRIUM, BASIC PARAMETERS OF GENETIC DIVERSITY AND ESTIMATION OF GENETIC DIFFERENTIATION	97
II.6. POPULATION MEMBERSHIPS AND GENETIC AFFINITIES AMONG POPULATIONS	98
II.7. FINE-SCALE SPATIAL GENETIC STRUCTURE	99
II.8. ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN GENETIC DIVERSITY AND NETWORK COMPOSITION/CONFIGURATION	101
III. RESULTS	102
III.1. GENETIC DIVERSITY OF <i>O. AQUATICA</i> AND <i>L. EUROPAEUS</i>	102
III.2. GENETIC AFFINITIES AMONG POPULATIONS	105
III.3. FINE-SCALE SPATIAL GENETIC STRUCTURE	108
III.4. INFLUENCE OF LOCAL AND LANDSCAPE-DERIVED VARIABLES ON GENETIC DIVERSITY	110

IV. DISCUSSION	114
IV.1. GENETIC STRUCTURE OF <i>O. AQUATICA</i> AND <i>L. EUROPAEUS</i> POPULATIONS	114
IV.2. DITCHES AS DISPERSAL CORRIDORS FOR HYDROCHOROUS PLANT SPECIES IN AGRICULTURAL LANDSCAPES	115
IV.3. INFLUENCE OF LANDSCAPE FEATURES ON INBREEDING AND GENETIC DIVERSITY	116
IV.4. WHAT MAKES DITCHES “GOOD” CORRIDORS FOR WETLAND PLANT SPECIES?	118
CONCLUSION	118
ACKNOWLEDGEMENTS	119
DATA ARCHIVING	119
AUTHORS CONTRIBUTIONS	119
CHAPITRE 4	127
RÉSUMÉ DU CHAPITRE	128
ABSTRACT	134
I. INTRODUCTION	135
II. MATERIAL AND METHODS	137
II.1. STUDY AREA	137
II.2. CONNECTIVITY VARIABLES	138
II.3. PLANT SPECIES COMPOSITION	138
II.4. TRAIT SELECTION	139
II.5. FUNCTIONAL DIVERSITY CHARACTERISATION	139
II.6. STATISTICAL ANALYSIS	140
II.7. METACOMMUNITY WEIGHTED MEANS	144
III. RESULTS	145
III.1. RESPONSE SCALE OF THE METACOMMUNITY FUNCTIONAL DIVERSITY OF DISPERSAL TRAITS	145
III.2. INFLUENCE OF DITCH NETWORK CONNECTIVITY ON DISPERSAL STRATEGY DIVERSITY AT THE METACOMMUNITY SCALE	145
III.3. IMPACT OF DITCH NETWORK CONNECTIVITY ON METACOMMUNITY WEIGHTED TRAIT MEANS	148
VI. DISCUSSION	149
VI.1. DISPERSAL FILTERING INDUCES NON-RANDOM FUNCTIONAL DIVERSITY THROUGH CHANGES IN SPECIES OCCURRENCE AT THE METACOMMUNITY SCALE	149
VI.2. DITCH NETWORK CONNECTIVITY SELECTS DISPERSAL STRATEGIES AT THE METACOMMUNITY SCALE	150
VI.3. INTEREST OF THE FUNCTIONAL APPROACH FOR DETECTING AND UNDERSTANDING THE IMPACT OF CONNECTIVITY CHANGES ON METACOMMUNITY STRUCTURE	151
ACKNOWLEDGEMENTS	152
ABSTRACT	154
I. INTRODUCTION	156

II. MATERIALS AND METHODS	158
II.1. STUDY AREA	158
II.2. PLANT SPECIES SELECTION, OCCURRENCE ESTIMATION AND SEED SAMPLING	159
II.3. DISPERSAL TRAITS	160
II.4. EVALUATION OF SPECIES SENSITIVITY TO CONNECTIVITY AT THE METAPOPULATION LEVEL	163
II.5. STATISTICAL ANALYSIS	165
III. RESULTS	166
IV. DISCUSSION	169
IV.1. DITCH NETWORK CONNECTIVITY COMPONENTS SELECT DISPERSAL TRAITS	169
IV.2. SCALE-DEPENDENCE OF SPECIES SENSITIVITY TO CONNECTIVITY	170
IV.3. DISPERSAL TRAITS AS RESPONSE TRAITS TO CONNECTIVITY-DRIVEN DISPERSAL FILTERS IN FRAGMENTED LANDSCAPES	171
ACKNOWLEDGEMENTS	172
DISCUSSION GÉNÉRALE	173
I. LES FOSSÉS, DES CORRIDORS ÉCOLOGIQUES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES	173
I.1. HABITAT-REFUGE ET CORRIDOR	173
I.2. LA CONNECTIVITÉ DU RÉSEAU DE FOSSÉS INFLUENCE LA STRUCTURATION DES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE	174
I.3. LA CONNECTIVITÉ DU RÉSEAU IMPACTE LES FLUX DE GÈNES CHEZ LES ESPÈCES DE BERGES DE FOSSÉS	175
II. IMPACT DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES VÉGÉTALES DE FOSSÉS	176
II.1. RÔLE DE LA COMPOSITION DES ÉLÉMENTS ADJACENTS AU RÉSEAU DE FOSSÉS	176
II.2. STRUCTURATION DU RÉSEAU ET CONNECTIVITÉ	177
II.3. VERS UNE MODÉLISATION STATISTIQUE PLUS PRÉCISE DE LA CONNECTIVITÉ	178
II.4. PERMÉABILITÉ DES FOSSÉS À LA DISPERSION	180
III. IMPACT DE LA CONNECTIVITÉ SUR LES STRATÉGIES DE DISPERSION DES ESPÈCES	182
III.1. LE VECTEUR DE DISPERSION IMPACTE LA RÉPONSE DES ESPÈCES VÉGÉTALES À LA CONNECTIVITÉ	182
III.2. AU-DELÀ DU VECTEUR DE DISPERSION : PLUSIEURS STRATÉGIES DE DISPERSION HYDROCHORE	183
III.3. FILTRES DE CONNECTIVITÉ ET STRATÉGIES DE DISPERSION	186
IV. PERSPECTIVES DE RECHERCHE	189
IV.1. FLUX DE PROPAGULES HYDROCHORES DANS LES FOSSÉS	189
IV.2. DYNAMIQUES TEMPORELLES ET CONSERVATION	189
IV.3. VERS LA MODÉLISATION DU PROCESSUS DE DISPERSION HYDROCHORE DANS LES FOSSÉS	192
V. PERSPECTIVES APPLIQUÉE : GESTION, AMÉNAGEMENT ET TRAME VERTE ET BLEUE	194
V.1. APPORTS CONCERNANT LA CONSERVATION DES FOSSÉS EN TANT QUE CORRIDORS	194
V.3. UN EXEMPLE D'ESPÈCE PATRIMONIALE CONCERNÉE PAR CES MESURES DE CONSERVATION: L'ŒNANTHE AQUATIQUE	197

Introduction générale

La biodiversité peut être définie comme l'ensemble des plantes, animaux, champignons et microorganismes présents sur Terre, leurs variations phénotypiques et génétiques, ainsi que les communautés d'espèces et écosystèmes dont ils font partie (Dirzo & Raven 2003). A l'heure actuelle, environ 1,5 millions d'espèces ont été décrites (May 2000), et le nombre total d'espèces eucaryotes peuplant la Terre est estimé entre 2 et 10 millions, voire plus (Mora *et al.* 2011; Scheffers *et al.* 2012; Costello *et al.* 2013).

Depuis la préhistoire, la présence humaine a largement modifié les écosystèmes terrestres ; l'extinction de nombreux grands vertébrés est ainsi attribuée à l'arrivée de l'Homme (Dirzo & Raven 2003). Ces taux d'extinction ont largement augmenté au cours des dernières centaines d'années. D'après les chiffres de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) en 2014, 35,7% des espèces suffisamment connues pour être évaluées étaient menacées ou en danger critique d'extinction (IUCN 2014). Des comparaisons avec les estimations issues du répertoire fossile montrent un taux d'extinction moyen depuis le début du XX^{ème} siècle environ 1000 fois plus important que par le passé, avec de larges disparités selon les groupes et les régions biogéographiques (Pimm *et al.* 2014). Ce taux d'extinction hors normes dans l'histoire de la vie sur Terre a amené plusieurs auteurs à qualifier de « 6^{ème} extinction » cette perte globale de biodiversité , en référence aux cinq épisodes majeurs d'extinctions biologiques (May *et al.* 1995). La principale cause avancée pour expliquer cette perte de biodiversité est la dégradation ou la disparition de l'habitat des espèces concernées (Baillie *et al.* 2004). Diverses activités anthropiques sont mises en cause, mais les auteurs s'accordent sur le fait que les changements d'usage des terres, essentiellement dus aux activités agricoles, aux activités d'extraction et à l'urbanisation (Dirzo & Raven 2003), en sont le principal moteur (Sala *et al.* 2000).

I. La fragmentation des paysages et ses conséquences sur la biodiversité

I.1. Définition

La fragmentation peut être définie comme étant le processus au cours duquel « une large zone d'habitat est transformée en un nombre plus important de fragments de plus petite surface, isolés les uns des autres par une matrice différente de l'habitat originel » (Wilcove *et al.* 1986). Elle conduit à une réduction de la quantité d'habitat disponible, que ce soit *via* la disparition ou la dégradation de la qualité de cet habitat, et/ou à la modification de l'arrangement spatial des fragments d'habitats au sein du paysage (Fahrig 2003; Hobbs & Yates 2003). Selon Fahrig (2003), il faut distinguer les effets de la perte d'habitat de ceux de la fragmentation *per se*, qui a pour conséquences principales la réduction de la connectivité et l'augmentation des effets « lisière » (Ries *et al.* 2004). La fragmentation conduit également à l'augmentation de la quantité d'interfaces entre les fragments d'habitats et la matrice, induisant des modifications des microclimats locaux dont la magnitude dépend considérablement du contexte (Hobbs & Yates 2003).

I.2. La fragmentation des paysages agricoles

L'agriculture s'est répandue dans le monde depuis environ 10.000 ans, entraînant le développement d'écosystèmes riches en espèces. Les terres agricoles (cultures et systèmes prairiaux) représentaient en l'an 2000 environ 34% de la surface terrestre de la planète (Ramankutty *et al.* 2008). L'intensification des pratiques agricoles au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle a profondément modifié les paysages, qui sont devenus plus simples, moins diversifiés (Meeus 1993). Cette simplification s'applique également aux types de cultures et aux rotations culturales, qui sont aujourd'hui plus uniformes que par le passé (Stoate *et al.* 2001). La surface des parcelles cultivées a augmenté, tandis que la proportion d'éléments semi-naturels tels que les prairies ou les bosquets a largement diminuée. Ceux qui demeurent se retrouvent de plus en plus isolés. Les

éléments linéaires semi-naturels qui séparaient les champs, ainsi que les arbres isolés, ont également disparu en grande partie (Stoate *et al.* 2001). Enfin, l'utilisation de grandes quantités de fertilisants et de produits phytosanitaires (pesticides, herbicides) a conduit à une perte de qualité des habitats restants.

Tous ces changements ont fortement impacté la biodiversité de ces paysages : un déclin substantiel a été enregistré pour diverses espèces d'oiseaux typiques de ces habitats (Donald *et al.* 2001; Gregory *et al.* 2001). Des tendances similaires ont été observées pour les invertébrés, notamment les espèces pollinisatrices comme les abeilles (Le Féon 2010) ou les plantes (Billeter *et al.* 2008). De nombreuses espèces adventices autrefois communes dans les cultures, comme les coquelicots ou les pavots, ont aujourd'hui pratiquement disparu des champs (Stoate *et al.* 2001). L'augmentation de la richesse en nutriments a modifié la composition des communautés végétales de bords de champs, qui ont globalement perdu en richesse spécifique globale au profit d'espèces adventices annuelles tolérant ces conditions (Boatman *et al.* 1994; Liira *et al.* 2008; Kleijn *et al.* 2009).

I.3. Conséquences de la fragmentation des paysages pour la biodiversité végétale

I.3.1. Echelles spatiales et niveaux d'organisation

Les processus impactant la structuration des populations et des communautés, notamment la fragmentation, n'agissent pas tous, ou ne sont pas tous détectés, à la même échelle spatiale. Les échelles locale, paysagère et régionale sont souvent distinguées (Whittaker *et al.* 2001). Lorsqu'il est question de communautés d'espèces, on peut ainsi distinguer plusieurs composantes de la diversité : la diversité α (diversité moyenne à l'échelle d'une tache d'habitat), la diversité β , qui mesure les variations de composition en espèces entre les taches d'habitat d'un paysage, et traduit le remplacement (ou turnover) d'espèces entre les communautés locales, et la diversité γ (diversité totale d'un type d'habitat au sein d'un paysage) (Whittaker 1960; Crist *et al.*

2003; Crist & Veech 2006). La diversité γ correspond à la somme des diversités α et β (partition additive de la diversité, Wagner *et al.* 2000).

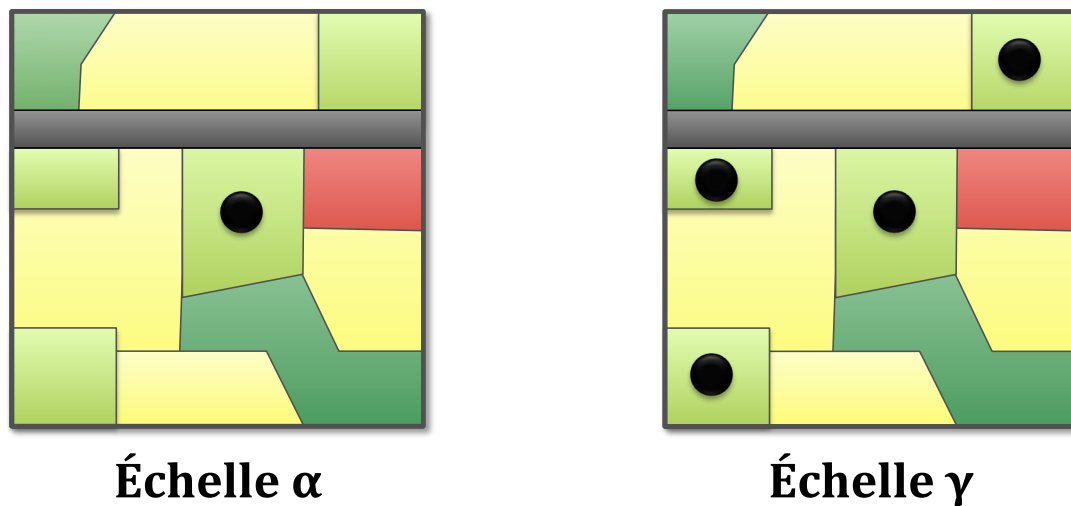


Figure 1 : Présentation des échelles α et γ de la diversité (d'après Bennett *et al.* 2006).

La fragmentation impacte la biodiversité à ces différentes échelles, mais de manière variable selon l'échelle considérée : les diversités α et γ , notamment, ne sont pas toujours déterminées par les mêmes facteurs paysagers (Ernoul & Alard 2011). L'identification de l'échelle spatiale à laquelle ont lieu les processus impactant la biodiversité est notamment importante pour déterminer à quelle échelle doivent être focalisés les efforts de conservation destinés à endiguer la perte de biodiversité dans les paysages agricoles (Gabriel *et al.* 2010; Concepción *et al.* 2012).

Or, la majorité des études portant sur les conséquences de la fragmentation sur les communautés ont été réalisées sur la diversité α , c'est-à-dire à l'échelle locale du patch d'habitat. Ces résultats apportent des informations sur le rôle de la structure du paysage environnant pour la communauté locale, mais ne permettent pas de comprendre comment les modifications du paysage liées à la fragmentation impactent de manière plus globale les diversités β et γ (Bennett *et al.* 2006).

II.3.2. Métapopulations et métacommunautés

Les facteurs régionaux exercent une influence importante sur les assemblages d'espèces (Algar *et al.* 2011; May *et al.* 2012; Ray & Collinge 2014). Le concept de métapopulation (ensemble de populations locales reliées entre elles par la dispersion des individus) postule que le maintien des espèces à l'échelle régionale dépend de l'existence de flux de dispersion suffisamment importants entre populations locales (Levins 1969; Hanski 1998). Le concept de métacommunauté est une extension de la métapopulation : il désigne un ensemble de communautés locales reliées entre elles par la dispersion (Wilson 1992), et intègre l'interdépendance entre les processus agissant aux échelles locales et régionales (Leibold *et al.* 2004; Logue *et al.* 2011).

La dispersion entre populations locales est un facteur structurant majeur des métacommunautés (Hubbell 2001; Mouquet & Loreau 2003). Lorsque cette dispersion est forte, des effets de masse spatiaux peuvent apparaître : l'afflux massif de propagules d'une espèce peut contribuer à sa dominance dans une communauté au sein de laquelle elle n'aurait pas été en temps normal un bon compétiteur, ou permettre le maintien de dynamiques de type « source-puits » dans des habitats qui s'avèrent en principe défavorables à la survie des populations (Mouquet & Loreau 2003; Leibold *et al.* 2004; Mouquet *et al.* 2006). Inversement, lorsque la dispersion entre populations locales est réduite, on peut observer une ségrégation spatiale des espèces entre populations locales, ce qui peut ralentir les phénomènes d'exclusion compétitive et favoriser une diversité plus importante (Pacala 1997; Levine & Murrell 2003).

II.3.3. Conséquences de la fragmentation pour les populations

D'un point de vue démographique, la fragmentation, en induisant une réduction de la taille des habitats, provoque la diminution des tailles de populations résidant dans ces fragments (Fahrig & Merriam 1994; Fahrig 2003; Kiviniemi 2008). Les populations de petite taille voient leur risque d'extinction augmenter en raison de leur plus grande sensibilité aux effets stochastiques démographiques et environnementaux (Shaffer 1987; Matthies *et al.* 2004; Fraterrigo *et al.* 2009).

La fragmentation peut impacter les capacités de reproduction des individus au sein des petites populations de manière directe ou indirecte. Les modifications de structuration du paysage peuvent affecter la pollinisation, en réduisant le nombre de pollinisateurs susceptibles d'atteindre un fragment d'habitat donné, ce qui peut induire une diminution de la production de graines (Groom 1998; Hendrix & Kyhl 2001; Valdés & García 2011). Ces changements paysagers peuvent également augmenter l'herbivorie, et contribuer là encore à limiter la reproduction des individus (Wirth *et al.* 2008). Les taux de croissance de populations localisées dans des petits fragments isolés peuvent être plus faibles en raison d'un recrutement limité, et d'une survie et une croissance des plantules plus faibles (Valdés *et al.* 2013). Au-delà d'un certain degré de fragmentation, un effet Allee (Allee 1951) peut apparaître : en-dessous d'un certain seuil de densité ou de taille de population, les capacités de reproduction de la population peuvent devenir trop faibles pour assurer sa persistance (Groom 1998; Dennis 2002). Cela peut par exemple se traduire par une efficacité de la pollinisation nulle pour de trop petites populations occupant des fragments d'habitats isolés, entraînant de fait l'absence de reproduction sexuée et de production de graines (Groom 1998; Matsumura & Washitani 2000).

La fragmentation conduit également souvent à un isolement croissant des populations localisées dans les fragments d'habitats persistant dans les paysages agricoles. Cet isolement contraint la distribution des populations d'espèces végétales, en contribuant à limiter leur présence dans les habitats plus isolés (Piessens *et al.* 2005; Soomers *et al.* 2013b).

La réduction des tailles de populations et leur isolement ont également des conséquences génétiques. Dans les petites populations, les effets de la dérive génétique augmentent, ce qui peut conduire à une érosion de la diversité génétique (Young *et al.* 1996; Honnay & Jacquemyn 2007; Frankham *et al.* 2010). Or, la diversité génétique est essentielle à la survie à moyen et long terme des populations, en leur permettant de s'adapter aux changements environnementaux (Soulé 1980). Une taille de population réduite peut également provoquer l'augmentation de la consanguinité, augmentant ainsi le risque de fixation d'allèles délétères au sein de la population (Frankham *et al.* 2010). Cela peut conduire à une réduction de la valeur sélective des individus au travers de

l'expression de la dépression de consanguinité (Keller & Waller 2002). Chez les plantes, des niveaux de consanguinité élevés peuvent réduire le nombre et le taux de germination des graines, ainsi que la survie des plantules (Heschel & Paige 1995; Oostermeijer *et al.* 1995; Fischer & Matthies 1998; Richards 2000; Schmidt & Jensen 2000). En temps normal, la sélection naturelle permet l'élimination de la plupart des allèles délétères avant leur fixation, mais ces mécanismes perdent de leur efficacité dans les petites populations isolées sous l'effet de la dérive, et tendent à être moins efficaces chez les espèces auto-compatibles et chez les espèces annuelles (Byers & Waller 1999; Keller & Waller 2002). Si les conséquences de la perte de diversité génétique ont tendance à impacter les populations à relativement long terme, ceux de la dépression de consanguinité apparaissent en général beaucoup plus rapidement (Ellstrand & Elam 1993).

1.3.4 Conséquences de la fragmentation pour les assemblages d'espèces végétales

La relation aire-espèce prédit une diminution de la richesse d'une communauté avec la surface de l'habitat (Rosenzweig 1995). La diminution de la taille des fragments d'habitat dans les paysages fragmentés induit une diminution de la diversité α (Petit *et al.* 2004; Liira *et al.* 2008; Reitalu *et al.* 2009; Brückmann *et al.* 2010). La théorie de la biogéographie des îles prédit une diminution de la richesse des communautés localisées dans des fragments plus petits et plus isolés (MacArthur & Wilson 1967), un résultat retrouvé pour les fragments plus éloignés d'habitats-sources riches en espèces (Jacquemyn *et al.* 2003; Knappová *et al.* 2012; Lindborg *et al.* 2014). Dans certains cas, le degré de fragmentation n'impacte pas la richesse des communautés, mais leur composition, en induisant un remplacement d'espèces (Vitousek *et al.* 1997; Burel *et al.* 1998; Tilman *et al.* 2002; Stevens *et al.* 2004).

Les changements liés à la fragmentation vont également avoir un impact à des échelles plus larges, ceux-ci ayant été moins étudiés qu'à l'échelle locale. La diminution de la quantité globale d'habitat disponible au sein des paysages provoque également une diminution de la diversité γ (Concepción *et al.* 2012). L'hétérogénéité des habitats est souvent réduite au sein des paysages fragmentés (Benton *et al.* 2003), ce qui contribue

également à réduire la diversité γ des métacommunautés végétales (Tscharntke *et al.* 2005; Ernoult & Alard 2011).

Le patron associant diversité β et fragmentation des paysages apparaît plus complexe : une étude pan-européenne a montré que le long d'un large gradient croissant de proportion d'habitats semi-naturels, la diversité β commence par diminuer dans les paysages les plus fragmentés pour augmenter ensuite au-delà d'un seuil d'environ 18% d'habitats semi-naturel (Dormann *et al.* 2007). La théorie de la dominance de la diversité β postule qu'elle est le principal moteur de la diversité à l'échelle du paysage, et qu'elle peut compenser la perte de diversité alpha liée à la fragmentation (Tscharntke *et al.* 2012). la diversité β des métacommunautés végétales tend ainsi à augmenter avec l'hétérogénéité des paysages (Poggio *et al.* 2010). Un isolement croissant peut également contribuer à réduire la similarité entre communautés locales, augmentant ainsi la diversité β (Schmucki *et al.* 2012; Calçada *et al.* 2013).

II. La dispersion, un mécanisme central dans la réponse à la fragmentation

II.1. La dispersion chez les espèces végétales

II.1.1. Le concept de dispersion

La dispersion est définie comme « tout mouvement d'individu ou propagule ayant un impact potentiel sur les flux de gènes à travers l'espace » (Ronce 2007). La dispersion est généralement scindée en trois grandes phases : l'émigration, le déplacement et l'immigration (ou établissement). Chez les plantes, qui sont des organismes sessiles, la dispersion est un mécanisme passif, ou contrôlé par d'autres organismes, comme les animaux dans le cas de la dispersion zoochore. Seules les structures reproductives des plantes (pollen, graines et fragments végétatifs) sont susceptibles de disperser.

II.1.2. Reproduction sexuée VS asexuée

Chez les espèces végétales pérennes, la reproduction asexuée consiste en une multiplication végétative, aboutissant à la production de clones génétiquement identiques (Watson 1984). De nombreuses espèces végétales sont capables de se reproduire de manière asexuée ; on estime que 80% des angiospermes peuvent produire des organes de propagation clonale (Klimeš & Klimešová 1999). Dans de nombreux cas, l'allocation des ressources à l'un ou l'autre mode de reproduction est un trait plastique, modulé par divers facteurs (densité de population, conditions environnementales...). Le type de structures reproductives produites (graines ou structures végétatives) a des conséquences sur la dispersion (**Figure 2**) : les structures végétatives assureraient plutôt une dispersion efficace à courte distance, susceptible de permettre la persistance des populations locales, tandis que les graines contribueraient à l'essentiel de la dispersion à longue distance (Zobel *et al.* 2010). C'est pourquoi, dans le cadre de ces travaux de thèse, nous nous sommes essentiellement focalisés sur la dispersion des graines.

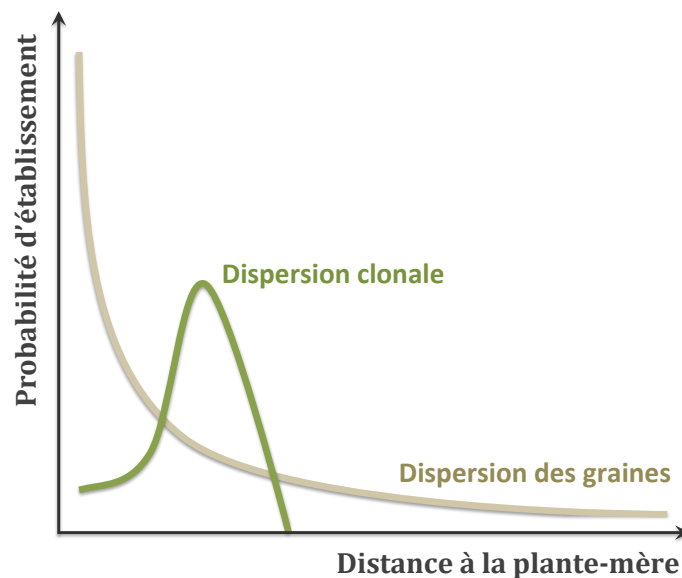


Figure 2 : Relations hypothétiques entre les distances à la plante-mère et la probabilité d'établissement pour la dispersion sexuée et la dispersion végétative (d'après Zobel *et al.* 2010).

II.1.3. Dispersion du pollen et dispersion des graines

Chez les plantes, la dispersion peut se faire au cours de deux étapes de la reproduction sexuée : elle peut concerner le pollen et/ou les graines. La dispersion du pollen impacte directement les flux de gènes (mouvements de gènes entre populations, Slatkin 1985) et peut avoir une forte influence sur la structure génétique des populations (Petit *et al.* 2005), notamment lorsque leur taille est réduite (Ellstrand 1992). La part de la dispersion du pollen et des graines dans cette structuration est très variable selon les espèces, les populations et les individus (Ellstrand 1992; Ennos 1994; Petit *et al.* 2005). Contrairement à la dispersion du pollen, la dispersion par le biais des graines peut également permettre la colonisation de nouveaux patchs d'habitats et ainsi l'établissement de nouvelles populations.

La majorité des espèces végétales sont hermaphrodites, et une partie d'entre elles sont capables d'auto-pollinisation ; elles sont dites auto-compatibles. Ces espèces

peuvent être considérées comme étant autonomes facultatives, puisqu'elles sont capables de produire des graines sans l'intervention de vecteurs de pollinisation extérieurs (Aguilar *et al.* 2006). Ce processus d'auto-pollinisation peut avoir des conséquences délétères sur les populations isolées, en renforçant les conséquences de la réduction des tailles de population, en particulier la réduction de la diversité génétique, l'augmentation de la consanguinité et leurs conséquences sur les performances et la survie des individus (Young *et al.* 1996; Byers & Waller 1999; Keller & Waller 2002). Divers mécanismes permettent de limiter ou éviter cette auto-pollinisation, comme des décalages spatiaux ou temporels des fleurs mâles et femelles sur un même individu, ou des systèmes d'auto-incompatibilité génétique (de Nettancourt 2001).

II.2. Caractéristiques de la dispersion chez les espèces végétales

II.2.1. Les différentes étapes de la dispersion

La **figure 3** présente les différentes étapes du processus de dispersion des graines chez les espèces végétales. En premier lieu, l'allocation à la reproduction sexuée (1) détermine l'investissement de la plante dans la production de graines. La phase (2) détermine la production de graines par la plante, qui dépend de l'espèce considérée, mais peut également varier d'année en année en fonction des conditions environnementales et de la pollinisation effective des fleurs (Valverde & Silvertown 1995; Herrera 1998; Young & Pickup 2010). Les graines produites sont ensuite transportées (3) par un ou plusieurs vecteurs de dispersion, avant d'être déposées ou retenues par un élément extérieur (4) qui arrête cette phase de transport. Les graines peuvent éventuellement être remises en mouvement (5). Enfin, la phase 6 correspond à la germination, puis à l'établissement des graines. La capacité d'une graine à germer et à s'établir dépend de ses propriétés intrinsèques, mais également de l'invasibilité de l'habitat, qui dépend à son tour de la quantité de ressources disponible en prenant en compte les ressources nécessaires aux individus déjà présents (Davis *et al.* 2000). Cette invasibilité peut s'avérer très variable selon les habitats et les saisons (Renofält *et al.* 2005).

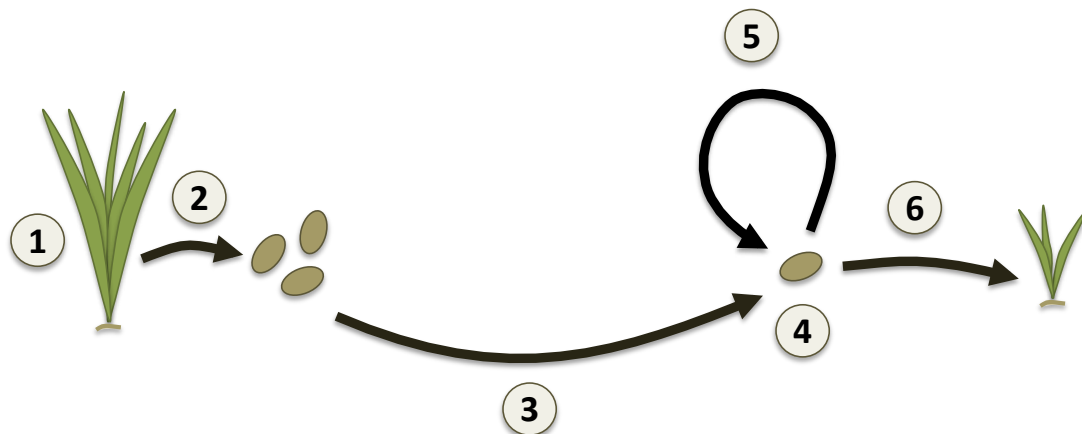


Figure 3: Schéma général des différentes étapes de la dispersion chez les espèces végétales. (1) Allocation à la reproduction sexuée ; (2) Production de graines ; (3) Déplacement ; (4) Dépôt ou rétention des graines ; (5) Remise en mouvement ; (6) Germination et établissement.

Les étapes (2), (3), (4) et, dans une moindre mesure, (5), peuvent également être appliquées à la dispersion du pollen.

II.2.2. Compromis entre capacités de dispersion et de compétition

De nombreuses études ont montré l'existence d'un compromis d'allocation des ressources entre la taille des graines et le nombre de graines produites, qui se traduit par une corrélation négative entre ces deux traits (Rees 1995; Eriksson & Jakobsson 1998; Jakobsson & Eriksson 2000). Une production de graines plus importante est susceptible de favoriser la probabilité de colonisation de nouveaux habitats (Thompson *et al.* 2002). La taille des graines est un trait lié à la capacité de survie et d'établissement des plantes : il existe une corrélation positive entre la taille des graines et la survie des plantules (Westoby *et al.* 1996; Eriksson 1997; Eriksson & Jakobsson 1998; Ehrlén & Eriksson 2000).

Ces compromis peuvent donc mener à deux stratégies différentes d'investissement pour la reproduction : le *low investment model*, dans lequel les espèces produisent de

nombreuses graines de petite taille afin de maximiser leurs capacités de colonisation, et le *high investment model*, dans lequel un nombre réduit de graines de plus grande taille sont produites, et qui permet de maximiser la probabilité d'établissement des plantules (Moles & Westoby 2006).

II.2.3. Vecteurs de dispersion

II.2.3.1. Vecteurs passifs

Certaines graines ne présentent pas d'adaptation favorisant un mode de dispersion particulier. Leur dispersion est dite barochore, puisque c'est la gravité qui les déplace ; la dispersion se fait généralement à très courte distance, au pied de la plante-mère. Cette absence d'adaptation apparaît très répandue dans les communautés végétales des milieux tempérés (Willson *et al.* 1990). Plusieurs vecteurs de dispersion abiotiques peuvent permettre une dispersion des graines à des distances plus importantes. Certaines espèces présentent une dispersion dite balistique ou autochore, au cours de laquelle l'ouverture du fruit propulse les graines (Stamp & Lucas 1983; Willson *et al.* 1990). Le vent est également un vecteur de dispersion des graines ; certaines adaptations morphologiques, comme les graines ailées ou munies de plumes, favorisent la dispersion anémochore. Dans la majorité des cas, ces adaptations contribuent à ralentir la chute des graines, augmentant ainsi les distances de dispersion (Fenner & Thompson 2005). Si la majorité des graines n'atteignent que de courtes distances (McEvoy & Cox 1987; Tackenberg *et al.* 2003), la dispersion anémochore peut également permettre aux graines d'atteindre plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres (van Dorp *et al.* 1996; Nathan *et al.* 2002; Tackenberg 2003). Le vent (anémogamie) contribue également à la dispersion du pollen à longue distance chez de nombreuses espèces d'arbres (Savolainen *et al.* 2007; Kremer *et al.* 2012).

II.2.3.2. Vecteurs biotiques

La zoochorie (dispersion des graines par les animaux) implique de très nombreuses espèces, principalement des oiseaux, des mammifères ainsi que des fourmis (Stiles 2000; Farwig & Berens 2012). La dispersion peut être externe (épizoochorie), où les graines sont transportées accrochées aux poils ou aux plumes des animaux (Fischer *et*

al. 1996; Hernández & Zaldívar 2013), ou interne (endozoochorie), où elles sont avalées et digérées (Charalambidou & Santamaría 2002; Iravani *et al.* 2011). Selon les animaux impliqués, les distances parcourues peuvent être très courtes, ou au contraire atteindre plusieurs centaines de kilomètres pour les oiseaux migrateurs (Clausen *et al.* 2002). Les animaux contribuent également largement à la dispersion du pollen, puisque la majorité des angiospermes sont pollinisées par des animaux, essentiellement des insectes (Kearns *et al.* 1998). Des associations très spécifiques peuvent exister entre plante et pollinisateur (Fenster & Dudash 2001), même si, dans la plupart des cas, plusieurs espèces d'insectes contribuent à la pollinisation d'une même espèce végétale (Waser *et al.* 1996; Kearns *et al.* 1998). Là encore, la dispersion du pollen peut contribuer aux flux de gènes à longue distance, avec des distances maximales environ inférieures d'un ordre de grandeur à celles mesurées pour les espèces anémogames, qui peuvent cependant atteindre plus de 10 km chez certaines espèces d'arbres (Kremer *et al.* 2012).

Outre les introductions volontaires, les activités humaines sont également d'importants vecteurs de dispersion des graines (Auffret *et al.* 2014). Le bétail, notamment, est susceptible de transporter de grandes quantités de graines (Couvreur *et al.* 2004; Auffret 2011) sur des distances variables, allant d'une pâture à l'autre au sein d'une exploitation (Couvreur *et al.* 2004) jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres dans le cas de grands mouvements saisonniers de transhumance (Manzano & Malo 2006) ou d'export d'animaux (Bruun & Fritzboeger 2002). Les véhicules motorisés peuvent également jouer un rôle de vecteurs de dispersion non négligeable (Strykstra *et al.* 1997; von der Lippe & Kowarik 2007; Auffret & Cousins 2013a; von der Lippe *et al.* 2013). Enfin, les êtres humains eux-mêmes sont susceptibles de transporter des propagules, en particulier par le biais de leurs vêtements ou de leurs chaussures (Wichmann *et al.* 2009; Auffret & Cousins 2013b).

II.2.3.3. Interactions entre vecteurs

Les graines ont toutefois rarement un seul et unique vecteur de dispersion, mais plutôt une combinaison de vecteurs de dispersion principaux et secondaires (Berg 1983; Ozinga *et al.* 2004). Les adaptations facilitant la dispersion par un certain vecteur peuvent également permettre à une espèce d'utiliser un autre vecteur : ainsi, les ailettes

et poils des graines anémochores, ou encore les crochets et pointes des épizoochores, peuvent améliorer leur flottabilité (Nilsson *et al.* 2010). D'une manière générale, le ou les type(s) de vecteur(s) de dispersion permettant de déplacer les graines d'une espèce est déterminé par une combinaison complexe de traits d'histoire de vie (Nathan & Muller-Landau 2000). Il est ainsi fréquent que le potentiel de dispersion d'une espèce par un vecteur donné soit très différent de ce qui avait été prédit sur la base de ses caractéristiques morphologiques, comme Tackenberg *et al.* (2003) l'ont démontré pour une large sélection d'espèces anémochores.

Enfin, une certaine plasticité est également possible, certaines espèces étant susceptibles de produire plusieurs types de graines adaptées à différents vecteurs de dispersion (hétéromorphisme, Imbert 2002). Les contraintes exercées sur la dispersion pouvant être fortes, les traits liés à la dispersion sont susceptibles d'évoluer rapidement, menant à la sélection d'une stratégie de dispersion adaptée à un environnement donné. Des populations de *Crepis sancta* localisées en ville ont ainsi rapidement évolué vers une forme de graine plus lourde, dépourvue de pappus. Ces graines dispersent par barochorie dans un environnement où une dispersion à plus longue distance par le vent aurait de forte chance d'aboutir dans un site défavorable à leur germination (Cheptou *et al.* 2008).

II.2.3.4. Spécificités de la dispersion hydrochore

L'hydrochorie est le phénomène de dispersion des graines ou propagules végétatives par l'eau. Trois formes différentes d'hydrochorie sont distinguées (Parolin 2006; Nilsson *et al.* 2010) : la nautohydrochorie ou nautochorie, qui correspond au déplacement de propagules à la surface de l'eau, la bythisotrie, qui se réfère au déplacement de propagules au fond d'un courant d'eau, et l'ombrohydrochorie ou ombrochorie, qui correspond à la projection des graines sous l'action des gouttes de pluie. Dans le cadre de ce manuscrit, nous nous intéresserons uniquement à la nautohydrochorie, et ce type de dispersion sera par la suite simplement caractérisé d'hydrochore.

L'eau est un vecteur de dispersion particulièrement important pour les plantes, contribuant pour une large partie à l'apport de propagules dans les communautés végétales ripariennes et de zones humides (Jansson *et al.* 2005; Merritt *et al.* 2010). Elle permet une dispersion à longue distance (Nilsson *et al.* 2010), dont on retrouve par

exemple les signatures génétiques jusqu'à 60 km chez *Sparganium emersum* (Pollux *et al.* 2009). La dispersion des propagules hydrochores étant souvent canalisée le long des cours d'eau, ce type de dispersion peut fortement contribuer à structurer les flux de gènes chez les espèces concernées (Kitamoto *et al.* 2005; Prentis & Mather 2007).

Les différentes phases impliquées dans la dispersion hydrochore sont présentées dans la **figure 4**. Ce type de dispersion présente plusieurs différences avec le cas général présenté dans la **figure 3**. En premier lieu, pour disperser par hydrochorie, les propagules produites doivent atteindre la surface de l'eau (phase 3a). Pour la végétation riparienne, les propagules peuvent directement tomber dans l'eau. La combinaison de plusieurs modes de dispersion est également possible, le vent ou des animaux pouvant déplacer les propagules jusqu'à l'eau (Nilsson *et al.* 2010; Soomers *et al.* 2013a).

La distance de dispersion parcourue dans l'eau (phase 3b) dépend à la fois des traits de la propagule et de facteurs environnementaux et paysagers. La flottabilité des graines apparaît notamment comme un facteur important : les graines flottant plus longtemps sont plus impliquées dans les flux de gènes *via* une dispersion hydrochore (Boedeltje *et al.* 2003) et les espèces concernées sont plus fréquentes dans les communautés végétales ripariennes (Johansson *et al.* 1996). Toutefois, des graines flottant pendant des durées plus courtes peuvent également être dispersées à longue distance lorsque la vitesse du courant est élevée (Nilsson *et al.* 2010).

La phase de rétention des propagules (4) apparaît déterminante dans le processus de dispersion hydrochore (Levine & Murrell 2003), contribuant notamment à déterminer la richesse des communautés ripariennes (Andersson *et al.* 2000). Le dépôt des propagules peut simplement suivre une baisse du niveau de l'eau (Nilsson & Svedmark 2002). Elle dépend du régime hydrologique (Nilsson & Svedmark 2002; Gurnell *et al.* 2008), de la vitesse du courant (Andersson *et al.* 2000), de la présence de végétation émergée (Chang *et al.* 2008; Chambert & James 2009; O'Hare *et al.* 2012) ou d'obstacles (Schneider & Sharitz 1988).

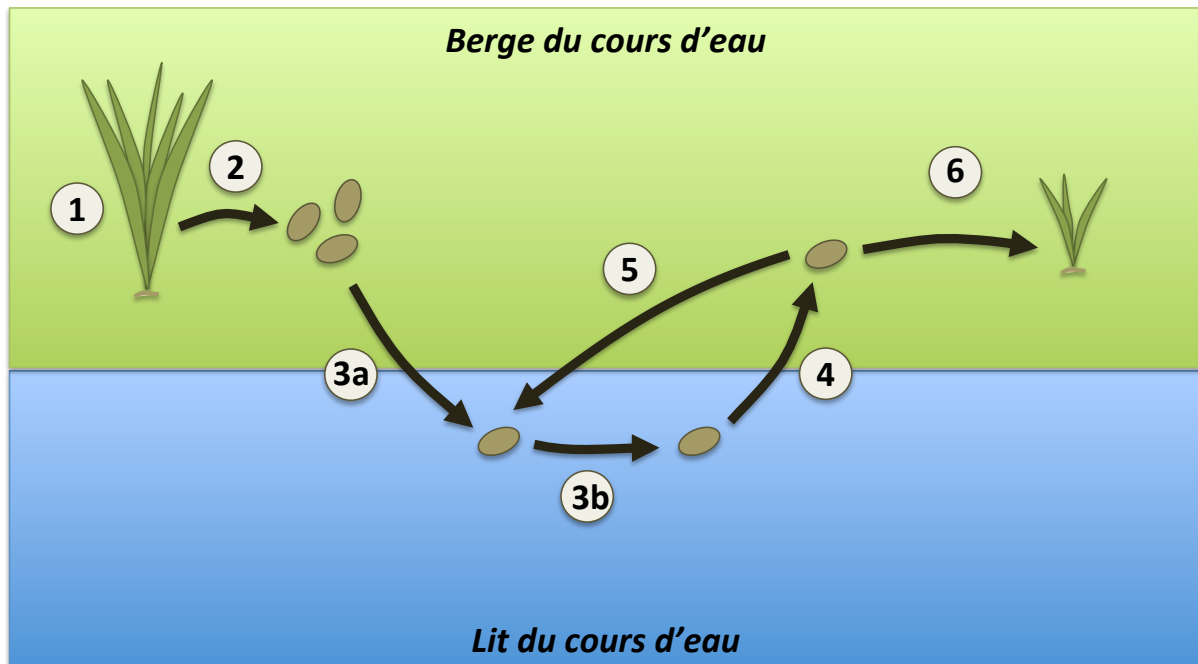


Figure 4 : Schéma des différentes étapes impliquées dans la dispersion hydrochore. (1) Allocation à la reproduction végétative/à la reproduction sexuée ; (2) Production de propagules (graines/fragments végétaux) ; (3a) Déplacement des propagules de la plante-mère jusqu'à l'eau ; (3b) Déplacement hydrochore à la surface de l'eau ; (4) Rétention des propagules par la berge ou par un obstacle ; (5) Remise en mouvement éventuelle des propagules dans l'eau ; (6) Germination et établissement de la plantule (adapté d'après Nilsson *et al.* 2010).

L'hydrochorie est également un moyen de transport efficace de propagules végétatives de différents types : plantules, plante entière, fragments de tige, rhizomes, stolons, turions... (Nilsson *et al.* 2010). Les fragments végétatifs peuvent être arrachés à la plante-mère et constituer ainsi des propagules dont la flottabilité peut dépasser 6 mois pour certaines espèces (Sarneel 2013). Des distances de dispersion relativement importantes ont été observées : plus de 800 mètres pour des fragments de *Vallisneria americana* en Amérique du Nord (Horvath & Lamberti 1997), 3 kilomètres pour des rhizomes de *Ranunculus lingua* dans une rivière suédoise. Globalement, la majorité des espèces aquatiques dispersent par le biais de fragments végétatifs (Boedeltje *et al.* 2003; Kappes *et al.* 2013).

La dispersion hydrochore a essentiellement été étudiée dans des systèmes lotiques (d'eaux courantes), dans lesquels une accumulation de propagules, et donc de diversité

génétique, est attendue à l'aval des cours d'eau sous l'effet du courant (Ritland 1989). Ce patron a été observé dans certains cas (Lundqvist & Andersson 2001; Pollux *et al.* 2009; Love *et al.* 2013), alors que d'autres auteurs ne l'ont pas retrouvé, mettant en évidence l'existence de mécanismes de dispersion de graines « compensatoires » de l'aval vers l'amont (Honney & Jacquemyn 2007). L'absence de courant unidirectionnel dans les systèmes lenticques (d'eaux stagnantes) modifie les patrons spatiaux de dispersion attendus: quelques études montrent qu'en l'absence de courant, les mécanismes impliqués peuvent être différents, tout en conservant à l'hydrochorie un caractère de vecteur de dispersion efficace (Soomers *et al.* 2010, 2013a). Dans ces systèmes, le vent, qui crée des courants ponctuels, détermine la direction et la distance de dispersion des propagules (Soomers *et al.* 2010; Sarneel *et al.* 2013).

II.3. La dispersion, une réponse à la fragmentation

II.3.1. Fonctions générales de la dispersion

Le processus de dispersion peut avoir plusieurs fonctions (Matthysen 2012) : la réduction des interactions avec les individus apparentés, qui peut limiter la compétition intraspécifique (Lambin *et al.* 2001) et la consanguinité (Frankham *et al.* 2010) ; permettre aux individus d'échapper à des conditions locales défavorables, comme des conditions environnementales néfastes (Imbert & Ronce 2001) ou de fortes densités de population (Lambin *et al.* 2001; Matthysen 2005). Ces avantages sont en balance avec un certain nombre de coûts, qui peuvent être liés au mouvement lui-même, par exemple des adaptations favorisant la dispersion mais réduisant la survie ou la fécondité (Roff & Fairbairn 2001) ; aux risques de mortalité, par exemple via une augmentation de la prédation (Ims & Andreassen 2000) ; à l'absence d'habitat favorable à portée (Cheptou *et al.* 2008) ; ou encore à la perte d'adaptations locales ou d'associations bénéfiques (Lambin *et al.* 2001).

II.3.2 Rôle de la dispersion dans la réponse à la fragmentation pour les espèces végétales

La dispersion joue un rôle fondamental pour la persistance des espèces dans les paysages fragmentés. L'immigration de nouveaux individus au sein d'une population de taille réduite située dans un fragment d'habitat peut limiter les effets délétères démographiques et génétiques de l'isolement géographique : ce phénomène a été nommé « rescue effect » (Brown & Kodric-Brown 1977). En augmentant la taille des populations, cette immigration peut limiter les risques d'extinction liés aux perturbations environnementales (Dornier & Cheptou 2012; Noël *et al.* 2013).

Le maintien de flux de gènes entre populations, par le biais des flux de pollen ou de l'établissement de nouveaux individus se reproduisant avec succès, peut également permettre de limiter les conséquences négatives de la dérive génétique et de la consanguinité sur les populations (« genetic rescue », Richards 2000; Newman & Tallmon 2001; Frankham *et al.* 2010). Les flux de pollen, notamment par le biais d'une dispersion efficace des pollinisateurs, peuvent compenser les conséquences néfastes de trop forts taux d'auto-fécondation chez les espèces auto-compatibles.

Enfin, la majorité des propagules sont dispersées à proximité de leurs plantes-mères, à de courtes distances (Willson 1993); seule une très petite proportion est effectivement transportée à longue distance (Nathan *et al.* 2008). Ce mécanisme joue toutefois un rôle particulièrement important pour la survie des espèces à l'échelle régionale, en permettant notamment la colonisation de nouveaux habitats et la persistance des métapopulations (Johst *et al.* 2002; Soons & Ozinga 2005; Trakhtenbrot *et al.* 2005).

II.3.3. Rôle du filtre de dispersion pour la sélection de traits de réponse à la fragmentation

La composition des communautés végétales dépend d'une succession de filtres, qui vont sélectionner, à partir du pool régional, les espèces susceptibles de s'installer et de se maintenir (Keddy 1992; Lortie *et al.* 2004). A l'échelle locale, la composition des communautés dépend notamment de filtres environnementaux abiotiques (van der Valk 1981; Weiher & Keddy 1995) ainsi que des filtres biotiques résultant de la compétition

ou de la facilitation entre individus (MacArthur & Levins 1967; Pacala & Tilman 1994), qui sont les plus étudiés dans la littérature. Un autre type de filtre entre également en jeu : le filtre de dispersion, qui détermine quelles espèces vont être capables d'atteindre une communauté donnée (Myers & Harms 2009).

Ces différents filtres contribuent à la sélection de stratégies fonctionnelles chez les espèces végétales, basées sur des traits de réponse spécifiques (Lavorel *et al.* 1997; Lavorel & Garnier 2002). En créant des pressions de sélection différentielles sur certains traits plutôt que d'autres, la fragmentation est donc susceptible de modifier la structure fonctionnelle des communautés (Mayfield *et al.* 2006; Jacquemyn *et al.* 2012; Purschke *et al.* 2014). Plusieurs auteurs ont ainsi montré que la fragmentation induisait la sélection de traits liés à l'adaptation aux changements de conditions abiotiques locales induites par la perte d'habitat (Marini *et al.* 2012 ; Saar *et al.* 2012).

Cependant, la restauration de la qualité de l'habitat ne suffit pas toujours à restaurer les communautés : la limitation des possibilités de dispersion apparaît de plus en plus comme une limitation majeure (Bakker & Berendse 1999). Ce filtre de dispersion serait ainsi un facteur structurant pour de très nombreuses communautés végétales, réparties dans des milieux variés à travers la planète (Myers & Harms 2009). Les traits liés à la dispersion des graines et du pollen contribuent donc également à déterminer la sensibilité des espèces à la fragmentation, particulièrement aux conséquences de l'isolement croissant des populations et des communautés. (Mayfield *et al.* 2006; Tremlová & Münzbergová 2007; Alados *et al.* 2010).

Les travaux existants mettent en évidence deux types de stratégies de dispersion opposées, potentiellement sélectionnées dans les paysages fragmentés. En premier lieu, la fragmentation peut favoriser les espèces caractérisées par des traits permettant une dispersion à plus longue distance (Kolb & Diekmann 2005; Kimberley *et al.* 2014). Ces espèces sont en effet plus susceptibles de coloniser des habitats relictuels isolés, et donc d'assurer leur pérennité à l'échelle régionale par le biais de flux d'individus et de gènes, et d'évènements de recolonisation (Eriksson & Jakobsson 1999; Ozinga *et al.* 2004). Certains vecteurs de dispersion peuvent réduire la sensibilité des espèces à la fragmentation : les espèces anémochores peuvent ainsi avoir une meilleure persistance dans les paysages fragmentés (Tremlová & Münzbergová 2007), de même que les

espèces zoochores, lorsque les animaux qui les dispersent sont capables de se déplacer au sein de la matrice entre les taches d'habitats (Montoya *et al.* 2008; Sutton & Morgan 2009). Un fort degré de fragmentation est également susceptible de favoriser les espèces produisant de nombreuses graines (Eriksson & Jakobsson 1998), des graines plus légères (Brederveld *et al.* 2011; Lindborg *et al.* 2012) ainsi que les grandes espèces (Thomson *et al.* 2011).

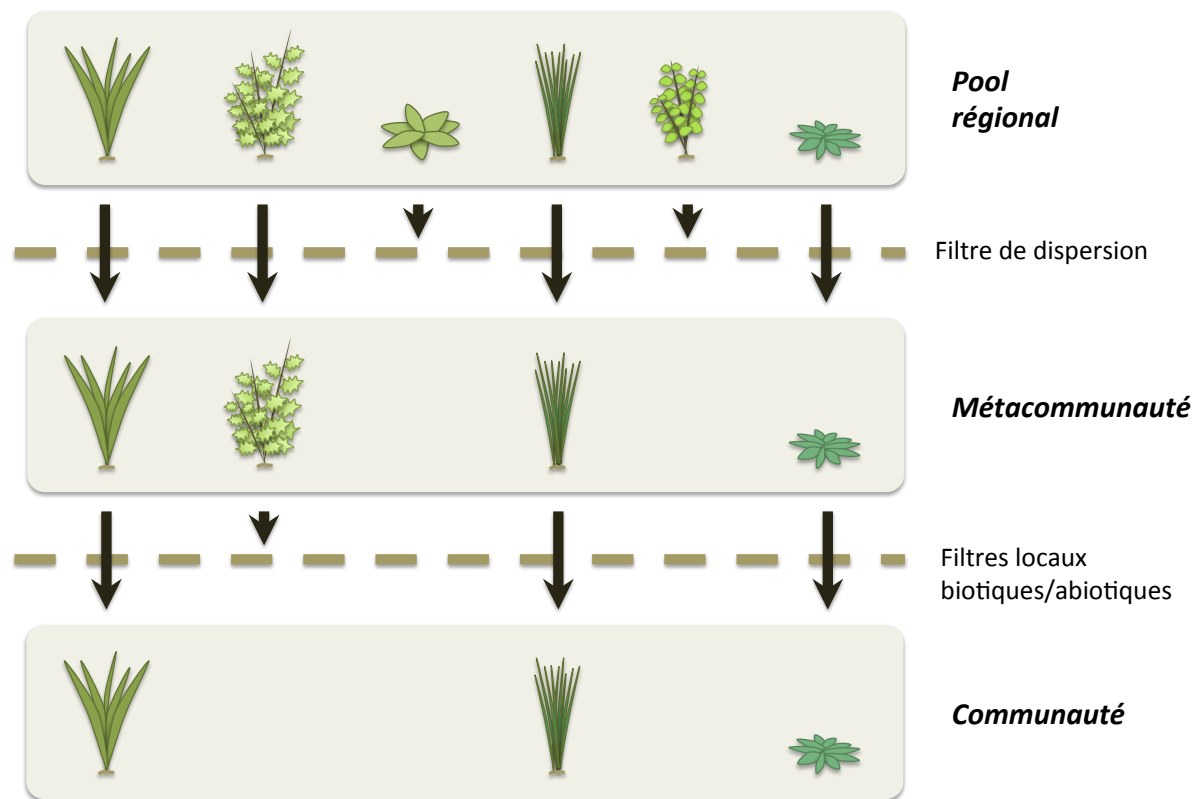


Figure 5 : Filtres et échelles spatiales (d'après Lortie *et al.* 2004)

Inversement, certains auteurs ont observé un déclin des espèces présentant des adaptations pour la dispersion à longue distance dans les paysages fragmentés. Cette sélection de stratégies favorisant une dispersion plus locale peut être due à un risque élevé de n'atteindre que des habitats défavorables (Murphy & Lovett-Doust 2004; Ouborg *et al.* 2006), ou à un faible nombre de propagules susceptibles de disperser lorsque les taux de croissance des populations sont faibles (Johst *et al.* 2002). Dans ce

cadre, les espèces anémochores peuvent montrer un déclin plus marqué que d'autres groupes dans les habitats isolés (Saar *et al.* 2012), de même que les espèces zoochores (Lindborg *et al.* 2014). Le filtre de dispersion peut également jouer sur les compromis entre colonisation et persistance, qui peuvent induire des taux d'extinction plus importants des bons colonisateurs dans les habitats de moins bonne qualité (Kneitel & Chase 2004). La pression de sélection liée à l'isolement peut ainsi favoriser les espèces clonales, susceptibles d'une meilleure survie à long terme (Marini *et al.* 2012; Lindborg *et al.* 2014).

III. Impact de la connectivité des paysages sur la dispersion des individus

III.1. La connectivité au sein des paysages

III.1.1. Définition

La connectivité du paysage est définie comme la manière dont le paysage facilite ou réduit les mouvements des individus (Taylor *et al.* 1993). Elle est l'un des facteurs clé déterminant le succès ou l'échec de la dispersion des individus, et donc du maintien ou de l'extinction des populations, en particulier dans les paysages fragmentés (Taylor *et al.* 1993; Fahrig & Merriam 1994).

III.1.2. L'évaluation de la connectivité

Les premiers travaux portant sur la fragmentation des paysages, dans la lignée directe de la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur & Wilson (MacArthur & Wilson 1967), considéraient les fragments d'habitat résiduels dans les paysages comme des « îles » au milieu d'une « mer » hostile, la matrice (Gilpin & Diamond 1980). Le paradigme « tache-matrice-corridor » a longtemps conservé cette vision binaire d'un paysage scindé entre des zones d'habitat favorable, dans lequel les mouvements étaient possibles, et une matrice défavorable. Cette vision a progressivement évolué avec la prise en compte de l'hétérogénéité de la matrice paysagère, et l'idée que les différents éléments présents au sein de la matrice pouvaient soit constituer de réelles barrières imperméables au mouvement des individus, soit représenter des filtres plus ou moins forts, constituant plutôt un gradient de perméabilité aux mouvements des individus (Puth & Wilson 2001; Ricketts 2001; Murphy & Lovett-Doust 2004; Berry *et al.* 2005).

On distingue, dans la littérature, les mesures de connectivité dites *structurale* des mesures *fonctionnelle*. La connectivité structurale correspond aux patrons spatiaux et à la configuration des habitats, et est souvent liée à une perception humaine du paysage plutôt qu'à celle du ou des organismes étudiés (Tischendorf & Fahrig 2000b). Or,

l'expérience montre que, dans de nombreux cas, les estimations de la connectivité obtenues par ce moyen n'ont pas d'incidence sur les processus tels que l'immigration et la colonisation (Beier & Noss 1998; Murphy & Lovett-Doust 2004). La connectivité fonctionnelle intègre les mécanismes de déplacement des individus. Elle est donc spécifique aux espèces ou groupes d'espèces, puisque des organismes différents n'auront pas la même perception des différents éléments composant un paysage, et leurs mouvements ne seront donc pas les mêmes (Baudry & Merriam 1988; Tischendorf & Fahrig 2000b; Kindlmann & Burel 2008).

III.1.2. Les continuités écologiques

Les continuités, ou corridors, écologiques permettent de faciliter la dispersion des individus au sein d'un paysage, et ainsi de maintenir ou restaurer la connectivité dans les paysages fragmentés (Puth & Wilson 2001). A l'origine, un corridor était défini comme une bande d'habitat continue, relativement étroite, connectant deux tâches d'habitats au sein de la matrice (**Figure 6A**). Cette définition repose sur une conception structurale de la connectivité, et suppose que les espèces ne se déplacent pas ailleurs que dans l'habitat (Kindlmann & Burel 2008).

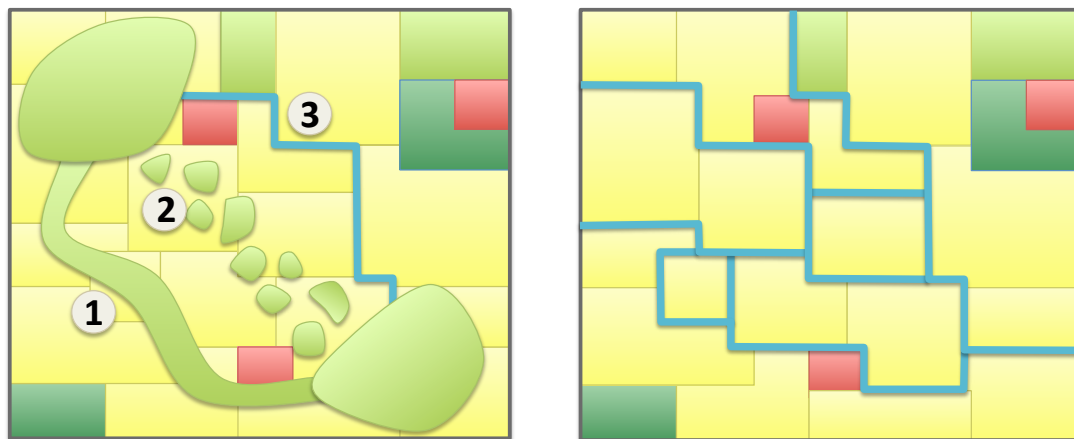


Figure 6 : Différents types de continuité écologique. A. Présentation des différents types de continuités écologiques susceptibles de relier entre eux deux habitats semi-naturels au sein d'un paysage agricole : (1) Corridor écologique « classique » continu (2) corridor en « pas japonais », (3) corridor constitué d'éléments linéaires du paysage. **B.** Réseau d'éléments linéaires, jouant à la fois un rôle d'habitat et de corridor au sein d'un paysage agricole fragmenté (adapté depuis Burel *et al.* 2014).

Le concept de corridor a par la suite évolué, prenant en compte des aspects plus fonctionnels de la connectivité, en incluant plus largement des éléments non-linéaires ou discontinus (**Figure 6B**, Beier & Noss 1998; Chetkiewicz *et al.* 2006). Il a également été démontré que la qualité de la matrice environnante impacte l'efficacité des corridors (Baum *et al.* 2004).

III.1.3. Le cas particulier des éléments linéaires du paysage

Les éléments linéaires du paysage (ELPs) sont des structures d'habitats semi-naturels linéaires non cultivées au sein des paysages agricoles : haies, bords de route, petits cours d'eau, fossés... Dans les zones d'agriculture intensive, ils peuvent constituer l'essentiel des habitats semi-naturels relictuels au sein de la matrice agricole, et héberger une portion substantielle de la flore (Boatman 1994; Smart *et al.* 2002b, 2006). Ils contribuent également à maintenir une mosaïque d'habitats favorisant la richesse des communautés végétales (Freemark *et al.* 2002). De plus, de par leur structure linéaire, ils peuvent potentiellement constituer des réseaux denses et bien connectés, susceptibles de jouer un rôle de corridor pour les espèces incapables de se déplacer au sein de la matrice cultivée. Ils peuvent également contribuer à canaliser les flux de propagules, que ce soit en influençant les déplacements des animaux vecteurs de dispersion (Cranmer *et al.* 2012; Van Rossum & Triest 2012), ou le long des cours d'eau (Brederveld *et al.* 2011; Calçada *et al.* 2013), ce qui est susceptible d'améliorer l'efficacité de colonisation des propagules ainsi dispersées. Ce double rôle d'habitat-corridor leur confère un statut particulier dans les paysages agricoles intensifs : s'ils peuvent contribuer à connecter plusieurs tâches d'habitat semi-naturels (**Figure 5A**), ils peuvent aussi constituer des réseaux autonomes au sein de la matrice agricole (**Figure 5b**)

Les différents types d'ELPs possèdent des caractéristiques propres, notamment en terme de luminosité ou d'humidité, qui, combinées au contexte paysager dans lequel ils se trouvent, leur confèrent à chacun un rôle d'habitat-corridor particulier : les haies sont des habitat potentiels pour certaines espèces de plantes forestières (Baudry *et al.* 2000; Wehling & Diekmann 2009; Liira & Paal 2013), les bords de route constituent des habitats herbacés (Forman & Alexander 1998; Cousins 2006; Auestad *et al.* 2010), et les

berges des cours d'eau ou les fossés peuvent héberger une flore caractéristique des milieux humides (Aavik *et al.* 2008).

III.2. Impact de la connectivité sur la dispersion des individus

III.2.1. Les continuités écologiques contribuent au maintien de la dispersion dans les paysages fragmentés

Si la perte d'habitat est souvent présentée comme le principal responsable des conséquences négatives de la fragmentation pour la biodiversité (Fahrig 2003), la perte de connectivité apparaît de plus en plus comme un facteur à prendre en compte. Ses effets apparaissent notamment plus importants lorsque la perte d'habitat est très importante, au-delà d'un seuil évalué autour de 10 à 30 % d'habitats relictuels (Villard & Metzger 2014).

Les continuités écologiques favorisent les flux de graines et de pollen dans de nombreux paysages fragmentés. Elles permettent également d'augmenter la richesse des habitats adjacents par le biais de phénomènes de dissémination (*spillover effect*) (Brudvig *et al.* 2009). La dispersion de propagules depuis des sources riches en espèces peut assurer le maintien d'autres populations dans des habitats moins favorables, et ainsi d'assurer une meilleure persistance de l'espèce à l'échelle du paysage. La richesse des communautés de fragments d'habitats relictuels augmente avec la connectivité aux sources (Wehling & Diekmann 2009; Lindborg *et al.* 2014).

Une meilleure connectivité impacte également la structuration des assemblages d'espèces. La mise en place de corridors expérimentaux a ainsi montré une richesse en espèces natives 20% plus importante dans des habitats connectés par des corridors au bout de cinq ans (Damschen *et al.* 2006).

III.2.2. Vers une approche fonctionnelle

Les traits liés à la persistance et à la dispersion modulent l'influence de la connectivité sur la dispersion des espèces. L'étude de la sélection exercée par la connectivité sur les traits de dispersion a principalement porté sur les vecteurs de dispersion des graines et/ou du pollen. Plusieurs études ont notamment suggéré que la

dispersion orientée des propagules végétales, essentiellement par le biais des animaux, pouvait améliorer l'efficacité de colonisation et ainsi améliorer la persistance des espèces zoochores dans les paysages fragmentés. La connectivité peut ainsi favoriser les mouvements d'espèces animales capables de contribuer à la dispersion de graines ou de pollen, induisant ainsi une augmentation de la dispersion des espèces végétales zoochores (Tewksbury *et al.* 2002; Damschen *et al.* 2008; Alados *et al.* 2010). Les corridors ouverts peuvent également favoriser la dispersion des espèces anémochores (Damschen *et al.* 2008, 2014), tandis que les éléments boisés peuvent leur opposer un rôle de barrière.

Dans les paysages agricoles fragmentés, la dispersion des pollinisateurs apparaît favorisée par la présence d'éléments linéaires ou de tâches intermédiaires jouant un rôle de corridor en pas japonais, et permet une augmentation significative des flux de pollens entre populations connectées par ces éléments (Van Geert *et al.* 2010; Van Rossum & Triest 2012).

Nous avons cependant vu que les vecteurs de dispersion, qui sont des traits intégratifs, peuvent masquer des disparités importantes entre espèces. L'étude de traits de dispersion individuels permet d'affiner la compréhension des réponses des espèces aux modifications de connectivité. Les espèces favorisées par la connectivité peuvent ainsi être caractérisées par une production de graines plus faible et une vitesse terminale importante (Schleicher *et al.* 2011). De plus, chaque composante de la connectivité peut agir sur des phases différentes de la dispersion (Rico *et al.* 2012). Afin de mieux comprendre les conséquences de la fragmentation sur la structuration fonctionnelle des assemblages d'espèces, il apparaît donc important d'étudier les réponses individuelles de plusieurs traits à différentes composantes de la connectivité.

IV. Réseaux écologiques et trames vertes et bleues

IV.1. Des réserves naturelles aux réseaux écologiques

Les premières mesures destinées à protéger la nature des effets néfastes de l'industrialisation ont conduit à la mise en place de réserves. Le Yellowstone, aux Etats-Unis, a été le premier parc national créé au monde en 1875. En France, c'est en 1960 qu'est instaurée la loi établissant la création de parcs nationaux, et le premier parc à voir le jour est celui de la Vanoise, en 1963 (MEDDE 2014a). En 1976, l'UNESCO crée les « Réserves de Biosphères », avec l'ambition de mettre en place un ensemble de territoires protégés à l'échelle mondiale (UNESCO 2014). Au niveau européen, la directive Oiseaux (1979) et la directive Habitats (1992) ont lancé la désignation de nouvelles aires protégées. Dans les années 1980, les travaux d'écologie du paysage ont commencé à mettre en évidence l'importance de la notion de connectivité entre les zones protégées pour la protection à long terme de la biodiversité. L'idée de la création de réseaux écologiques, définis comme des réseaux d'aires protégées destinées à favoriser la conservation de la biodiversité, s'est développée en Europe à partir de cette période (Boitani *et al.* 2007). La mise en place politique de ces réseaux a débuté en 1993, avec le lancement par le Conseil de l'Europe d'un projet de réseau écologique à l'échelle du continent. En 1995, les ministres européens de l'environnement ont lancé la « Stratégie paneuropéenne de la diversité biologique et paysagère ». L'année suivante, la création du Réseau écologique pan-Européen était ratifiée par l'ensemble des pays membres du Conseil de l'Europe, avec l'objectif de créer, sous 20 ans, un « réseau physique composé de réserves proprement dites, reliées entre elles par des corridors et entourées de zones tampons, et de faciliter ainsi la dispersion et la migration des espèces » (Conseil de l'Europe 2014). Diverses initiatives de création de réseaux écologiques à l'échelle nationale ont également vu le jour.

IV.2. Trames vertes et bleues et aménagement du territoire

En France, le Grenelle de l'environnement a posé les bases de la mise en place de la Trame Verte et Bleue (TVB). La loi dite Grenelle 1 de 2009 a d'abord fixé l'objectif de la création de la TVB en 2012. En 2010, la loi Grenelle 2 a défini plus précisément ce concept comme étant un « réseau formé de continuités écologiques terrestres et aquatiques », et précisé les modalités et le calendrier de cette mise en place. Un décret du 27 septembre 2012 a précisé les définitions des éléments constitutifs de la TVB : réservoirs de biodiversité, corridors écologiques, préservation, restauration et fonctionnalité des corridors... Les TVB sont organisées à trois niveaux différents : national, régional et local. Au niveau national, l'Etat élabore les orientations et les guides méthodologiques, et veille à la cohérence de l'ensemble des actions mises en place.

Au niveau régional, l'Etat et les régions élaborent des « Schémas Régionaux de Cohérence Ecologique » (SRCE), avec l'appui d'un comité régional Trame Verte et Bleue regroupant divers acteurs locaux, dont des scientifiques, et soumis à enquête publique. Le SRCE inclut une présentation des enjeux régionaux relatifs aux continuités écologiques, une cartographie de la TVB régionale, et propose des mesures visant à maintenir ou restaurer les continuités régionales. Les SRCE doivent respecter cinq critères pour assurer une cohérence nationale : la prise en compte des « zonages existants » (l'ensemble des aires déjà protégées sous différents statuts), celle des « zones aquatiques et humides » qui ont déjà été identifiées dans le cadre d'autres outils dépendant de la politique de l'eau, celle des espèces et des habitats, et enfin la cohérence interrégionale et transfrontalière. La cartographie est effectuée pour différentes « sous-trames », représentant les différents milieux présents sur le territoire (sous-trames forestière, milieux humides, milieux ouverts...), dont le nombre varie selon les régions.

Le premier SRCE a été adopté en 2013 par la région Île-de-France ; depuis, 4 autres régions ont à leur tour adopté les leurs (Rhône-Alpes, Nord-Pas de Calais, Basse-Normandie et Haute-Normandie). Ce travail de diagnostic et de planification devrait être terminé pour l'ensemble des régions métropolitaines en 2015. Des dispositifs spécifiques sont en cours de mise en place en Corse et à l'Outre-Mer.

A l'échelle locale, la loi Grenelle 2 établit notamment la prise en compte du SRCE dans les documents de planification (Schémas de Cohérence Territoriale (SCOT), Plans Locaux d'Urbanisme (PLU)...) et intègre l'objectif de « préservation et de remise en bon état des continuités écologiques » dans les documents d'urbanisme. Aujourd'hui, des acteurs très divers (communes, communautés de communes, parcs naturels régionaux, associations ou encore entreprises...) ont entrepris des démarches de prise en compte et/ou de restauration des continuités écologiques sur leur territoire (MEDDE 2014).

IV.3. Questions liées à la mise en place des réseaux écologiques

Le diagnostic et la mise en place des TVB, comme des autres réseaux écologiques, se sont heurtés à un certain nombre de limitations, mettant en évidence de nombreuses questions sans réponses. Le passage à l'opérationnel à l'échelle des réseaux écologiques a nécessité un certain nombre d'approximations, avec des conséquences plus ou moins importantes sur l'efficacité des réseaux proposés.

Le problème du choix des espèces-cibles se pose de la même manière que pour les corridors. L'impossibilité de mettre en place des corridors favorisant l'ensemble de la biodiversité a orienté les réflexions vers le choix d'espèces modèles ou indicatrices, approche largement débattue dans la littérature (Landres *et al.* 1988; Niemi *et al.* 1997; Lindenmayer *et al.* 2000; Rolstad *et al.* 2002). Les études disponibles peuvent aussi bien montrer une spécificité forte de certains corridors (Bunn *et al.* 2000), ou l'utilisation plus large de corridors créés pour une espèce en particulier par d'autres espèces, sans pour autant avoir un effet significatif sur l'ensemble des communautés d'espèces étudiées (Haddad *et al.* 2003).

En France, la question des espèces à prendre en compte pour la planification des TVB a mené à l'élaboration de rapports précisant les critères à prendre en compte pour le choix de ces espèces, pour les vertébrés (Sordello *et al.* 2011), les insectes (Houard *et al.* 2012) ou encore les plantes (Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux 2011). Des listes d'espèces-cibles ont été établies pour chaque région sur la base de leur état de conservation national et international (d'après les listes rouges de l'IUCN) et de

la responsabilité de la région vis-à-vis de ces espèces par rapport au niveau national (qui correspond à la proportion des effectifs de l'espèce au niveau national présente dans une région en fonction de sa surface). La sensibilité des espèces aux continuités écologiques et leur détectabilité ont également été prises en compte. Au final, le nombre d'espèces présentes dans les listes varie selon les régions, mais reste globalement important, ce qui risque de poser des problèmes d'opérationnalité. Certaines régions ont donc abandonné l'idée de centrer les trames sur des espèces, et se sont donc arrêtées aux différentes sous-trames, correspondant à différents milieux. Or, l'évaluation de l'efficacité réelle des continuités écologiques cartographiées sur la base d'une telle approche structurelle est également un problème récurrent des études portant sur les corridors et la connectivité.

La cartographie des trames à de larges échelles pose également un certain nombre de problèmes méthodologiques, que ce soit au niveau des données disponibles ou à celui des techniques utilisées. Le travail sur une échelle large impose une certaine approximation au niveau des données, qu'il est nécessaire de prendre en compte afin d'en estimer l'impact (Burgman *et al.* 2005). De manière plus globale, la multiplicité des échelles (allant de la commune jusqu'aux réseaux transfrontaliers) complique également la mise en place de projets concrets, et pose des problèmes de cohérence. Enfin, les études scientifiques sont de plus souvent incapables de répondre aux demandes précises des gestionnaires, pourtant nécessaires pour la mise en place des corridors sur le terrain : quelle forme, quelle taille, quels matériaux... (Boitani *et al.* 2007).

La mise en évidence de ces questions a abouti à de nombreux projets de recherche, ciblant des groupes taxonomiques et des milieux très divers (MEDDE 2014b). Le présent travail de thèse s'inscrit dans ce cadre.

V. Les fossés, des réseaux écologiques dans les paysages agricoles

V.1. Les fossés, des habitats-refuges pour les espèces végétales

Les milieux humides sont particulièrement menacés. On considère qu'à l'heure actuelle, environ la moitié des zones humides ont disparu dans le monde (Zedler & Kercher 2005). Dans les milieux tempérés d'Europe et d'Amérique du Nord, les activités humaines ont largement contribué à leur disparition et à la dégradation de celles qui persistent. Ces milieux ont été largement asséchés ou comblés au profit de l'agriculture : en 1985, on estimait que 26% des zones humides dans le monde avaient été drainées pour laisser place à des terres agricoles, ce chiffre atteignant 56 à 65% en Europe du Nord (Zedler & Kercher 2005). L'eutrophisation massive des zones humides résiduelles modifie la structure de la végétation et la composition en espèces des communautés (Verhoeven *et al.* 1996; Cornwell & Grubb 2003). Le potentiel de restauration et de maintien à long terme des populations est souvent réduit dans les zones humides relictuelles, qui sont souvent isolées (O'Connell *et al.* 2013).

V.2.1. Définition, typologie des fossés

Les fossés sont des structures créées par l'homme afin d'assécher un territoire. Ce drainage peut être motivé par plusieurs raisons, mais la principale reste la mise en place de terres agricoles fertiles et moins soumises aux aléas climatiques (Blann *et al.* 2009). En France, on estime que 2.500.000 ha sont drainés, soit 10 % des terres agricoles. Parmi ceux-ci, le drainage de surface représente 8% des terres drainées, soit environ 200.000 hectares (Herzon & Helenius 2008).

Un réseau de drainage typique associe des drains souterrains, des fossés ouverts, des fossés plus grands ayant un rôle de collecteur, et un exutoire au niveau duquel l'eau collectée est déversée dans un cours d'eau (Herzon & Helenius 2008). Les grands fossés collecteurs sont souvent d'anciens cours d'eau naturels (ruisseaux ou petites rivières)

canalisés afin d'optimiser l'écoulement des eaux drainées. On rassemble donc sous la dénomination de « fossés » des systèmes très divers en terme de taille, de présence d'eau (pérenne ou temporaire), de substrat, de présence de courant et d'artificialisation (Herzon & Helenius 2008; Chester & Robson 2013). Dans les anciennes plaines inondables drainées, la quasi-absence de dénivelé induit un courant de surface très faible, voire nul, et souvent très dépendant de la force et de l'orientation du vent (Soomers *et al.* 2010).

Les fossés sont des habitats particulièrement hétérogènes. La présence d'un substrat composé de sédiments est assez logiquement plus favorable à l'installation d'une biodiversité plus diverse qu'un substrat plus artificiel (plaques de béton...). Les fossés présentent également un gradient important d'humidité du bas vers le haut de la berge (Milsom *et al.* 2004). De plus, les niveaux d'eau ou la pente des berges peuvent varier de manière importante sur de courtes distances au sein d'un même fossé, ce qui crée des conditions variables et des niches diversifiées (Herzon & Helenius 2008).

En Europe, la tendance générale est au remplacement du drainage de surface par un drainage souterrain, ce qui conduit dans certaines régions à une diminution forte de l'étendue et de la densité des réseaux de fossés (Herzon & Helenius 2008). Le remembrement des parcelles cultivées a également conduit au rebouchage de nombreux fossés. Ces habitats sont également soumis à une gestion souvent intensive, et donc à des perturbations fréquentes (fauches, curages), susceptibles de provoquer des extinctions locales au sein des populations végétales (Barrett & Husband 1997; Husband & Barrett 1998). Enfin, les engrais, pesticides et herbicides appliqués dans les champs peuvent impacter à la fois la qualité des sols et celle de l'eau (Smart *et al.* 2005).

V.2.2. Rôle de refuge des fossés pour la biodiversité au sein des paysages agricoles

Le drainage des plaines inondables a eu des conséquences majeures sur le fonctionnement des écosystèmes initialement présents, modifiant notamment les flux hydrologiques, la géomorphologie et les cycles des nutriments. La biodiversité, notamment aquatique, a fortement souffert de ces bouleversements (Blann *et al.* 2009). Si les fossés linéaires qui ont remplacé ces anciennes zones humides ne peuvent

prétendre à héberger l'ensemble de cette biodiversité perdue (Chester & Robson 2013), ils représentent toutefois un refuge potentiel pour une partie de cette faune et de cette flore en déclin.

Les fossés constituent spécifiquement des habitats refuges pour de nombreuses espèces végétales, pouvant contribuer de manière significative à la richesse floristique régionale (Armitage *et al.* 2003). Dans les territoires riches en zones semi-naturelles, on observe souvent des communautés végétales diversifiées, incluant des espèces en déclin ou protégées à diverses échelles. Dans les zones agricoles intensives, ils hébergent des communautés d'espèces évidemment plus riches que les champs cultivés adjacents, et une proportion importante de la biodiversité végétale globale de ces paysages agricoles (Herzon & Helenius 2008). Beaucoup d'espèces retrouvées dans ces fossés sont toutefois caractéristiques des milieux riches en nutriments et tolérantes aux perturbations (fauche, herbicides...), et également communes ailleurs dans le paysage (Herzon & Helenius 2008). Des études comparatives montrent que ces milieux, s'ils sont moins riches en espèces que d'autres, comme par exemple des mares ou des rivières, hébergent néanmoins quelques espèces rares, ainsi que certaines espèces spécifiques absentes ailleurs (Davies *et al.* 2008; Zalewska-Gałosz *et al.* 2012). C'est probablement dans les zones de cultures agricoles intensives, où ils sont pratiquement les seuls habitats humides persistant, que les fossés ont le plus grand potentiel d'habitat refuge (Chester & Robson 2013). La richesse des communautés végétales de fossés apparaît comme un déterminant important de la qualité d'habitat des fossés pour de nombreuses espèces animales, notamment les invertébrés (Armitage *et al.* 2003; Cooper *et al.* 2005).

V.2.3. Facteurs structurant l'habitat

V. 2.3.1. Facteurs abiotiques locaux

De nombreuses espèces apparaissent actuellement en régression dans les communautés végétales de fossés, notamment aux Pays-Bas (Blomqvist *et al.* 2003b). Ce déclin a d'abord été attribué à la dégradation de la qualité d'habitat offerte par les fossés. Dans les territoires agricoles, le premier facteur incriminé a été l'enrichissement des sols en nutriments et la productivité accrue qui en découle, associés à la fois à des communautés moins riches en espèces et à l'augmentation du taux d'extinction des

espèces en déclin (Van Strien *et al.* 1989; Blomqvist *et al.* 2003a; b; Leng *et al.* 2010a). La gestion de l'habitat est susceptible de moduler ces conséquences : la présence de trouées au sein des communautés et d'une gestion appropriée au sein des fossés présentant la productivité la plus importante permet l'établissement de la plupart des espèces (Blomqvist *et al.* 2006). Une gestion relativement intensive, incluant deux fauches annuelles, permet d'améliorer la richesse en espèces des communautés (Milsom *et al.* 2004). La combinaison d'une fauche précoce au printemps et d'une fauche tardive en automne semble donner les meilleurs résultats dans les milieux très productifs (Blomqvist *et al.* 2006). L'ajout d'une bande non fertilisée en bord de champ permet également de diminuer les taux de nutriments et d'améliorer la richesse des communautés des fossés adjacents, mais uniquement lorsque leur gestion inclue une fauche avec exportation (Musters *et al.* 2009; Noordijk *et al.* 2010). Un niveau d'eau plus élevé, nécessaire pour assurer des taux d'humidité suffisants, contribue également à améliorer la richesse des communautés végétales de fossés (Van Strien *et al.* 1989; Twisk *et al.* 2003; Cooper *et al.* 2005). Les effets des variables locales peuvent cependant varier de manière importante d'une espèce à une autre (Geertsema & Sprangers 2002).

A la suite de ces travaux, des mesures agri-environnementales, subventionnées par l'Union Européenne et destinées à maintenir et restaurer la qualité de l'habitat, ont été mises en place avec le double objectif de réduire les apports en nutriments et les perturbations (Leng *et al.* 2011). Ces mesures n'ont cependant eu que peu d'effets sur les communautés végétales de fossés (Blomqvist *et al.* 2009; van Dijk *et al.* 2013).

V.2.3.2. Facteurs liés à la limitation de la dispersion

L'hypothèse de la limitation d'habitat ne suffit donc pas pour expliquer cette absence de récupération des écosystèmes. Les métapopulations de fossés sont des systèmes particulièrement dynamiques, avec des taux d'extinctions locales importants (Geertsema 2005). En outre, une étude comparative a montré que l'importance relative des phénomènes d'extinction et de recolonisation n'était pas égale, et que la colonisation jouait un rôle plus important pour la maintien des espèces que l'extinction elle-même (Blomqvist *et al.* 2003b). L'addition extérieure de graines a également mené à la germination d'un grand nombre de plantules (Blomqvist *et al.* 2006). Cela suggère que,

comme pour de nombreuses autres communautés végétales, la limitation de la dispersion est un facteur important, voire prédominant, dans la détermination de la richesse et de la composition des communautés de fossés.

L'apport de propagules dans les communautés d'espèces peut se faire de deux manières : par le biais de la banque de graines du sol ou de la pluie de graines et fragments végétatifs provenant d'autres sources (Bakker *et al.* 1996). Deux études réalisées aux Pays-Bas ont montré que la banque de graines des fossés était globalement plutôt pauvre, caractérisées par un fort taux d'espèces annuelles et à persistance courte, avec peu d'espèces capables de s'y maintenir à long terme (Blomqvist *et al.* 2003a; van Zuidam *et al.* 2012). Bien que ces deux études concernent un nombre relativement réduit de fossés, elles suggèrent que la banque de graines présente, dans ces milieux, un faible potentiel de réserve pour la restauration de la végétation de fossés. La dispersion des propagules apparaît donc comme le levier principal susceptible de pallier au manque de colonisation observé dans les communautés végétales de fossés.

V.3. Les fossés, des corridors potentiels pour les espèces végétales

Les fossés sont des éléments linéaires par nature très connectés, qui peuvent former des réseaux denses. Malgré leur faible largeur, ils ont un fort potentiel de corridor écologique pour les espèces végétales, car ils sont susceptibles de favoriser plusieurs vecteurs de dispersion différents, que ce soit par le biais de l'eau ou le long des berges herbacées. Les résultats retrouvés dans la littérature restent cependant contrastés. En raison de la présence d'eau, l'hydrochorie apparaît comme le vecteur de dispersion privilégié pour les espèces végétales de fossés. Van Dijk et ses collaborateurs (2014) ont observé une augmentation de la richesse en espèces hydrochores sur les berges de fossés gérées par des Mesures Agri-Environnementales, contrairement à celle des espèces dépourvues de mécanismes de dispersion à longue distance. Au contraire, d'autres études n'ont pas trouvé de différences entre les différents modes de dispersion (Geertsema & Sprangers 2002), ou ont mis en évidence de faibles capacités de colonisations pour les espèces dispersées par l'eau (Blomqvist *et al.* 2003b). La quasi-absence de courant dans la majorité des fossés rend la dispersion hydrochore très

dépendante du vent dans ces milieux (Soomers *et al.* 2010). Indépendamment de la présence d'eau, les berges herbacées peuvent également constituer des corridors de dispersion au sein des paysages agricoles, en particulier pour les espèces zoochores. Plusieurs espèces d'oiseaux aquatiques sont susceptibles de contribuer à la dispersion des propagules végétales (Charalambidou & Santamaría 2002; Brochet *et al.* 2010), mais ce mode de dispersion n'a pas encore été étudié dans le cas des fossés.

Si les fossés possèdent un potentiel de corridor de dispersion, cette dispersion nécessite également la présence de sources de propagules dans les paysages agricoles. Ces sources peuvent être des taches d'habitats semi-naturelles riches en espèces. La richesse en espèces des communautés végétales de fossés diminue avec la distance à ces sources. Selon les auteurs, cette diminution peut concerner principalement les espèces zoochores (Kohler *et al.* 2008), hydrochores (van Dijk *et al.* 2014) ou l'ensemble des espèces (Leng *et al.* 2009). L'impact de la distance apparaît plus faible pour les plantes les plus grandes et pour des dates de floraison localisées en mai-juin (Leng *et al.* 2009). Cette diminution est plus prononcée à des distances relativement faibles, 200 à 300 mètres selon les auteurs (Kohler *et al.* 2008; Leng *et al.* 2009).

En l'absence d'habitats semi-naturels, d'autres populations ou communautés végétales situées dans des fossés adjacents peuvent également constituer des sources d'espèces (cf. **Figure 6b**). Là aussi, la recolonisation des berges dépend de la distance aux populations-sources, avec des distances relativement faibles d'après la littérature : 25 à 55 mètres en moyenne. Si cela suggère des capacités de dispersion limitées le long des fossés, les résultats diffèrent largement selon les espèces observées, avec des distances de recolonisation pouvant dépasser 200 mètres, et atteindre jusqu'à 1000 mètres dans certains cas (Geertsema & Sprangers 2002; Geertsema 2005). Ces études mettent ainsi en évidence l'existence de plusieurs groupes d'espèces, dont certaines apparaissent capables de germer, s'établir, se reproduire et disperser au sein des réseaux de fossés, là où d'autres en sont incapables. Les critères définissant ces capacités restent cependant encore à établir.

La connectivité du réseau de fossés, et donc la dispersion des espèces, apparaît également dépendante des caractéristiques intrinsèques du réseau. L'orientation du fossé par rapport à la source considérée, par exemple, joue un rôle, puisque les fossés

parallèles à la source présentent une richesse en espèces plus importante. Les fossés situés dans le sens des vents dominants par rapport aux sources ont également une richesse spécifique plus importante (Leng *et al.* 2010a). La présence d'obstacles tels que des busages, tubes en béton destinés à maintenir la connectivité hydraulique le long d'une section de fossé rebouchée, semble limiter fortement la dispersion des propagules (Soomers *et al.* 2010, 2013a). En raison de la forte dépendance des espèces, notamment hydrochores, au réseau de fossés, on peut supposer que la configuration de ce réseau a un impact fort sur leur dispersion. Cette question n'a pour l'instant été que peu étudiée à l'échelle des paysages.

Les réseaux de fossés, à l'interface entre les écosystèmes aquatiques et terrestres, présentent donc un fort potentiel pour la conservation de la biodiversité végétale dans les paysages agricoles. Ils constituent également de bons modèles pour l'étude de la fonctionnalité des réseaux écologiques et de l'intérêt des éléments linéaires du paysage dans le cadre de la mise en place des Trames Vertes et Bleues.

VI. Problématique et organisation de la thèse

Dans les paysages agricoles intensifs, les éléments linéaires du paysage (ELPs) peuvent permettre à la fois de maintenir un habitat non-cultivé favorable à de nombreuses espèces végétales, et de conserver une certaine perméabilité du paysage agricole aux déplacements des espèces. A plusieurs échelles, locales à régionales, ces ELPs peuvent faire partie intégrante des Trames vertes et bleues. L'objectif de cette thèse est de comprendre quel rôle un réseau dense d'éléments linéaires du paysage, en l'occurrence des fossés de drainage, peut jouer pour la conservation de la biodiversité végétale dans les paysages agricoles intensifs. Nous nous sommes en particulier intéressés à étudier le rôle de corridor écologique de ces éléments, à l'interface entre trame verte et trame bleue, dans une plaine agricole drainée. Nous avons également cherché à comprendre dans quelle mesure les caractéristiques du paysage, la connectivité du réseau et les traits de dispersion des espèces végétales impactent les flux de propagules au sein du réseau de fossés.

Le présent manuscrit est organisé en quatre chapitres. Le premier est une présentation du contexte régional et du site d'étude. Le second vise à caractériser le rôle de la structure du paysage et du réseau de fossés sur la structure des métacommunautés végétales de fossés. Les chapitres 3 et 4 s'intéressent plus particulièrement au rôle de la connectivité du réseau de fossés pour la dispersion des espèces végétales: le troisième chapitre vise à caractériser la structuration des flux de gènes de deux espèces hydrochores le long du réseau, tandis le chapitre 4 porte sur les traits de dispersion des espèces hydrochores sélectionnés en réponse au degré de connectivité du réseau.

Chapitre 2 : Impact de la structure du paysage sur les métacommunautés végétales de fossés

A l'échelle du paysage, la structuration des métacommunautés végétales peut s'avérer largement dépendante de la limitation des possibilités de dispersion des espèces. Nous avons donc cherché à savoir quels éléments jouaient un rôle de sources de propagules pour les communautés végétales de fossés, et comment la connectivité du paysage impactait leur composition. Ce travail s'articule autour de deux questions principales :

(1) La structure des métacommunautés végétales de fossés dépend-elle de la présence de sources de propagules et/ou de la connectivité de ces sources avec les fossés ?

(2) Les espèces hydrochores sont-elles plus sensibles aux éléments directement adjacents au réseau de fossés, tandis que les espèces non-hydrochores répondraient plutôt à la mosaïque paysagère ?

Nous avons tenté de répondre à ces questions en nous fondant sur l'inventaire de 27 métacommunautés végétales de fossés.

Chapitre 3 : Processus de dispersion au sein du réseau de fossés

Le chapitre 3 vise à caractériser de manière indirecte, à l'aide d'outils de génétique des populations, les patrons de flux géniques entre populations chez deux espèces hydrochores de berges de fossés, *Oenanthe aquatica* et *Lycopus europaeus*.

Nous avons dans un premier temps caractérisé 16 marqueurs microsatellites pour chacune de ces deux espèces. Nous nous sommes ensuite intéressés à l'impact de la connectivité du réseau de fossés sur la structuration des flux de gènes chez ces deux espèces présentant des abondances locales et des traits de reproduction différents. Nous avons également cherché si la qualité du réseau aux alentours des populations échantillonnées avait une influence sur leurs caractéristiques génétiques. Ce travail avait pour objectif de répondre aux questions suivantes :

(1) Les deux espèces présentent-elles des niveaux de diversité génétique et des patrons de structuration spatiaux différents ?

(2) Le réseau de fossés facilite-t-il les flux de gènes entre populations ?

(3) La diversité génétique des populations dépend-elle de la composition en habitats adjacents et de la connectivité du réseau alentours ?

Chapitre 4 : Influence de la connectivité sur les stratégies de dispersion à l'échelle des métacommunautés

Le chapitre 4 s'intéresse à l'impact des traits de dispersion des espèces végétales hydrochores sur leur réponse aux gradients de connectivité le long du réseau de fossés. Nous avons en particulier cherché à savoir si la connectivité jouait un rôle de filtre susceptible de sélectionner certaines valeurs de traits, et si des combinaisons de traits d'histoire de vie permettaient de caractériser les « bons » et les « mauvais » disperseurs au sein des métacommunautés d'espèces hydrochores de berges de fossés, et si ces syndromes de dispersion étaient associés à la connectivité du réseau.

Nous avons en premier lieu étudié la réponse de la structure fonctionnelle des traits de dispersion au sein des métacommunautés de berges de fossés au degré de connectivité du réseau de fossés. Nous avons notamment cherché l'existence d'une convergence ou d'une divergence fonctionnelle de ces traits. Ce travail avait pour objectif de répondre aux deux questions suivantes :

(1) Les traits de dispersion des métacommunautés d'espèces hydrochores de berges de fossés présentent-ils une structure fonctionnelle spécifique ? Si oui, cette structure dépend-elle de la sélection d'espèces à l'échelle de la métacommunauté, ou de la variation de leur occurrence entre les différentes communautés locales ?

(2) La structure fonctionnelle des traits de dispersion des métacommunautés végétales de fossés dépend-elle de la connectivité du réseau ?

Enfin, la littérature et nos résultats suggèrent la coexistence de plusieurs stratégies de dispersion différentes pour les espèces hydrochores, qui pourraient être adaptées à des conditions de connectivité variable du réseau de fossés. Nous avons donc cherché à

identifier les traits de dispersion susceptibles de répondre à la diminution de la connectivité. Ce travail est fondé sur une approche expérimentale menée sur un échantillon d'espèces hydrochores de berges de fossés, sur lesquelles ont été mesurés plusieurs traits liés à la dispersion hydrochore. Nous avons cherché à répondre à la question suivante : peut-on identifier des traits de réponse à la diminution de plusieurs composantes de la connectivité du réseau de fossés ?



Chapitre 1

Présentation du territoire d'étude

I. Contexte régional : Le Nord – Pas de Calais

Le Nord – Pas de Calais est une région aux paysages très diversifiés. Sa situation littorale, sa géologie et son histoire ont contribué à la création d'une mosaïque riche. La flore régionale indigène comporte 1156 espèces, soit environ 23% de la flore recensée de France métropolitaine.

4^{ème} région la plus peuplée de France, le Nord – Pas de Calais présente une densité de population trois fois supérieure à la moyenne nationale. Son taux d'urbanisation est également important, et la proportion de surfaces artificialisées (non agricoles) représentait 15,9% du territoire en 2010, là où elle est en moyenne de 5% dans les autres régions. En plus de cette urbanisation, la région est largement dominée par les surfaces agricoles : les terres cultivées représentaient 56,7% de l'occupation des sols régionale en 2009. Cette agriculture intensive a induit une simplification des paysages au sein de différents secteurs formant une large bande orientée selon un axe nord/sud, qui créent une barrière entre les territoires plus riches en milieux semi-naturels de l'est et de l'ouest.

La région possède la proportion de milieux naturels la plus faible de France, avec 9,9% de surfaces boisées et autres habitats semi-naturels et 15,9% de prairies permanentes (Région Nord - Pas de Calais 2014). La proportion du territoire placée sous protection environnementale forte (0,4%) reste faible en comparaison avec la moyenne nationale (1,3%) ou l'objectif de 2% du territoire protégé en 2020 (Observatoire régional de la biodiversité 2010a). A l'exception de quelques secteurs dominés par les milieux semi-naturels (Avesnois, Boulonnais ou encore une partie de la bande littorale, présentant des espaces naturels protégés relativement continus en dehors des villes), les espaces semi-naturels régionaux sont fortement fragmentés et isolés.

Si la topographie relativement plate et la nature géologique des sols régionaux sont particulièrement favorables à la présence de zones humides (on estime que sans intervention humaine, elles couvriraient environ 30 % du territoire régional), ces dernières ne couvrent aujourd'hui qu'une très petite portion du territoire : 1,6% (hors plans et cours d'eau) dont seulement 3,4% sont protégés. Trois types d'écosystèmes sont principalement présents : les

pannes dunaires et marais arrière-littoraux, les étangs et zones humides issus d'affaissements miniers et les zones humides de fond de vallée (Région Nord - Pas de Calais 2014).

Ces pressions anthropiques ont des conséquences fortes pour la biodiversité, notamment végétale. Ainsi, près d'un quart de la flore indigène du Nord – Pas de Calais est considérée comme menacée (vulnérable, en danger ou en danger critique d'extinction à l'échelle régionale), et ce chiffre atteint 39% des espèces en incluant les taxons quasi-menacés. On estime que depuis le début du XX^{ème} siècle, 88 espèces végétales ont disparu de la région et 38 autres sont présumées disparues (CBNB 2005) ; ce taux tend aujourd'hui à augmenter, et atteint une estimation de 1,3 espèces disparues par an (Observatoire régional de la biodiversité 2010b). Le taux de rareté de la flore régionale atteint 54 % et montre notamment, outre la présence de nombreuses espèces restreintes à quelques territoires isolés, la raréfaction d'un certain nombre d'espèces autrefois communes comme la grande Marguerite (*Leucanthemum vulgare*) ou le Bleuet des champs (*Centaurea cyanus*) (Observatoire régional de la biodiversité 2010a).

Conscientes de ces enjeux, les instances du Nord – Pas de Calais ont été pionnières en matière de prise en compte de la biodiversité et des TVB. Dès 2006, la région a adopté un schéma régional d'aménagement et de développement du territoire en intégrant la TVB comme un processus à part entière. Elle a été la 3^{ème} région française à adopter son SRCE, le 16 juillet 2014 (Région Nord - Pas de Calais 2014). Depuis 2009, les observatoires régionaux de la biodiversité ont pour mission de dresser un état des lieux annuel (Observatoire régional de la biodiversité 2010b). La région est également engagée, en partenariat avec la FRB, dans le financement de projets de recherche visant à mieux connaître la biodiversité du territoire et ses dynamiques.

II. Contexte local : Le Bas-Pays de Béthune

II.1. Géographie et caractéristiques du territoire

Le Bas-pays de Béthune se situe au nord de la ville de Béthune, dans la partie sud de la plaine de la Lys, à une quarantaine de kilomètres à l'ouest de Lille (**Figure 1**). Ce territoire est caractérisé par une topographie extrêmement plate (altitude comprise entre 15 et 20 mètres). Le territoire d'étude considéré dans le cadre de ces travaux de thèse couvre 83 km² et s'étend sur 11 communes : 9 situées dans le département du Pas-de-Calais (Calonne-sur-la-Lys, Hinges, La Couture, Laventie, Lestrem, Locon, Mont-Bernanchon, Richebourg et Vieille-Chapelle) et 2 dans le département du Nord (La Gorgue et Merville).

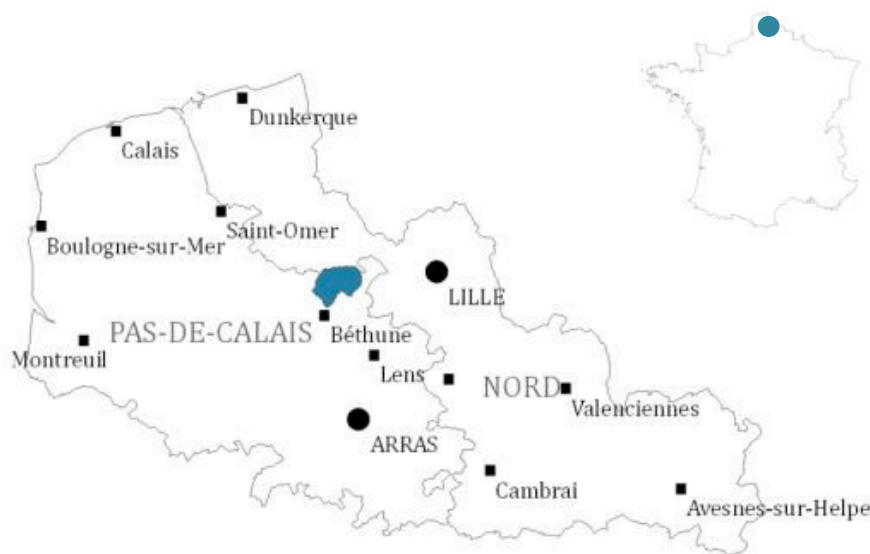


Figure 1 : Localisation du territoire d'étude (en bleu) en région Nord – Pas de Calais, dans le Nord de la France.

Le Bas-Pays de Béthune est bordé au nord par la rivière Lys, et au sud par le canal d'Aires à la Bassée. Il est traversé du sud vers le nord par la rivière Lawe, fortement polluée dans cette portion située en aval de la ville de Béthune, qui se jette dans la Lys. Un réseau dense de fossés de drainage complète le réseau hydrographique du territoire (**Figure 2**).

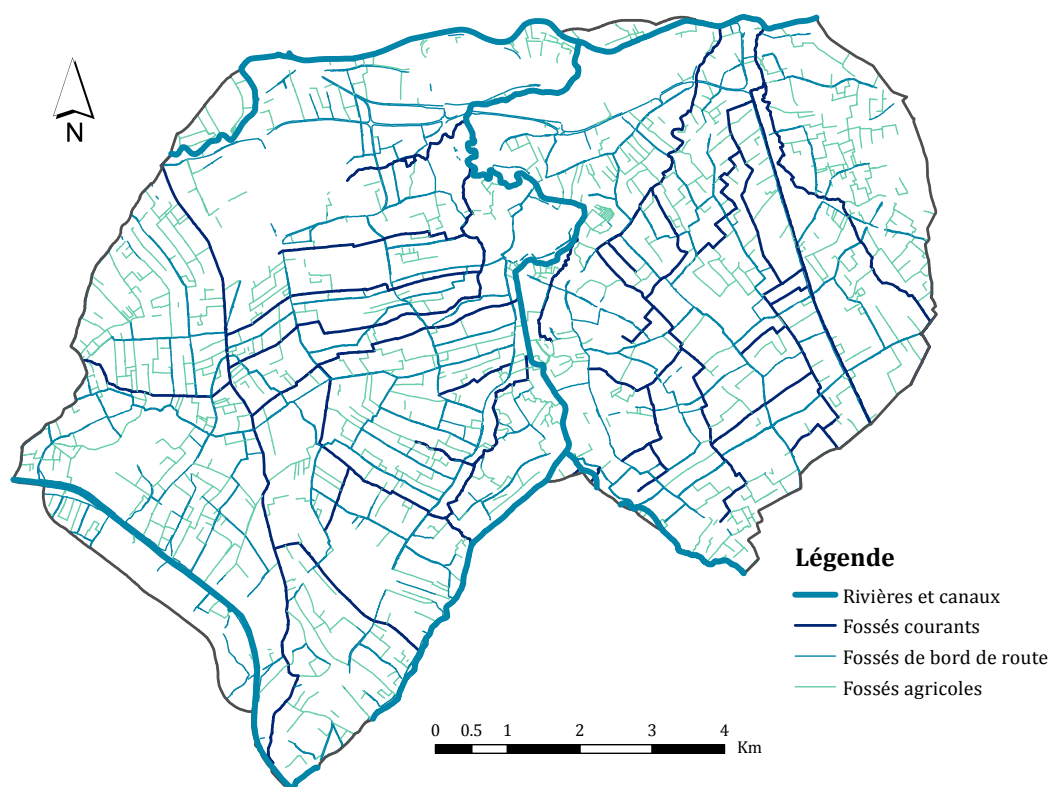


Figure 2 : Carte du réseau hydrographique du territoire d'étude.

Le bas-pays de Béthune est dominé par les terres cultivées, qui représentent 62,4% de l'occupation des sols (**Figure 3**). L'agriculture y est intensive et les cultures principales sont les céréales, les pommes de terre, les oignons ainsi que les betteraves. Le sud-ouest du territoire d'étude présente des zones de cultures maraîchères plus diversifiées. Les zones semi-naturelles relictuelles sont peu nombreuses (15,3%) et très dispersées. Elles sont constituées essentiellement de prairies, qui persistent dans des zones inondables situées dans les méandres de la Lawe, et au sud de la Lys. Les zones boisées sont rares ; outre quelques

peupleraies, elles consistent essentiellement en un boisement alluvial situé sur les berges de la Lawe et deux bois issus de la réhabilitation d'anciens bassins des voies navigables de France proches du canal d'Aires à la Bassée, au sud-ouest. Ces milieux hébergent une biodiversité végétale remarquable mais les populations en question apparaissent complètement isolées au sein de la matrice agricole. L'une de ces trois zones boisées, classée ZNIEFF de type 1 (310030041, bois de la fosse à Lestrem, en rive gauche de la Lawe) constitue l'unique espace intégré dans la cartographie nationale des habitats naturels sur le territoire d'étude. Les haies sont éparées et souvent monospécifiques, utilisées pour clôturer des jardins et quelques prairies (saules têtard ou peupliers).

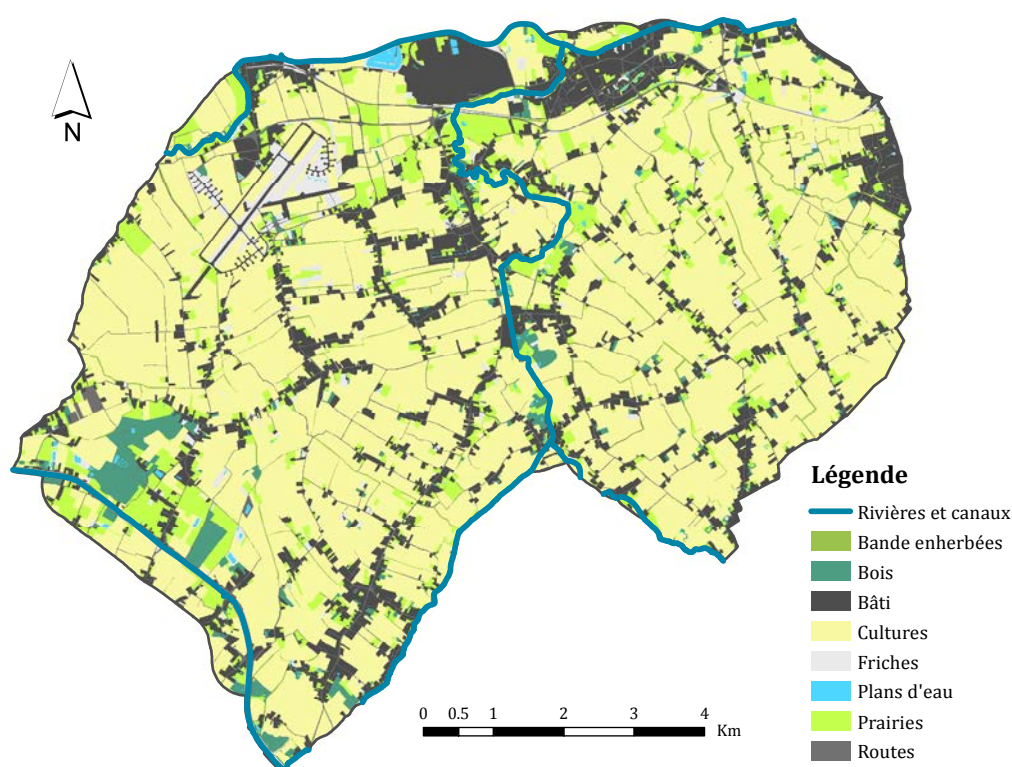


Figure 3 : Carte de l'occupation du sol dans le territoire d'étude.

Le Bas-Pays de Béthune est également caractérisé par une urbanisation rapide. La relative proximité avec la métropole lilloise a entraîné la construction de nombreuses maisons individuelles. L'habitat est fortement dispersé : les constructions sont disséminées le long des routes, et non pas regroupées autour du centre-village. A l'origine une conséquence historique

de l'implantation des fermes le long des canaux, eux-mêmes longés par les routes, cette organisation spatiale est aujourd'hui remise en question, et les nouveaux plans d'urbanisme tendent à induire un rassemblement des constructions autour des centre-villages.

II.2. Les fossés de drainage dans le Bas-Pays de Béthune

De par sa géomorphologie, la plaine de la Lys constitue une dépression où la stagnation de l'eau a autrefois créé une large zone humide. Le drainage à large échelle de ce territoire autrefois recouvert de marécages aurait commencé au cours du XIII^{ème} siècle, notamment sous l'impulsion des moines d'abbayes cisterciennes qui possédaient plusieurs fermes dans le bas-pays de Béthune. Des premiers travaux plus anciens avaient cependant déjà eu lieu : des fouilles récentes menées à Lestrem ont en effet révélé des traces d'installations de drainage datant de l'époque romaine.

Un réseau dense de fossés est bien visible sur les cartes d'état-major de 1850-1870. Plus récemment, des travaux ont contribué à l'artificialisation du réseau dans un objectif de lutte contre les inondations. Aujourd'hui, le réseau de fossés, qui représente 94,5% du réseau hydrographique du territoire d'étude, atteint 642 km de linéaire. Plusieurs catégories de fossés peuvent être distinguées : les fossés courants et les fossés stagnants, qui incluent les fossés de bord de route et agricoles.

II.2.1. Les courants

Les fossés dits « courants » sont les plus larges et les plus profonds (**Table 1**). Il s'agit souvent d'anciens cours d'eau naturels fortement artificialisés (**Figure 4A**). Vingt-cinq de ces courants peuvent être dénombrés sur le territoire, de longueur très variable. Dans la majorité des cas, leur tracé a été modifié, avec une suppression des méandres aboutissant à des fossés rectilignes virant à angle droit. La majorité de ces fossés est recouverte de plaques de béton dans le fond et le bas des berges, destinées à limiter le développement de végétation et faciliter l'écoulement de l'eau. Comme leur nom l'indique, les courants présentent dans leur majorité un écoulement orienté ; le réseau de fossés courants, conçu dans une perspective de lutte contre les inondations, draine l'eau issue des fossés plus petits et se jette soit dans d'autres courants plus grands, soit dans les rivières (Lawe ou Lys). Un syndicat mixte, le

SI AAAH, a été spécifiquement créé dans les années 1950 pour entretenir ce réseau. Il détermine les interventions (fauche, curage...) à effectuer chaque année, et se substituent aux propriétaires pour assurer ces travaux d'entretien (DIG). Les courants représentent 14,3% du réseau de fossés. Certains de ces courants sont considérés comme des cours d'eau d'un point de vue réglementaire, ce qui implique qu'ils sont les seuls fossés du territoire à être bordés de bandes enherbées.



Figure 4 : Les trois catégories de fossés. A. Courants ; B. Bords de route ; C. Agricoles.

II.2.2. Les fossés stagnants (bords de route et agricoles)

Les fossés des deux autres catégories sont stagnants, même si le vent peut y créer un courant de surface.

La seconde catégorie est constituée des fossés bordant les routes (**Figure 4B**). L'entretien de la berge située côté route dépend du type de voirie concernée : les fossés bordant les routes communales (qui constituent la très grande majorité des routes du territoire d'étude) sont entretenus par les communes, ceux bordant les départementales dépendent des services départementaux. Chaque gestionnaire applique son propre régime de fauche, mais ces fossés sont globalement fauchés de manière plus fréquente que les autres, suite aux fauches « de sécurité » des accotements routiers. Ces fossés sont les plus nombreux (48,6% du réseau).

Enfin, les fossés dits agricoles (**Figure 4C**) sont souvent localisés entre deux parcelles agricoles, parfois bordés par des habitations. Premiers maillons du drainage des parcelles, leur taille est beaucoup plus variable (**Table 1**), et leur gestion dépend des propriétaires. Ils sont souvent moins entretenus, et une partie d'entre eux tend à se colmater. Ils représentent 37,1% du réseau dans le territoire d'étude.

Type de fossé	Largeur moyenne (m)	Profondeur moyenne (m)	Hauteur d'eau moyenne (m)	% Moyen du fossé en eau
Courant	5.76 +/- 1.19	1.60 +/- 1.03	0.32 +/- 0.30	20.1
Bord de route	3.09 +/- 0.98	1.00 +/- 0.30	0.07 +/- 0.21	7.2
Agricole	3.26 +/- 1.56	0.86 +/- 0.35	0.08 +/- 0.20	9.7

Table 1: Caractéristiques moyennes des trois catégories de fossés.

La présence d'eau dans les fossés varie en fonction de la saison. Si la majorité des courants restent en eau toute l'année, les autres fossés présentent leur niveau le plus haut au cours de l'automne et de l'hiver, et ce niveau baisse au cours de l'été, allant jusqu'à s'assécher pour une partie du réseau.

III. Les acteurs locaux et le projet CorEcol

Le réseau de fossés occupe une place particulière dans le Bas-Pays de Béthune. Très présent dans le paysage, il a un rôle reconnu par les acteurs du territoire dans la lutte contre les inondations. Cet objectif a longtemps été le principal déterminant des mesures d'entretien des fossés. L'idée de leur rôle écologique a été progressivement amenée par l'association Lestrem Nature, qui milite depuis vingt ans en faveur de la prise en compte de l'importance du réseau de fossés pour la biodiversité (www.lestrem-nature.org). En 1995, Lestrem Nature a été la première association à signer une convention de corridor biologique avec la région Nord – Pas de Calais. Elle a également contribué à améliorer les connaissances concernant la faune et la flore spécifique du réseau de fossés, et à sensibiliser le grand public. La prise en compte progressive des rôles multiples du réseau a incité l'ensemble des acteurs, communes, intercommunalités, SIAAAH et Lestrem Nature, à développer des mesures de gestion adaptées et à prendre en compte la problématique environnementale dans le cadre des interventions réalisées sur le réseau.

Le projet de recherche CorEcol associe l'équipe PaysaClim de l'UMR 6553 ECOBIO (Université de Rennes 1), l'UMR 8198 GEPU (Université de Lille 1), l'association Lestrem Nature et deux des trois intercommunalités de la zone d'étude, Artois Comm et Flandre Lys. Financé par la Région Nord-Pas de Calais et la Fédération pour la Recherche sur la Biodiversité, le projet CorEcol est né de la volonté de mieux comprendre le fonctionnement des fossés comme corridors pour les espèces végétales. Le présent travail de thèse a été réalisé dans le cadre de ce projet de recherche.

Chapitre 2

Rôles de la connectivité et de la composition des sources de propagules pour la structuration des métacommunautés de berges de fossés

Résumé du chapitre

La fragmentation des paysages agricoles est un facteur majeur de déclin de la biodiversité. Si la perte d'habitat a de fortes conséquences négatives pour de nombreuses espèces, la limitation de leurs possibilités de dispersion apparaît de plus en plus comme une cause significative du déclin de la biodiversité de ces territoires, ainsi que de l'échec d'opérations de restauration. Les éléments linéaires du paysage tels que les fossés sont susceptibles de réduire les impacts négatifs de la fragmentation en favorisant la dispersion de nombreux organismes, en plus de représenter des habitats-refuges. Afin de caractériser ces effets, nous avons cherché dans ce chapitre à identifier les rôles respectifs de la composition, en termes de sources de propagules, et de la connectivité du paysage et du réseau de fossés sur la structuration des métacommunautés végétales. Nous avons analysé séparément les espèces hydrochores et non-hydrochores et testé plus particulièrement les hypothèses suivantes :

- (1) La structure des métacommunautés végétales de fossés dépend-elle de la présence de sources de propagules et/ou de la connectivité de ces sources avec les fossés ?
- (2) Les espèces hydrochores sont-elles plus sensibles aux éléments directement adjacents au réseau de fossés, tandis que les espèces non-hydrochores répondraient plutôt à la mosaïque paysagère ?

Pour ce faire, vingt-sept sites carrés de 0.5 km² ont été sélectionnés dans le territoire d'étude. Au sein de chaque site, les communautés végétales de neuf fossés ont été inventoriées afin d'en caractériser la métacommunauté. Nous avons également caractérisé la composition, en termes de sources de propagules, et la connectivité de la mosaïque paysagère et du réseau de fossés pour chaque site. Nous avons ainsi analysé l'effet des variables de sources et de connectivité sur la richesse et la composition de la métacommunauté et la similarité entre populations locales la constituant.

Nos résultats montrent que :

- (1) Les variables paysagères de la mosaïque paysagère influencent uniquement les métacommunautés de plantes non-hydrochores, tandis que celles du réseau impactent l'ensemble des espèces, quel que soit leur vecteur de dispersion.
- (2) La structuration des métacommunautés dépend de la composition des éléments du paysage pour les deux groupes d'espèces. Plusieurs éléments paysagers (bois et friches, prairies, routes, surfaces bâties) adjacents aux fossés ou localisés au sein de la mosaïque paysagère, impactent les espèces non-hydrochores, tandis que les métacommunautés d'espèces hydrochores sont influencées par la proportion de fossés adjacents à des cultures ou des routes.
- (3) La connectivité du réseau de fossés impacte également les deux types de métacommunautés : le nombre d'intersections réduit la similarité entre communautés locales, le linéaire connecté et le nombre de sous-unités du réseau influencent la composition des métacommunautés. Ceci suggère qu'en plus de favoriser la dispersion hydrochore par le biais de l'eau, les fossés facilitent également la dispersion des plantes en agissant sur d'autres vecteurs de dispersion.
- (4) L'augmentation de l'hétérogénéité des sources de propagules adjacentes au réseau, ainsi que sa connectivité, diminuent la similarité entre les communautés locales constituant la métacommunauté.

Nos résultats suggèrent ainsi que la composition et la configuration du réseau sont des facteurs structurants pour les métacommunautés végétales de fossés, qui semblent effectivement jouer un rôle de corridor de dispersion dans les paysages agricoles. La réponse des assemblages d'espèces aux facteurs paysagers apparaît cependant dépendante de leurs vecteurs de dispersion. **(Favre-Bac *et al.*, 2014, *Acta Oecologica*)**

Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure

Acta Oecologica (2014) **61**:57-64

**Lisa FAVRE-BAC¹, Aude ERNOULT¹, Cendrine MONY¹, Yann RANTIER¹, Jean NABUCET²
& Françoise BUREL¹**

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université Rennes 1, Rennes, France.

² CNRS, UMR 6554 LETG, Université Rennes 2, Rennes, France.



Abstract

The fragmentation of agricultural landscapes has a major impact on biodiversity. In addition to habitat loss, dispersal limitation increasingly appears as a significant driver of biodiversity decline. Landscape linear elements, like ditches, may reduce the negative impacts of fragmentation by enhancing connectivity for many organisms, in addition to providing refuge habitats. To characterize these effects, we investigated the respective roles of propagule source composition and connectivity at the landscape scale on hydrochorous and non-hydrochorous ditch bank plant metacommunities. Twenty-seven square sites (0.5 km² each) were selected in an agricultural lowland of northern France. At each site, plant communities were sampled on nine ditch banks (totaling 243 ditches). Variables characterizing propagule sources composition and connectivity were calculated for landscape mosaic and ditch network models. The landscape mosaic influenced only non-hydrochorous species, while the ditch network impacted both hydrochorous and non-hydrochorous species. Non-hydrochorous metacommunities were dependent on a large set of land-use elements, either within the landscape mosaic or adjacent to the ditch network, whereas hydrochorous plant metacommunities were only impacted by the presence of ditches adjacent to crops and roads. Ditch network connectivity also influenced both hydrochorous and non-hydrochorous ditch bank plant metacommunity structure, suggesting that beyond favoring hydrochory, ditches may also enhance plant dispersal by acting on other dispersal vectors. Increasing propagule sources heterogeneity and connectivity appeared to decrease within-metacommunity similarity within landscapes. Altogether, our results suggest that the ditch network's composition and configuration impacts plant metacommunity structure by affecting propagule dispersal possibilities, with contrasted consequences depending on species' dispersal vectors.

Keywords: Agricultural landscapes, ditch network, dispersal, hydrochory, seed limitation, propagule sources.

I. Introduction

The intensification of farming practices over the second half of the 20th century has caused a major fragmentation of agricultural habitats (Stoate *et al.*, 2001). Fragmentation impacts plant populations through two distinct effects: habitat loss and the increased isolation of remnant habitats (Fahrig, 2003; Fischer & Lindenmayer, 2007). This fragmentation process has caused a major decline in farmland plant species diversity (Andreasen *et al.*, 1996; Luoto *et al.*, 2003; Baessler & Klotz, 2006; Kleijn *et al.*, 2009). In intensive agricultural landscapes, linear landscape elements, such as hedgerows, road verges, grassy strips, and ditches, may represent refuge habitats for various plant communities (Le Coeur *et al.*, 2002; Marshall & Moonen, 2002; Smart *et al.*, 2002, 2006). Ditches, in particular, tend to be the last remaining wet habitats, and may host a variety of plant species, including declining or protected species typical of former wetlands and moist grasslands (Twisk *et al.*, 2003; Biggs *et al.*, 2007; Liira *et al.*, 2008; Herzon & Helenius, 2008).

The availability of good-quality habitats has long been viewed as the limiting factor for the conservation of plant populations in fragmented agricultural landscapes. Habitat degradation, resulting from agricultural and management practices, impedes the settlement, germination, and development of plant species by changing biotic and abiotic micro-site conditions (Bakker & Berendse, 1999; Henry *et al.*, 2004; Suding *et al.*, 2005). Consequently, scientific studies have mostly focused on the ecological processes determining plant community structure at the alpha scale in order to offer appropriate local management directives. But such directives sometimes proved to be ineffective: agri-environmental measures designed to restore the habitat quality of ditch banks, for example, failed to improve plant species richness in the Netherlands (Kleijn *et al.*, 2001; Blomqvist *et al.*, 2009). These observations suggest that other processes, operating at the landscape scale, could conceal factors acting at the local community scale. Some studies pointed at the need for a higher sampling scale, the metacommunity, in order to study these processes (Leibold *et al.*, 2004; Bennett *et al.*, 2006). Work carried out in various habitat types have highlighted the relevance of this gamma scale (Dauber *et al.* 2003; Ernoult & Alard 2011; Concepción *et al.* 2012).

Metacommunity diversity and structure are shaped by the interaction of habitat heterogeneity and species dispersal (Mouquet *et al.* 2006). Landscape heterogeneity has

especially been shown to enhance biodiversity in agricultural landscapes (Benton *et al.* 2003). Additionally, in fragmented areas, remnant habitat patches may be highly heterogeneous, causing a strong divergence in the composition of local communities, and thus inducing increased landscape-moderated within-metacommunity dissimilarity (Tscharntke *et al.* 2012). In addition, the amount of dispersal between remnant patches may strongly impact these dynamics (Mouquet & Loreau 2003; Mouquet 2006). Seed-limitation, in particular, is a well-known process that occurs when populations have fewer individuals than they could potentially host because propagules do not reach saturation densities (Tilman, 1997; Zobel *et al.*, 2000; Clark *et al.*, 2007). At the metacommunity scale, dispersal limitation is especially expected to enhance divergence between local communities, further reducing their similarity and resulting in a more heterogeneous metacommunity (Mouquet & Loreau 2003, Tscharntke *et al.* 2012).

The distance to nature reserves as species-rich propagule sources has been shown to have a negative influence on the plant species richness of both restored and non-restored ditch banks plant communities at relatively short distances, supporting this dispersal limitation hypothesis (Kohler *et al.*, 2008; Leng *et al.*, 2009; Leng *et al.*, 2010). However, these studies were restricted at the local community scale, and did not deal with landscape composition and connectivity impact on metacommunity structure. Moreover, the vast majority of ditches found in agricultural areas of Western Europe are located within “ordinary” intensive agricultural landscapes, which are distant from nature reserves. Within these landscapes, propagule sources for ditch plant communities are diverse. Surrounding land-cover elements host specific communities that represent propagule reservoirs for nearby ditches (grassland plants, weeds originating from crop fields...). But they may also impact ditch bank plant communities themselves by influencing ditches’ management intensity and regime, and consequently these communities’ propagule source potential for nearby ditches (Le Coeur *et al.* 1997; Kleijn & Verbeek, 2000). Presence of propagule sources is necessary for enabling colonization, but not sufficient in itself; connectivity of these sources with target habitats is also required. Landscape connectivity, defined as the way landscape elements facilitate or impede the dispersal of individuals (Taylor *et al.* 1993), may determine movement possibilities between sources and target ditches. Disentangling the respective roles of

connectivity and propagule sources composition could provide a better understanding of the processes driving ditch bank plant metacommunity structure.

Several studies have stressed the need to incorporate more functional information into the measurement of landscape connectivity, taking into account processes that drive the dispersal of individuals (Tischendorf & Fahrig, 2000). Plants depend on various dispersal vectors that impact species' response to landscape habitat composition and connectivity. In drained lowlands, the presence of water in ditch networks offers important corridor potential for hydrochorous species (Ozinga *et al.*, 2004; Vogt *et al.*, 2004; Soomers *et al.*, 2010; Soomers *et al.*, 2013; Van Dijk *et al.*, 2013), especially as they provide an effective and long-distance dispersal of plant propagules (Nilsson *et al.*, 2010). However, propagules may also be dispersed by other vectors, such as wind or animals (Ozinga *et al.*, 2004). Non-hydrochorous species may be less dependent on the ditch network than hydrochorous ones; hence, these vectors might disperse propagules originating from seed sources other than ditch bank plant communities, located within the adjacent landscape mosaic.

In the present paper, we investigated the respective roles of the ditch network and the surrounding landscape mosaic on the structure of ditch bank plant metacommunities at the gamma scale, based on a dataset collected in an agricultural lowland of northern France. We hypothesized that plant metacommunity structure may respond differently to elements belonging to the landscape network or the landscape mosaic, depending on species dispersal vectors.

Our hypotheses were as follows: *(i.)* As we supposed that ditch bank metacommunities are dispersal-limited, dispersal may therefore be an important driver for ditch bank plant metacommunity structure. Metacommunity species richness and composition, along with the similarity between local communities, may be dependent on the presence and connectivity of propagule sources within ditches. *(ii.)* Water-dispersed plant species would be more sensitive to the composition and connectivity of the ditch network, whereas non-hydrochorous species would primarily rely on the composition and configuration of the landscape mosaic.

II. Material & Methods

II.1. Study area

The study area is located in an agricultural lowland of northern France (between 50° 38' 36.72" N, 2° 46' 28.23" E and 50° 32' 50.09" N, 2° 35' 40.70" E), and encompasses an 83 km² area. This area is characterized by flat topography. Large agricultural fields (mostly crop and vegetable cultures) dominate the landscape (62.4%), while remnant semi-natural areas (grasslands, woodlands, fallow lands) are scarce (15.3%) and highly fragmented. Hedgerows are also rare. However, a dense and well-connected drainage ditch network remains, which covers 642 km of the study site (**Figure 1**). Three categories of ditches were delineated based on their size and location.

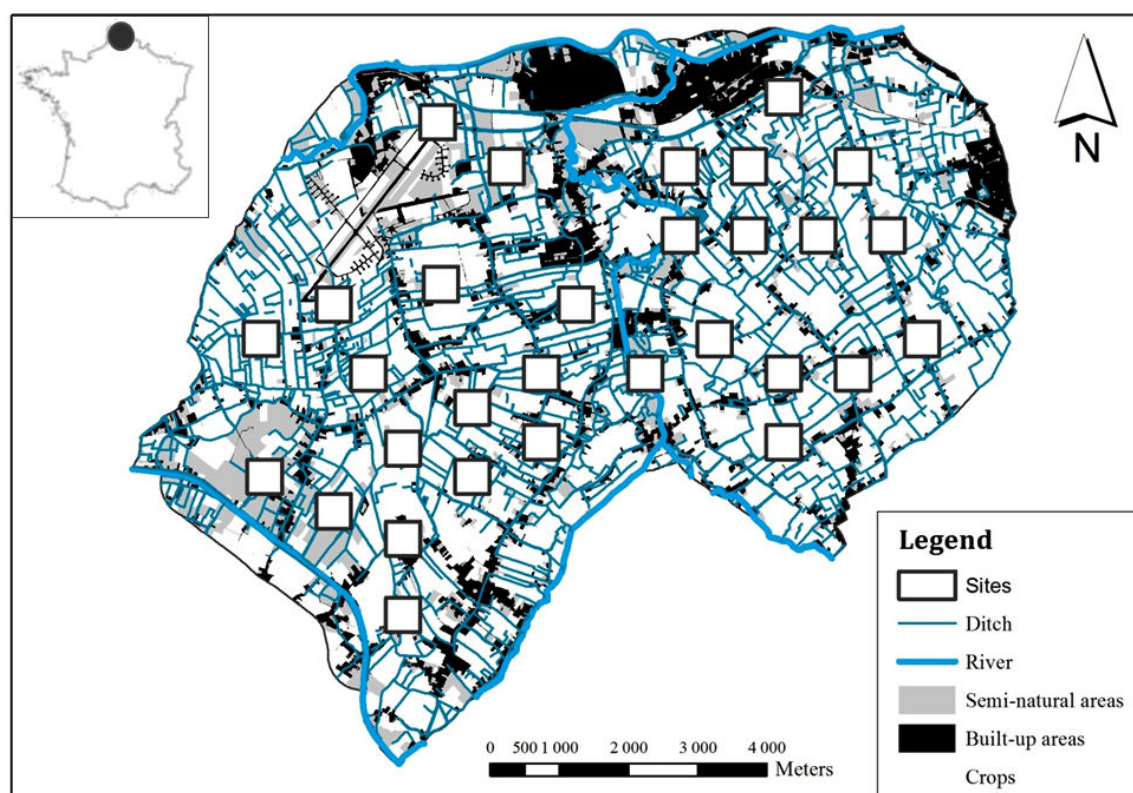


Figure 1: Map of the study area, located in Nord-Pas de Calais, northern France.

First, running water ditches (“RW”) are the largest and the only ditches with a defined current orientation. They exhibit the highest water levels. The second category includes ditches located along road verges (“RO”), which are of intermediate size. The third category encompasses all the remaining ditches, mostly located between agricultural fields (“AF”). These ditches are more variable in size, but most of them are shallow, as they tend to get clogged. “RO” and “AF” ditches exhibit similar mean water levels and mean percentages of emerged bottoms. Mean dimensions and water levels measured for the three ditch categories are presented in **Table 1**. These three ditch categories are subject to different management actions; “RW” ditch banks are generally mown once a year, “RO” ditch banks are mown two to three times a year, and “AF” ditch bank management varies depending on the landowner. Numerous culverts are located in the network (mean culvert density of ditches: 7.3 culverts/km). Water levels are higher in autumn and winter, while most ditches except running water ditches tend to dry up during summer.

Ditch type	Mean width (m)	Mean height (m)	Mean water level (m)	Mean % of emerged bottom
RW	5.76 +/- 1.19	1.60 +/- 1.03	0.32 +/- 0.30	20.1
RO	3.09 +/- 0.98	1.00 +/- 0.30	0.07 +/- 0.21	7.2
AF	3.26 +/- 1.56	0.86 +/- 0.35	0.08 +/- 0.20	9.7

Table 1: Mean local ditch parameters for the three ditch categories.

II.2. Data collection

II.2.1. Site selection

We digitized landscape cover and landscape linear elements from 2009 aerial photographs obtained from the French Institut Géographique National (IGN) using ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA). Eight land-cover categories were selected: crops, built areas, fallow lands, grasslands, grassy strips, roads, stretches of water, and woods. Rivers and ditches were digitized, in addition to culverts. Twenty-seven square sites (500 m x 500 m) were selected for the study. We selected sites exhibiting less than 20% built area, and in which the percentages of the landscape elements differed by less than 20% from the adjacent 500 m

landscape, based on CHLOE software (Baudry *et al.*, 2005). Among this set of potential sites, we selected the sites that maximized a double gradient in the percentage of semi-natural areas (grasslands and woodlands) and ditch network density. Selected sites were located at least 500 m apart in order to reduce the impact of spatial autocorrelation.

II.2.2. Plant metacommunity inventories

In order to characterize site metacommunities, plant assemblages were surveyed in nine ditches per site ($n = 243$). When possible, three ditches belonging to each category (“RW”, “RO,” and “AF”) were chosen at each site. If there were not enough ditches in one category, ditches were selected from the remaining available categories. One ditch bank was surveyed for each selected ditch (Geertsema & Sprangers, 2002). Selected ditch banks were chosen in order to reflect the percentages of land-use elements at each site. For ditches adjacent to road verges, the selected bank was always the one opposite to the road to minimize effects linked to road proximity, particularly specific management practices. Ditches adjacent to built areas were excluded, because they were often very different from other ditches (i.e., herbicide application, plantation of non-native species...). If more than nine ditches within a site met the criteria above, the selection was made to maximize the distance between the sampled ditches, so as to reduce spatial autocorrelation.

Vegetation surveys were conducted from mid-May until the end of August 2012 in the 243 ditches selected. For each sampled ditch, the presence-absence of all plant species was recorded within 10 successive 2 m long plots, the width of which varied with ditch bank (mean quadrat width 2.3 m $\pm$ 1.0 m). This methodology led to an abundance score from zero to ten for each species on each sampled ditch (Milsom *et al.*, 2004). Data available in the LEDA and Baseflor traitbases were used to partition the vegetation dataset into hydrochorous and non-hydrochorous species (Kleyer *et al.*, 2008; Julve, 1998).

Hydrochorous and non-hydrochorous metacommunities were characterized in three ways: species richness (total species richness when considering the nine surveys conducted on each site), species composition and similarity within metacommunities. The latter was measured using the Jaccard similarity index, which was computed for each pair of the nine sampled localizations within each site. Subsequently, the mean Jaccard similarity was calculated for each metacommunity.

II.2.3. Characterization of landscape variables

We characterized the landscape mosaic model and ditch network model separately at all 27 sites (**Table 2**).

	Propagule source composition variables		Connectivity variables	
<i>Landscape Mosaic Model</i>	Grasslands (%)	7.9 +/- 8.5	Contagion	74.9 +/- 6.6
	Grassy strips (%)	1.9 +/- 2.4	Cohesion	99.6 +/- 0.1
	Fallow lands & woods (%)	3.3 +/- 5.0		
	Built areas (%)	7.1 +/- 3.1		
	Roads (%)	3.0 +/- 1.7		
<i>Ditch Network Model</i>	Adj. Crops (%)	41.2 +/- 16.0	Ditch length (meters)	1687.7 +/- 662.1
	Adj. Grasslands (%)	7.9 +/- 8.5	Nb. of culverts	15.8 +/- 6.1
	Adj. Fallow lands & woods (%)	5.2 +/- 7.1	Nb. of intersections	4.9 +/- 2.6
	Adj. Roads (%)	24.9 +/- 10.3	Nb. of subunits (total)	2.2 +/- 6.1
	Adj. Built areas (%)	6.7 +/- 4.0		
	Adj. Grassy strips (%)	11.5 +/- 15.6		

Table 2: Variables calculated for each of the two models (landscape mosaic and ditch network) - Mean and standard deviations. Adj., Adjacent ; Nb., Number.

Landscape mosaic model variables: To characterize potential propagule sources for ditch bank plant metacommunities within the site mosaic, we calculated the percentage of each land-cover type. Different land-cover elements in the mosaic will host different plant communities, thus providing different potential propagule sources for ditches. The Cohesion (COHE) and Contagion (CONTAG) indices were calculated from land-use raster maps, using FRAGSTATS 4.2, to estimate mosaic configuration (McGarigal *et al.*, 2012)

Network model variables: For network propagule source composition, we hypothesized that adjacent land use either represents direct propagule sources for ditch bank plant metacommunities (as in the mosaic), or impacts the habitat quality of nearby ditches due to specific management, which in turn impacts these nearby ditches' potential as propagule

sources for other ditches. Thus, network source composition was characterized as the percentage of each land-use element adjacent to the ditch network of each site. Ditch network connectivity variables included total ditch length, number of culverts, number of intersections and number of disconnected ditch network subunits within each site.

Variables characterizing the presence of propagule sources and their connectivity were computed for each model after ensuring that they were not correlated with a 0.8 threshold.

II.3. Data analysis

Metacommunity species richness and mean within-metacommunity similarity were related to continuous variables using Generalized Linear Models (GLMs). The error distribution model was defined as Poisson for species richness data and Gaussian for the similarity index. A stepwise selection procedure based on Aikake's Information Criterion (AIC) (Akaike, 1974) was performed to identify the optimal set of statistically significant habitat and connectivity variables for each model and each scale. The normality of residuals distribution was ensured using the Shapiro-Wilk test of normality for each selected model.

To investigate the link between metacommunity composition and mosaic and network variables, we used co-inertia analysis (Dolédéc & Chessel, 1997). Co-inertia analysis is a multivariate method that identifies co-occurrences in multiple datasets containing the same samples (Dray *et al.*, 2003). Co-inertias were assessed for metacommunity species occurrence and source composition or connectivity variables calculated for each of the landscape models. A Monte-Carlo permutation test was used to assess co-structure significance (Thioulouse *et al.*, 1997).

All analyses were done considering both hydrochorous and non-hydrochorous plant species groups. They were performed using the *ade4* library in R.2.14.0 (R Core Team, 2013).

III. Results

Two-hundred and forty-four plant species were recorded during the field surveys. Dispersal vector data were available in the LEDA and Bioflor traitbases for 91.4% of identified species (ranking from 67 to 98 species with available dispersal mode depending on the site under consideration). The percentages of hydrochorous species within metacommunities ranged from 40.6% to 55.7%.

III.1. Metacommunity species richness

Species richness ranged from 31 to 46 species for hydrochorous metacommunities, and 31 to 54 species for non-hydrochorous ones. Hydrochorous species richness was independent from landscape variables in all models (**Table 3**). Non-hydrochorous species richness was only impacted by the connectivity of the ditch network: species richness increased with the number of network subunits within the sites (**Table 4**).

	Model	Community richness		Community similarity	
		ED (%)	AIC	ED (%)	AIC
Hy	Site mosaic	-	-	-	-
	Site network	-	-	37.13	-101.46
NHy	Site mosaic	-	-	55.94	-94.99
	Site network	31.70	172.95	61.90	-92.91

Table 3: Results of the GLM regressions on plant species richness and mean Jaccard similarity. ED, Explained Deviance; Hy, Hydrochorous species; NHy, Non-Hydrochorous species. Percentages of explained deviance were calculated as follows: (Null deviance – Residual deviance)*100/Null deviance.

Table 4: Results of the best GLM regressions for plant species richness and mean Jaccard similarity. ED, Explained Deviance; C, Connectivity variables; S, Propagule source variables. Percentages of explained deviance were calculated as follows: (Null deviance – residual deviance)/100/Null deviance. Significant factors are underlined in bold. *p*-value significance: * <0.05, ** <0.01, *** <0.001. ns: Non significant.

	Hydrochorous species				Non-hydrochorous species			
	Richness		Similarity		Richness		Similarity	
	Estimate	<i>p</i> -value	Estimate	<i>p</i> -value	Estimate	<i>p</i> -value	Estimate	<i>p</i> -value
<i>Mosaic</i>								
Built areas (%)	-	-	-	-	-	-	-0.85	**
Fallow lands & woods (%)	-	-	-	-	-	-	Ns	Ns
Grasslands (%)	-	-	-	-	-	-	Ns	Ns
Roads (%)	-	-	-	-	-	-	Ns	Ns
Contagion index	-	-	-	-	-	-	<u>6.25.10⁻³</u>	***
Cohesion index	-	-	-	-	-	-	Ns	ns
<i>Network</i>								
Adj. Built areas (%)	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Adj. Cultures (%)	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Adj. Fallow lands & woods (%)	-	-	-0.17	ns	ns	ns	-0.37	**
Adj. Grasslands (%)	-	-	ns	ns	0.59	ns	ns	ns
Adj. Roads (%)	-	-	-0.20	*	ns	ns	-0.20	ns
Ditch length (meters)	-	-	<u>2.86.10⁻⁵</u>	ns	ns	ns	<u>3.11.10⁻⁵</u>	ns
Nb. of culverts	-	-	ns	ns	ns	ns	<u>4.91.10⁻³</u>	**
Nb. of intersections	-	-	<u>-1.15.10⁻²</u>	**	ns	ns	<u>-1.45.10⁻²</u>	**
Nb. of subunits	-	-	ns	ns	0.06	*	ns	ns

III.2. Metacommunity species composition

For hydrochorous species, only network variables exhibited significant co-inertia with metacommunity composition (**Table 5**). Both propagule sources (proportions of adjacent crops and roads) and connectivity (ditch length and number of ditch network subunits) variables were driving the first axis of the co-inertia, which explained 43.0 % of total variance (**Table 6**). This axis separated species found on landscapes with many ditches, bordered by roads and agricultural fields, and with subdivided ditch networks (Group 1), from species found on landscapes with fewer ditches, less fragmented networks and more semi-natural elements bordering ditches (Group 2). The first group consisted of wetland species (*Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Iris pseudacorus*...) and included two regionally protected species, *Butomus umbellatus* and *Alisma lanceolatum*. The second group included various species generally found on larger, running water ditches ("RW"), such as *Lycopus europaeus*, *Myosotis scorpioides*, or *Phragmites australis*.

	Model	RV (%)	p-value	% A1	%A2
Hy	Site mosaic	-	-	-	-
	Site network	49.5	0.002	43.0	18.7
NHy	Site mosaic	37.4	0.019	55.8	19.7
	Site network	48.0	0.003	42.4	18.1

Table 5: Significance of the co-inertia analysis. Hy, Hydrochorous species; NHy, Non-Hydrochorous species. *p*-value significance: * <0.05, **<0.01 ns: Non significant.

For non-hydrochorous species, both models exhibited significant co-inertia with metacommunity composition (**Table 5**). In both cases, the first axis of the co-inertia was driven by sources and connectivity variables. For sources, this axis revealed a gradient in the amount of semi-natural areas, either within the landscape mosaic or adjacent to the ditch network. In the site mosaic model, this first axis was also driven by the contagion and cohesion indexes, with simpler landscapes, characterized by important amounts of crops and few semi-natural areas, exhibiting high values for these indexes. When considering the

network, landscapes characterized by low amounts of ditches adjacent to semi-natural areas, high proportions of ditches adjacent to crops and roads, also exhibited important total ditch length and more network subunits; most non-hydrochorous plant species particularly associated with these landscapes are considered as weeds, such as *Cardamine hirsuta*, *Veronica arvensis*, *Daucus carota*... Conversely, the second group, found on landscapes with more ditches adjacent to semi-natural elements, fewer network subunits and shorter ditch length was mostly characterized by woody species (*Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*...)

		Hydrochorous		Non-Hydrochorous	
		Score A1	Score A2	Score A1	Score A2
Mosaic	Built areas (%)	-	-	-26	-401
	Fallow lands & woods (%)	-	-	-6221	1024
	Grasslands (%)	-	-	-6892	-561
	Roads (%)	-	-	207	-8677
	Contagion index	-	-	9063	219
	Cohesion index	-	-	9325	44
Network	Adj. Crops (%)	-6862	246	-5974	1180
	Adj. Built areas (%)	1470	-2137	1115	-6223
	Adj. Fallow lands & woods (%)	3569	-31	5200	-457
	Adj. Grasslands (%)	3497	2140	4113	1180
	Adj. Roads (%)	-8259	-30	-7620	-98
	Ditch length (meters)	-5573	3393	-5140	2150
	Nb. of culverts	-1893	-398	-1152	-3143
	Nb. of intersections	228	6753	783	2447
	Nb. of subunits	-5492	-1281	-4423	-1262

Table 6: Relative inertia of variables driving the first (A1) and second (A2) axes of the significant co-inertia analysis.

III.3. Within-Metacommunity similarity

The mean within-metacommunity similarity ranged from 0.22 to 0.48 for hydrochorous species, and from 0.21 to 0.37 for non-hydrochorous species. The percentages of explained

deviance by the models were globally higher for non-hydrochorous than hydrochorous species (**Table 3**).

For hydrochorous species, within-metacommunity similarity was impacted by propagule source composition and connectivity of the ditch network (**Table 4**). Hydrochorous species similarity decreased with higher percentages of the network adjacent to roads and number of intersections in both network models (**Table 4**).

For non-hydrochorous species, within-metacommunity similarity was influenced by propagule source and connectivity variables for both the mosaic and network model (**Table 3**). For the mosaic model, similarity within non-hydrochorous species metacommunities was higher in landscapes with a low number of built areas and high values of the contagion index, characteristic of simpler landscapes (**Table 4**). A high proportion of fallow lands and woods adjacent to the ditch network, along with more intersections, decreased within-metacommunity similarity, while it increased with the amount of culverts within the network.

IV. Discussion

IV.1. Contrasted landscape effects on ditch plant metacommunity richness and composition at the landscape scale

As expected, propagule sources composition only influenced non-hydrochorous species at the mosaic level, while it impacted both species groups at the ditch network level. Habitats located within the landscape mosaic may be sources of non-hydrochorous propagules for ditches, as their dispersal is less restrained to the waterway network compared to hydrochorous species (Soons, 2006). Consequently, the proportion of semi-natural areas (grasslands, fallow lands and woods) in the landscape mosaic impacts non-hydrochorous ditch plant metacommunity composition, which is consistent with the literature (Le Coeur *et al.* 1997; Billeter *et al.* 2008). However, for all species, even non-hydrochorous, species composition at the landscape scale was more strongly related to network variables than mosaic ones, suggesting a predominant role of adjacent land-use elements as propagule sources. In contrast, hydrochorous species are only dependent on two land-use variables, adjacent crops and roads, which present particular management practices (e.g. increased level of pesticides and nutrients on ditches close to crops; intensive mowing for ditches along roads). These management practices may affect nearby ditch banks abiotic conditions, and hence adjacent land-use elements would act rather as an environmental filter for particular plant species than as a direct propagule source.

The presence of propagule sources is thus important for ditch plant metacommunities, but our results also underline the influence of connectivity. Connectivity impacted only non-hydrochorous species at the mosaic level, but influenced both groups at the ditch network level. Landscape mosaic connectivity impacted non-hydrochorous metacommunity composition and richness. For the ditch network, non-hydrochorous species richness increased with the number of ditch network subunits, meaning that more fragmented ditch networks promoted higher non-hydrochorous metacommunity species richness. This could be explained by the hypothesis that increased landscape heterogeneity could mitigate negative effects of habitat fragmentation (Tscharntke *et al.* 2012). At the network level,

connectivity impacts either hydrochorous or non-hydrochorous metacommunity composition, which suggests that the network acts as a dispersal pathway for both species groups. As semi-natural habitats within an intensive agricultural matrix, herbaceous ditch banks may constitute dispersal corridors for birds and mammals, which might in turn carry zoochorous seeds (Charalambidou & Santamaría 2002; Clausen *et al.* 2002; Brochet *et al.* 2010). Moreover, large and well-connected ditch networks also offer important dispersal possibilities for hydrochorous seeds. As species are often able to disperse through more than one dispersal vector, many non-hydrochorous species may also use the ditch network as a secondary dispersal pathway (Ozinga *et al.* 2004; Nilsson *et al.*, 2010). The buoyancy of these propagules may be lower compared to primary hydrochorous species; however, it may be sufficient to facilitate medium-scale dispersal by water. A simulation study stressed the efficiency of this two-stage dispersal strategy, which combines the advantages of both dispersal modes: seeds located out of the ditch network may reach the water, and then be transported efficiently along the network (Soomers *et al.*, 2013).

IV.2. Propagule sources heterogeneity, connectivity and within-metacommunity similarity

Mean within-metacommunity similarity was significantly impacted by propagule source composition and connectivity for both the hydrochorous and non-hydrochorous datasets.

The impact of land-use elements as propagule sources on metacommunity similarity was dependent on species dispersal types. For non-hydrochorous species, within-metacommunity similarity decreases with increasing percentage of ditches adjacent to fallow lands and woods. The presence of such semi-natural elements within the landscape may provide a higher heterogeneity of habitats, as these land-cover types might bring propagules of species lacking in landscapes with ditch networks only bordered with crops (Knappova *et al.*, 2012; Liira & Paal, 2013). Contrastingly, due to the intensive nature of the landscape and the lack of moist habitats within the study area, it is likely that either woods and grasslands plant communities would be relatively poor in hydrochorous species, or that species of scarce remnant moist semi-natural habitats would not be able to settle within the ditch network, thus explaining the lack of response of ditch hydrochorous species to these variables. For hydrochorous species,

within-metacommunity similarity decreases with a higher proportion of roads adjacent to the ditch network. The particularly heterogeneous local habitat conditions exhibited by road verge ditches compared to other ditch categories, probably due to fluctuant water levels and uneven topography, likely explains this result, as these ditches are thus expected to provide more diversified habitat niches for hydrochorous plants.

In contrast to our expectations, an increased connectivity evaluated through the number of intersections reduced within-metacommunity similarity for both hydrochorous and non-hydrochorous species. These intersections may act as propagule traps, therefore reducing plant seeds and vegetative fragments dispersal. Presence of propagule sources and connectivity at the landscape scale thus appear as drivers of dispersal success between local communities, which contributes in shaping metacommunity structure at the landscape scale.

IV.3. Implications for ditch management and further research

Previous studies focusing on ditches have primarily considered nature reserves as species-rich propagule sources. Such nature reserves host a variety of species that tend not to be adapted to the habitat conditions of the “ordinary” ditch network (Kohler *et al.*, 2008, Leng *et al.*, 2009). Our study demonstrated that plant diversity (including declining and protected species) may still be important in intensive landscapes lacking these high-quality habitats. This is especially true for hydrochorous species, including species of conservation interest in our study area, and which are globally overrepresented among declining and threatened species in northwestern Europe (Ozinga *et al.*, 2009).

From a conservation perspective, our results indicate the importance of considering both propagule sources and connectivity at the landscape scale for the restoration of ditch bank plant communities. We showed that the sources that matter and require consideration for ditch communities are mostly located in the immediate vicinity of the network. Our results suggest that for non-hydrochorous species, these adjacent elements may be a source of propagules, whereas for hydrochorous species, effects of adjacent land-use may be more closely linked to their indirect influence on ditch abiotic factors, thus impacting ditch propagule source potential. Disentangling the respective contributions of adjacent landscape elements and nearby ditches to the ditch species pool would help improve the identification of

potential propagule sources for ditch plant communities. In turn, such information would help determine the colonization potential of a network area for a particular ditch segment prior to restoration operations.

In our study, fragmentation mainly appears to influence the identity and distribution of species within the landscape, but not global species richness. This species turnover may be concordant to a change in the functional structure of the metacommunities. In grasslands, Purschke *et al.* (2014), for example, showed a reduction in the functional diversity of dispersal traits in plant communities due to fragmentation. It is thus important to go further into the functional insight of metacommunities, as this will allow a better understanding of the processes beyond the influence of landscape source or connectivity variables on plant metacommunity structure, extending over the separation between hydrochorous and non-hydrochourous species. To this end, a large range of traits involved in dispersal within this landscape could be taken into account, particularly traits characterizing hydrochorous dispersal like seed buoyancy or longevity (Boedeltje *et al.*, 2003; Nilsson *et al.*, 2010). This functional approach will enable the identification of major mechanisms involved in adaptations enabling the persistence of plant communities on ditch networks within intensive agricultural landscapes.

Acknowledgements

We thank Jean-Louis Wattez and Céline Ménard for their help during the fieldwork, as well as Justine Berthoux, Mélanie Cosquer, Pauline Defives, Renaud Demarle, Frédéri Bac, Annick De Jonckheere, Alain De Jonckheere, Monique Farda, Jean-Philippe Robert and Yves Mannessier for their participation in field surveys, and Johan Brunelot for his work on the cartography of the study area. We also thank Sandrine Baudry for English correction of the manuscript, and two anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript. Financial support was provided by the French Nord-Pas de Calais region (CorEcol project).

Chapitre 3

Caractérisation de la structuration des flux de gènes chez deux espèces végétales de fossés

Résumé du chapitre

Dans le chapitre 2, nous avons vu qu'entre autres facteurs, la connectivité du réseau de fossés contribuait à structurer les assemblages d'espèces végétales dans un paysage agricole fragmenté. Dans ces paysages, les espèces végétales qui dépendaient auparavant des habitats semi-naturels peuvent persister sous la forme de metapopulations au sein des éléments linéaires tels que les fossés. Le maintien de la connectivité entre populations est un facteur-clé déterminant la persistance des espèces face à une perte substantielle d'habitat. Nous nous sommes focalisés dans ce chapitre 3 sur la caractérisation de l'effet potentiel de corridor des fossés via leur rôle dans la dispersion des graines ou du pollen. Nous avons ainsi cherché à identifier les éléments du réseau impactant de manière significative les patrons de flux de flux de gènes entre populations d'espèces végétales de milieux humides actuellement inféodées aux fossés dans le territoire d'étude. Nous avons pour cela étudié deux espèces hydrochores ayant des traits d'histoire de vie et des abondances locales différentes dans le territoire : l'Oenanthe aquatique (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir., 1798), protégée dans la région Nord – Pas de Calais, et le Lycope d'Europe (*Lycopus europaeus* L., 1753) plus commun. Nous avons plus particulièrement cherché à répondre aux questions suivantes :

- (1) Les deux espèces présentent-elles des niveaux de diversité génétique et des patrons de structuration spatiaux différents ?
- (2) Le réseau de fossés facilite-t-il les flux de gènes entre populations ?
- (3) La diversité génétique des populations dépend-elle de la composition en habitats adjacents et de la connectivité du réseau alentours ?

Dans un premier temps, nous avons testé et validé 16 marqueurs microsatellites pour chacune des deux espèces, *Lycopus europaeus* et *Oenanthe aquatica*. (**Favre-Bac et al. 2014, Conservation Genetics Resources**). Nous avons ensuite utilisé ces marqueurs pour explorer la structure génétique à petite échelle de ces deux espèces. 274 individus répartis au sein de 17 populations ont été échantillonnés et génotypés pour *O. aquatica*, et

472 individus issus de 31 populations pour *L. europaeus*. Des tests d'assignement Bayésiens et des analyses de sPCA nous ont permis d'étudier les affinités génétiques entre populations. Nous avons également utilisé des tests d'isolement par la distance et calculé des coefficients de parenté entre individus pour évaluer la structuration génétique de ces deux espèces. Enfin, la composition et la connectivité du réseau ont été caractérisées dans trois bassins versants, comprenant l'ensemble des fossés connectés situés autour des populations échantillonnées à trois distances seuil différentes (100, 500 et 1000 mètres), afin d'étudier son influence sur la diversité génétique des populations.

Nos résultats principaux montrent que :

- (1) Les deux espèces présentent une structure génétique significative, ainsi que des niveaux substantiels de différenciation génétique, particulièrement pour *L. europaeus*, qui présente également des taux de consanguinité importants.
- (2) Des analyses d'isolement par la distance montrent que les flux de gènes sont favorisés le long du réseau de fossés, ce qui suggère qu'ils jouent un rôle-clé dans la dispersion effective des graines et du pollen. Nos résultats suggèrent également que la configuration du réseau de fossés et les éléments adjacents au réseau affectent de manière significative la structure génétique des populations, avec d'une part des effets espèce-spécifique d'échelle sur le voisinage génétique, et d'autre part un possible impact négatif de la gestion des fossés sur la diversité génétique, particulièrement pour *O. aquatica*.

Ces résultats indiquent que les fossés jouent effectivement un rôle de corridor susceptible de favoriser les flux de gènes, et qu'ils sont donc des éléments-clés pour la persistance de la biodiversité végétale dans les paysages agricoles. Ce travail montre également l'importance de considérer les traits spécifiques des espèces et les mécanismes de dispersion dans le cadre des programmes de conservation. **(Favre-Bac *et al.*, en révision, *Heredity*)**

Characterization of polymorphic microsatellite markers for the Fine-leaved Water-dropwort *Oenanthe aquatica* and the Gypsywort *Lycopus europaeus*, two farmland remnant wetland species.

Conservation Genetics Resources (2014) 6:995-998

Lisa FAVRE-BAC¹, Cécile GODÉ² & Jean-François ARNAUD²

¹ UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France

² Laboratoire de Génétique et Évolution des Populations Végétales, UMR CNRS 8198, Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1, F-59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France



Abstract

Oenanthe aquatica (Apiaceae) and *Lycopus europaeus* (Lamiaceae) are two hygrophilous plant species found in remnant wetland habitats in agricultural areas. *O. aquatica* is declining and protected and *L. europaeus* more common, while still restricted to remnant wet habitats. To gain insights into their population genetic structure we developed and characterized 16 novel polymorphic microsatellite markers from next-generation sequencing for both species. The number of alleles ranged from 1 to 14 and 1 to 9 for *O. aquatica* and *L. europaeus*, respectively. Expected heterozygosity ranged from 0.156 to 0.903 and from 0.333 to 0.749 with a mean multilocus F_{IS} estimate of 0.043 and 0.092 for *O. aquatica* and *Lycopus europaeus*, respectively. Overall, these newly developed microsatellite markers showed high levels of polymorphism that will facilitate fine-scaled population genetic studies.

Keywords: *Oenanthe aquatica*, *Lycopus europaeus*, fragmentation, wetland remnants, microsatellites.

The fine-leaved water Dropwort *Oenanthe aquatica* (Apiaceae) and the Gypsyworth *Lycopus europaeus* (Lamiaceae) are two diploid, mixed-mating, hygrophilous wetland plant species exhibiting hydrochorous dispersal. *O. aquatica* is a declining species classified as endangered and protected in Northern France, while *L. europaeus* is more common. The development of polymorphic microsatellite markers for these species will enable comparative population genetic structure analyses on two species with contrasting mating system and local abundances in remnant wetlands found on agricultural areas (Zedler & Kercher 2005).

Total genomic DNA from *L. europaeus* and *O. aquatica* was isolated using the NucleoSpin 96 plant II kit (MACHEREY-NAGEL, Duren, Germany) following the manufacturer's protocol and sent to GenoScreen, Lille, France (www.genoscreen.fr). By coupling multiplex microsatellite enrichment and next generation sequencing, 1µg was used for the development of microsatellites libraries through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries as described in Malausa *et al* (2011). Of 50535 (*O. aquatica*) and 42647 (*L. europaeus*) randomly fragmented sequences, 6750 (*O. aquatica*) and 10660 (*L. europaeus*) non-compound sequences containing microsatellite motifs were retained. A total of 564 (*O. aquatica*) and 1159 (*L. europaeus*) sequences likely to contain suitable markers including microsatellite motif longer than five repeats were then returned, of which 48 loci with the longest repeat sequences (at least eight repeat motif) were initially tested for successful amplification on 7 individuals for both species.

Forward primers of the selected loci were labelled with 6-FAM, PET, NED, or VIC fluorescent dye (Applied Biosystem). PCR reaction were performed in 10µl volume containing 20ng of genomic DNA, 1X multiplex PCR master mix (QIAGEN Hilden, Germany), 0.1µM of forward and reverse primer. The PCR cycling program had an initial denaturation of 95°C for 15 min; 30 cycles of 94°C for 30s, annealing temperature (see Tables 1 and 2) for 1min 30s, and 72°C for 1min; and a final extension at 60°C for 30 min. PCR was conducted on a Mastercycler ep Gradient S (EPPENDORF France SARL, Le Pecq, France). 1µl of PCR product were pooled in 9.75µl of deionized formamide (Applied Biosystems) and 0.25µl of GeneScan 500 LIZ size standard (Applied Biosystems). PCR

products were subsequently electrophoresed and sized using an ABI PRISM 3130 Sequencer (Applied Biosystems) and the software GeneMapper version 4.0, respectively.

Table 1 Name, species, primer sequence (5'-3'), repeat motif from the original sequence, annealing temperature (T_m), allelic size range (bp), multiplex number, Dye used, the total number of allele (A_n), the mean observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity, the mean intra-population fixation index (F_{is}) estimated over two populations for both species ($N = 30$ individuals) and the accession number for 16 and 15 polymorphic microsatellite loci isolated in *Oenanthe aquatica* (Oa) and *Lycopus europaeus* (Le), respectively

Locus name	Species	Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	T_m (°C)	Allelic size range	Multiplex number	Dye	A_n	H_o	H_e	F_{is}	Accession no.
<i>O_01</i>	Oa	F: AGTCGCAAGTTAAAGGGAAGC R: GGAGCATACTCTTGGGAGAGG	(AGC)6	57	191-195	3	NED	3	0.100	0.098	-0.024	KJ946205
<i>O_02</i>	Oa	F: CCACAACTCTTACACATTCCT R: TGGTTGGGTCTCAGTTCTC	(TA)6	57	128	1	VIC	1	-	-	-	KJ946206
<i>O_03</i>	Oa	F: AATGTCATTCATCCACCAC R: TGGGTTCCATGCAAAATTATC	(TTG)7	57	185-191	3	VIC	2	0.367	0.360	-0.020	KJ946207
<i>O_10</i>	Oa	F: ACATCGATCTGGGCTGGTAA R: ATTTAATTCAGGCGTTGCG	(CA)11	57	139-177	2	6-FAM	10	0.867	0.836	-0.037	KJ946208
<i>O_13</i>	Oa	F: ACACAAGATTTAATCTGGCAA R: GCAATGACATAGTCCAAGCTG	(AC)11	57	183-189	2	NED	3	0.533	0.540	0.013	KJ946209
<i>O_17</i>	Oa	F: ATCTCAGTGTATGTGCTGTGTAGA R: TCACCGGGCGTTGAATAATA	(TC)12	57	164-219	2	VIC	14	0.667	0.592	-0.127	KJ946210
<i>O_18</i>	Oa	F: TACACGAAAGCGACGGTGAT R: CATCAGGGTCCGATATGACA	(AG)12	57	239-251	1	VIC	5	0.800	0.723	-0.107	KJ946211
<i>O_20</i>	Oa	F: TTACCGTATGTTAATTTTACCGGAG R: TTGCTCGAATTCACACATAAA	(TC)12	57	291-319	1	NED	12	0.867	0.887	0.023	KJ946212
<i>O_21</i>	Oa	F: CACCAACAAGAAACAGTACTATAAA R: TCAAAGCATCTTGGCCTTC	(AC)12	57	286-303	1	PET	6	0.648	0.728	0.102	KJ946213
<i>O_23</i>	Oa	F: CTTAAACTCTCAACTCTTAAATGCC R: ACTTCACGAGTTTCAACCCAC	(CT)12	57	179-192	2	PET	2	0.333	0.512	0.349**	KJ946214
<i>O_28</i>	Oa	F: GCACGTCCCGGTAAGTCTG R: AAGTTTGACTGATAAGGTTTCCA	(GT)13	57	112-123	1	6-FAM	4	0.467	0.402	-0.160	KJ946215
<i>O_32</i>	Oa	F: AGAAAACGGGACGAAAGAG R: CACCAAGAAAGCGACTCCACT	(TG)13	57	255-284	1	6-FAM	9	0.833	0.742	-0.124	KJ946216
<i>O_34</i>	Oa	F: TGTTTAACCTGAAAGCCAACA R: TGTCTCCGTGATGCAACATT	(CA)14	57	181-191	3	6-FAM	4	0.233	0.425	0.451****	KJ946217
<i>O_37</i>	Oa	F: TCGATAGCCACAAGAGCAAA R: TTACAATCATGGCTTCGTGA	(GA)15	57	231-257	3	PET	13	0.826	0.871	0.050	KJ946218
<i>O_38</i>	Oa	F: CAATCCAACACTCTCATTTTCC R: TCCTAAGCAAAAGTCATCAATGC	(AC)15	57	121-139	1	NED	8	0.400	0.646	0.381****	KJ946219
<i>O_47</i>	Oa	F: CCATCGATAGCATCCAGGTA R: AATAGTAATTAGGAATCTCAGGCAC	(TG)18	57	131-152	1	PET	8	0.833	0.814	-0.023	KJ946220
<i>L_10</i>	Le	F: TCAAGGAAATCAGCAAGATTC	(TC)11	57	242-256	1	6-FAM	5	0.500	0.630	0.206*	KJ946221

Locus name	Species	Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	<i>T_m</i> (°C)	Allelic size range	Multiplex number	Dye	<i>A_n</i>	<i>H₀</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{is}</i>	Accession no.
<i>L-11</i>	Le	R: CCAATCTGTGTTATTCGAACTG F: CTCGAGAGCGAAGGCAAA R: CCTGAGAAAGAGTTCAATTGAGCA	(CT)12	57	246-250	1	NED	3	0.467	0.485	0.037	KJ946222
<i>L-15</i>	Le	F: GATACTGGCGTAGAAGATCGAA R: TCACGTTTACTGCATGTGGTC	(GA)12	57	154-160	3	PET	4	0.533	0.719	0.258**	KJ946223
<i>L-16</i>	Le	F: GATTTCTGCCGCTTACAC R: CAAACTGTGTGGAAATGGCA	(TC)13	57	177-183	2	6-FAM	4	0.333	0.452	0.263*	KJ946224
<i>L-17</i>	Le	F: GCCCTTCTTTTGTGGTCG R: CGGAGCTTCTCTCAACAAC	(TC)13	57	135-155	3	VIC	7	0.667	0.749	0.110	KJ946225
<i>L-18</i>	Le	F: CAGATCTGGGACACCGCT R: TCCAGCAAAACGTTACATGC	(TG)13	57	120-142	1	NED	6	0.567	0.648	0.125	KJ946226
<i>L-19</i>	Le	F: TTCATATTGCTCGTATTCATT R: GCATGTATTTTGGTTAGATATCAGG	(GA)13	57	284-293	1	PET	4	0.500	0.544	0.081	KJ946227
<i>L-23</i>	Le	F: GATGCTCTCAAAGAGGTGG R: GAGAAACCTAGACTCCACAACCTGA	(TCT)14	57	181-200	2	PET	5	0.588	0.533	-0.098	KJ946228
<i>L-33</i>	Le	F: GATGATGGGAATAAGCCGTG R: TCATTTTCTTCGCAGCATGA	(GA)16	57	108-126	1	6-FAM	8	0.533	0.618	0.137	KJ946229
<i>L-35</i>	Le	F: CTCGCTCTGCAGAAACACAA R : AAGACAGAGTTCTCGTGCCA	(AC)17	57	103-118	1	VIC	6	0.667	0.574	-0.162	KJ946230
<i>L-38</i>	Le	F: TAGACATGCTTTTGTGTTGATGATATT R: GACAGCAGCACCTGCAAAAT	(CA)18	57	236-242	1	VIC	4	0.633	0.596	-0.062	KJ946231
<i>L-40</i>	Le	F: GTATAGGAAAAGGGAAGGAAAAA R: CAAAGTACACGGTGAGATTCTGC	(GA)19	57	125-146	3	NED	7	0.433	0.454	0.045	KJ946232
<i>L-42</i>	Le	F: TACAAAAGGAGTCGCACCGT R: GGGAAACAAGCTTTTGCTTT	(AG)19	57	122-140	3	6-FAM	5	0.400	0.637	0.372***	KJ946233
<i>L-45</i>	Le	F: ACCATTCTACAATGCAACCG R: ACAAACACATCATGGCATATCA	(GA)19	57	180-202	2	NED	9	0.733	0.679	-0.081	KJ946234
<i>L-48</i>	Le	F: GGCAC TAGTCCACTTAATTGCC R: TGCAGAAATGGTAGGATAATGG	(CA)10	57	126	1	PET	1	-	-	-	KJ946235

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

We tested the polymorphism of isolated suitable microsatellite markers on individuals coming from two populations of *Lycopus europaeus* (2°37'5.52" N, 50°36'8.33"E ; 2°44'34.91"N, 50°36'0.09"E) and two populations of *Oenanthe aquatica* (2°40'42.90"N, 50°35'47.84"E ; 2°40'43.23"N, 50°35'21.63"E) located in Northern France (15 individuals per population). 15 markers (*L. europaeus*) and 16 markers (*O. aquatica*) out of the 16 tested were polymorphic, had easily readable chromatograms with no stutter peaks. Primer pairs were successfully combined into three multiplex per species, ranging from three to eight markers (**Table 1**). Basic parameters of genetic diversity were estimated using FSTAT, version 2.9.3 (Goudet 1995). For *O. aquatica*, the number of alleles varied from 1 to 14 among loci (mean = 6.5) for a total of 104 alleles observed. For *L. europaeus*, 1 to 9 alleles were observed among loci (mean = 5.2) for a total of 78 alleles. Mean observed heterozygosity (H_0) values ranged from 0.100 to 0.867 (*O. aquatica*) and from 0.333 to 0.733 (*L. europaeus*). Mean expected heterozygosity (H_e) was comprised between 0.156 and 0.903 for *O. aquatica* and between 0.333 and 0.749 for *L. europaeus*. F_{is} estimates ranged from -0.024 to 0.451 (*O. aquatica*) and from -0.162 to 0.372 (*L. europaeus*) for mean multilocus value of 0.043 (± 0.045) and 0.092 (± 0.042), respectively. No linkage disequilibrium was observed for any pairs of loci for both species.

Overall, these newly developed microsatellite markers will be markers of choice for fine-scaled population genetic studies devoted to study the impact of remnant wetland fragmentation on patterns of gene flow.

Acknowledgments

The authors thank A. Gareil and S. Mahé for laboratory assistance. This work was funded by the "Région Nord-Pas de Calais" (CORECOL project).

Ditch network sustains functional connectivity and influences patterns of gene flow in an intensive agricultural landscape: a case study in *Oenanthe aquatica* and *Lycopus europaeus*, two remnant wetland plant species.

Under revision in Heredity

Lisa FAVRE-BAC¹, Cendrine MONY¹, Aude ERNOULT¹, Françoise BUREL¹ and Jean-François ARNAUD²

¹ UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France

² Laboratoire de Génétique et Évolution des Populations Végétales, UMR CNRS 8198, Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1, F-59655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France



Abstract

In intensive agricultural landscapes, plant species previously relying on semi-natural habitats may persist as metapopulations within landscape linear elements. Maintenance of populations' connectivity through pollen and seed dispersal is a key factor in species persistence in the face of substantial habitat loss. The goals of this study were to investigate the potential corridor effects of ditches and to identify the landscape components that significantly impact patterns of gene flow among remnant populations. Using microsatellite loci, we explored the fine-scale genetic structure of two hydrochorous wetland plants exhibiting contrasting life-history traits and local abundance: regionally protected *Oenanthe aquatica* and the more commonly distributed *Lycopus europaeus*, in an agricultural lowland located in northern France. Both species exhibited a significant fine-scaled spatial genetic structure, along with substantial levels of genetic differentiation, especially for *L. europaeus*, which also expressed high levels of inbreeding. Isolation-by-distance analysis revealed enhanced gene flow along ditches, indicating their key role in effective seed and pollen dispersal. Our data also strongly suggested that the configuration of the ditch network and the landscape elements significantly affected population genetic structure, with (i) species-specific scale effects on the genetic neighbourhood and (ii) detrimental impact of human ditch management on genetic diversity, especially for *O. aquatica*. Altogether, these findings highlighted (i) the suitability of ditches as key drivers in the maintenance of plant biodiversity in intensive agricultural landscapes, and (ii) the importance of considering species' life-history traits and dispersal mechanisms when planning conservation strategies.

Keywords: Fragmentation, corridor, gene flow, pollen and seed dispersal, landscape linear elements, spatial genetics, wetland habitats.

I. Introduction

The dramatic intensification of agricultural practices in the second half of the 20th century has led to the fragmentation of former semi-natural habitats in agricultural landscapes (Stoate *et al.* 2001). Reduction of available habitat area is likely to adversely affect species richness and population sizes (Fahrig 2003; Liira *et al.* 2008). Small populations further exhibit an increased probability of local extirpation or even extinction because of their higher sensitivity to demographic and environmental stochastic events, along with the enhanced effect of genetic drift and inbreeding (Shaffer 1987; Frankham *et al.* 2010).

Dispersal among fragmented populations may reduce the negative effects of habitat loss by providing a demographic and genetic “rescue effect”. These effects may alleviate inbreeding and increase levels of genetic diversity, thus reducing extinction risks (Brown & Kodric-Brown 1977; Slatkin 1985; Ellstrand & Elam 1993). In turn, efficient dispersal is strongly dependant on the spatial arrangement of landscape features that determine landscape connectivity, i.e. the degree to which landscape facilitates or impedes movement between habitat patches (Taylor *et al.* 1993). However, in intensive agricultural landscapes, connectivity reduction due to the resulting habitat fragmentation and decline in pollinators negatively impacts effective pollen and seed dispersal and, consequently, gene flow among populations (McConkey *et al.* 2012).

Given these conditions, landscape linear elements (LLEs) like ditches, hedgerows or road verges, may constitute efficient refuge habitats for many plant species and facilitate propagule dispersal within the agricultural matrix (Smart *et al.* 2002). The moisture gradient found along ditch banks provides habitat for various species, especially for wetland taxa, which often suffer greatly from the massive destruction of wetland habitats (Blomqvist *et al.* 2003b; Herzon & Helenius 2008). Furthermore, elevated moisture content allows hydrochorous seed dispersal to occur along ditches (Soomers *et al.* 2010). Hydrochory is an efficient dispersal mode for plant species that may be restricted along small water courses, and enable occasional long-distance gene flow (Kudoh & Whigham

1997; Pollux *et al.* 2009; Leys *et al.* 2014). Therefore, in facilitating connectivity among populations, ditches have the potential to contribute to the persistence of hydrochorous plant species in agricultural landscapes.

In addition to ditch presence *per se*, connectivity is also dependent on water availability and current orientation that in turn might impact patterns of gene flow. Kudoh & Whigham (1997) and Schleuning *et al.* (2011), for example, documented higher levels of gene flow and lower genetic differentiation among populations connected *via* flowing waters. However, hydrochorous seed dispersal can still occur in slow-flowing ditches (Soomers *et al.* 2010). In addition, population connectivity may also be impacted by the structure of a ditch network and the presence of particular elements, like culverts, that may be barriers to seed dispersal (Soomers *et al.* 2010). In heterogenous habitats like ditches, adjacent land-use and management may further impact micro-habitat quality, which in turn influences species-specific metapopulation dynamics and patterns of genetic structure along linear habitats (Geertsema *et al.* 2002; Geertsema 2005). This highlights the interest of investigating the role of the ditch network orientation and configuration, along with adjacent land-use surrounding populations, on patterns of genetic structure. To our knowledge, studies dealing with wetland ditch plant species representative of contrasting hydrologic conditions and micro-habitat requirements have yet to be completed.

The goal of this study was to investigate the fine-scale genetic structure of two hydrochorous plant species located within a dense ditch network: the fine-leaved water Dropwort, *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Apiaceae) and the Gypsywort, *Lycopus europaeus* L. (Lamiaceae). Using recently isolated nuclear microsatellite markers and GIS tools to characterize the landscape configuration, we asked the following questions:

- i.) What are the levels of genetic diversity and are there contrasting species-specific spatial patterns of genetic differentiation within this intensive agricultural area with few remnant wetland habitats?
- ii.) Do ditch networks facilitate gene flow among populations and drive different spatial scales of the genetic neighbourhood?

iii.) Does population genetic structure depends on the adjacent habitat composition and the ditch network configuration in the neighbourhood of local populations?

II. Materials and methods

II.1. Study area

The study area is located in the “Nord-Pas de Calais” district, situated in northern France (range: 50° 38' 36.72" N, 2° 46' 28.23" E and 50° 32' 50.09" N, 2° 35' 40.70" E). This 83 km² area is dominated by large agricultural fields (62.4%), with few remnant semi-natural areas comprised of grasslands, woodlands and fallow lands (15.3%), all of which are scarce and highly fragmented. However, a dense and well-connected drainage ditch network still occurs, totalling 642 km of linear wetland habitat within the study area (**Figure 1**). About 1/5th (20.6%) of this network consists of large oriented flowing water ditches with higher water levels and differential management. The remaining 79.4% of the network are stagnant ditches with little or no consistent unidirectional flow. The Lawe River, which flows from south to north, crosses the middle of the study area (**Figure 1**).

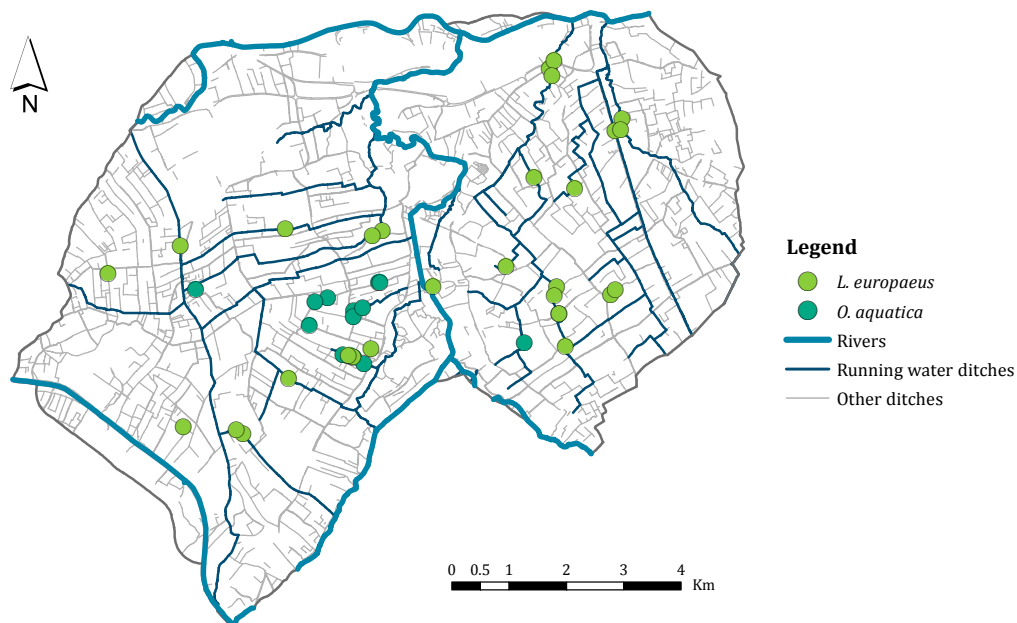


Figure 1: Geographical localization of *O. aquatica* (blue dots) and *L. europaeus* (green dots) populations in the study area (northern France). Rivers (bold blue lines), flowing water ditches (dark blue lines) and stagnant ditches (grey lines) are also represented.

II.2. Studied species

The fine-leaved water Dropworth *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Apiaceae) and the Gypsywort *Lycopus europaeus* L. (Lamiaceae) are two insect-pollinated, hygrophilous, hydrochorous plant species found in ditches.

Oenanthe aquatica grows in ditches, ponds and shallow pools in naturally nutrient-rich habitats. Its geographical distribution encompasses most of Europe. Because of habitat destruction, this species is declining in some parts of its range, including northern France where *O. aquatica* is protected. The species is scarce in our study area, where stagnant ditches are the only substantive favorable habitat. This species may be either an annual or biannual, and is reported as facultative autogamous with a mixed-mating system (Kühn *et al.* 2004).

The Gypsywort *Lycopus europaeus* (Lamiaceae) is a perennial species living in various wetland habitats, with a range extending from most of Europe to Eastern Asia (China, Japan) and North Africa. In our study area, this species is more commonly distributed than *O. aquatica*, although it is also almost exclusively restricted to the ditch network. Most populations were found growing along the banks of flowing-water ditches. This species is also reported as being facultative autogamous (Kühn *et al.* 2004), and may reproduce vegetatively through rhizomes.

II.3. Ditch network composition and connectivity characterization

Landscape cover and linear elements were digitized from 2009 aerial photographs obtained from the “Institut Géographique National”, using ArcGIS 10.1 (ESRI, Redlands, CA). We distinguished eight land-cover categories: crops, built areas, fallow lands and woods, grasslands, grassy strips, roads, and stretches of water. With regard to the linear

elements, rivers and ditches were also digitized, along with culverts located within the ditch network.

Adjacent land use composition and network connectivity were characterized in “catchment areas”, which are defined here as including the surrounding ditches connected to sampled populations within a threshold distance. Catchment areas were calculated using the Network Analyst extension for ArcGIS 10.1 (ESRI, Redlands, CA). This GIS tool implements current direction for ditches with one-way (clearly-defined unidirectional current orientation) and two-ways (absence of identified unidirectional flow in stagnant ditches) orientations in the network dataset. We calculated the quantity of connected ditches upstream from each sampled ditch within a given threshold distance, taking into account the potential current orientation of surrounding ditches. Three catchment threshold distances were considered: 100, 500 and 1000 m. As adjacent land-use may influence the habitat quality and management of ditches, we measured catchment area composition as the proportion of the ditches adjacent to each of the eight digitized land-use elements. Three variables characterizing catchment area connectivity were computed: (i) the total length of ditches within the catchment area, that represent the quantity of connected ditches around sampled populations, (ii) the number of intersections per network kilometre and (iii) the proportion of the catchment area ditch network composed of culverts. Both of the two latter variables were recognized as potentially impacting dispersal of hydrochorous propagules in ditches.

II.4. Plant sampling and genotyping

In the summer of 2012, 17 and 31 populations were sampled for *O. aquatica* and *L. europaeus*, respectively. For *O. aquatica*, all known populations based on available information were prospected, resulting in a complete sampling effort. Leaf tissue was collected for genotyping and sample sizes ranged from four to 30 individuals by population for *O. aquatica* (mean = 16.2 ± 7.1), and from six to 40 for *L. europaeus* (mean = 15.6 ± 6.2), for a total of 274 and 472 individuals, respectively. Leaves were dried for three days at 50°C, and were further conserved with silicagel at room temperature prior to DNA extraction.

Genomic DNA from *L. europaeus* and *O. aquatica* was extracted using the NucleoSpin 96 plant II kit (MACHEREY-NAGEL, Duren, Germany). Fifteen and 16 recently isolated microsatellite loci were amplified for *L. europaeus* and *O. aquatica*, respectively, as described in Favre-Bac *et al.* (2014). PCR products were electrophoresed using a 3130 XL DNA Sequencer (Applied Biosystems) and allele size scoring was completed with GENEMAPPER V4.0 (Applied Biosystems).

II.5. Linkage disequilibrium, basic parameters of genetic diversity and estimation of genetic differentiation

Genotypic disequilibrium (LD) tests were performed for all locus pairs with a log-likelihood ratio G-statistic on contingency tables, using FSTAT V2.9.3 (Goudet 1995). Significances of *P*-values were assessed after Bonferroni correction (Rice 1989). Standard population genetic parameters, calculated using SPAGeDi V1.4 (Hardy & Vekemans 2002) and FSTAT V2.9.3, included the total number of alleles (N_A), the mean number of alleles (MN_A), the allelic richness corrected for smallest sample size (A_r), the observed heterozygosity (H_o), and the expected heterozygosity (H_e). Apportionment of genetic diversity was estimated through Wright's *F*-statistics following the ANOVA procedure described in Weir & Cockerham (1984) and using FSTAT V2.9.3. Significance of single and multilocus F_{IS} and F_{IT} estimators (measuring departures from panmixia within and over all populations) was tested using 10 000 random permutations of alleles among individuals within populations and for the total population, respectively. Genetic differentiation was quantified by the F_{ST} index and tested for significance using a G test by randomly permuting (10 000 permutations) multilocus genotypes among populations, as appropriate when it is suspected that populations do not meet Hardy-Weinberg requirements (Goudet *et al.* 1996). For estimating population genetic differentiation, we only used population samples with at least seven genotyped individuals (15 and 28 populations for *O. aquatica* and *L. europaeus*, respectively). Corrections for multiple testing were conducted following Rice (1989). Genetic divergence among pairwise populations was also quantified from nuclear genetic data using the chord distance (D_{CE}) based on allelic frequencies (Cavalli-Sforza & Edwards 1967).

II.6. Population memberships and genetic affinities among populations

To test whether the genetic differentiation among populations mirrored the occurrence of distinct gene pools, Bayesian genetic clustering was performed using STRUCTURE V2.3.4 (Pritchard *et al.* 2000). Each run consisted of a burn-in period of 100 000 iterations followed by 2.10^6 Markov chain Monte Carlo replications without any prior information on the putative population affiliation of individuals. Thirty runs were performed for each tested K value, ranging from 1 to 31 for *O. aquatica* and 1 to 17 for *L. europaeus*. The *ad hoc* statistic ΔK was calculated for each species to assess the most accurate number of K clusters (Evanno *et al.* 2005). For the optimal K value, similarity coefficients between replicated runs and average matrices of individual membership proportions were analysed using CLUMP V1.2 that accounts for label switching, and identifies potentially different modes (Jakobsson & Rosenberg 2007). Finally, the resulting most likely clustering solution was displayed using DISTRUCT V1.1 (Rosenberg 2003).

Spatial principal component analyses (sPCA) were also performed, which make no genetic assumptions with regard to mating system, population structure or allele frequency models (Jombart *et al.* 2008). sPCA summarizes allelic datasets into a few uncorrelated principal components that optimize the genetic variance among populations, taking into account the spatial autocorrelation between sampling locations. The overall significance of global and local structure was assessed using permutation tests as described in Jombart *et al.* (2008). Analyses were performed on the neighbourhood data utilizing the distance-based connection network that yielded the best fit to the genetic datasets (*i.e.* the higher Mantel correlation coefficient, see below) for each species: 2500 m for *O. aquatica* and 1500 m for *L. europaeus*. To draw a comprehensive synthetic representation of sPCA scores, each of the first two (*O. aquatica*) and three (*L. europaeus*) principal component scores were simultaneously represented into a channel of colours as described in Menozzi *et al.* (1978). Analyses were performed using the ADEGENET library (Jombart 2008) implemented in R 2.14.0 (R Core Team, 2013).

II.7. Fine-scale spatial genetic structure

Fine-scale genetic structuring was assessed by two complementary approaches. First, to test for isolation by distance, pairwise D_{CE} genetic distances were regressed against various geographical distances (described below) using the normalized Mantel statistic r_z . Statistical significance of r_z values was tested using PASSAGE V2 (Rosenberg & Anderson 2011).

To identify the scale over which a spatial genetic structure occurred, we also used pairwise kinship coefficients F_{ij} among individuals (Loiselle *et al.* 1995). F_{ij} describes pairwise changes in relatedness among individuals over spatial distances and allows for the depiction of isolation by distance due to geographically-restricted gene flow. Standard errors of F_{ij} were estimated using a jackknifing procedure among loci. Distance classes were based on an even distribution of pairwise individuals within 20 (for Euclidean and oriented network distances) or 10 (for resistance distances) spatial scales. Confidence intervals (95%) were generated using 10 000 permutations of individual locations to test whether average kinship coefficients significantly departed from zero. The spatial scale of positive autocorrelation, defining genetic neighbourhood in the broad sense, was considered as the distance value for which F_{ij} coefficients dropped under zero.

Four different geographical distances were considered as descriptors of population's connectedness: (i) the simple Euclidean distances among individuals, (ii) the geographical shortest path distances among individuals recalculated along the oriented ditch network, (iii) resistance-based distances incorporating all possible pathways for gene flow to occur through the ditch network (McRae 2006), and (iv) geographical distances recalculated along a set of different network models.

Geographical Euclidean distances were computed using PASSAGE V2 (Rosenberg & Anderson 2011). Shortest path distances along the oriented ditch network were obtained using the Network Analyst Extension for ArcGIS 10.1. In addition, four network types (reviewed in Storfer *et al.* 2007) described in **Table 1** were generated using PASSAGE V2. Distance-based networks, *i.e.* geographical distances recalculated through the above-mentioned networks, were retained if they included a sufficient proportion of pairwise populations.

Resistance distances, metrics capitalizing on circuit theory, are based on resistance maps that illustrate the way in which landscape elements facilitate or impede the dispersal of the target species (McRae 2006; McRae *et al.* 2008). We built a raster resistance map using ArcGIS V10.1 where all the cells corresponding to the ditch network were assigned a cost of 1, and all the remaining landscape was considered as unsuitable for dispersal, including rivers. This enabled us to calculate resistance distances based on the network density and the degree of connections between sampled populations. Resistance distances were computed using CIRCUITSCAPE V4.0 (Shah & McRae 2008).

Species	Geographical descriptor	Mantel correlation	p-value
<i>Oa</i>	Euclidean distance	0.71	***
<i>Oa</i>	Oriented network distance	0.52	***
<i>Oa</i>	Resistance distance	0.44	*
<i>Oa</i>	Gabriel network	0.71	***
<i>Oa</i>	Delaunay triangulation network	0.69	***
<i>Oa</i>	Minimum spanning tree	0.70	***
<i>Oa</i>	Neighborhood by distance – 1000m	0.45	***
<i>Oa</i>	Neighborhood by distance – 1500m	0.46	***
<i>Oa</i>	Neighborhood by distance – 2000m	0.46	***
<i>Oa</i>	Neighborhood by distance – 2500m	0.74	***
<i>Oa</i>	Neighborhood by distance – 3000m	0.71	***
<i>Le</i>	Euclidean distance	-0.065	ns
<i>Le</i>	Oriented network distance	0.33	*
<i>Le</i>	Resistance distance	0.30	*
<i>Le</i>	Gabriel network	-0.08	ns
<i>Le</i>	Delaunay triangulation network	-0.07	ns
<i>Le</i>	Minimum spanning tree	-0.15	ns
<i>Le</i>	Neighborhood by distance – 1500m	0.49	***
<i>Le</i>	Neighborhood by distance – 2000m	0.01	ns
<i>Le</i>	Neighborhood by distance – 2500m	-0.12	ns
<i>Le</i>	Neighborhood by distance – 3000m	-0.09	ns

Table 1: Mantel tests of associations between pairwise genetic distance D_{CE} (Cavalli-Sforza and Edward's 1967) and several geographical distances calculated among sampled populations for *O. aquatica* (*Oa*) and *L. europaeus* (*Le*), including distances along ditch network (taking direction of flow into account), resistance distances based on circuit theory and calculated within the ditch network, and distances along four different networks (Gabriel graph, Delaunay triangulation network, minimum spanning tree and neighbourhood by distance with different threshold distances).

II.8. Analysis of the relationships between genetic diversity and network composition/configuration

Allelic richness (A_r), expected heterozygosity (H_e) and intra-population fixation index (F_{IS}) were related to landscape variables estimated for the three catchment area scales (100, 500 and 1000 m) using Generalized Linear Models (GLMs). The error distribution model was defined as Gaussian. We applied a multi-model inference (MMI) to identify the optimal set of adjacent land-use composition and connectivity variables for each genetic factor (Burnham & Anderson 2002). This approach involved ranking all the potential models from best to worst, then averaging the top models to obtain an approximate average “best” model. For each scale and each genetic variable, standardized linear average regression coefficients, weighted by small sample AIC (AICc), were computed across all models that exhibited a $\Delta AIC < 2$ (Burnham & Anderson 2002). Analyses were performed using R V.2.14.0 with the ADE4 and MUMIN libraries.

III. Results

III.1. Genetic diversity of *O. aquatica* and *L. europaeus*

One and 40 clonal individuals were identified and subsequently removed from the dataset, leaving a total of 259 and 422 individuals successfully genotyped and retained for analysis for *O. aquatica* and *L. europaeus*, respectively. For *O. aquatica*, there was no significant genotypic linkage between microsatellite loci after Bonferroni correction. Within each *L. europaeus* population, exact tests for genotypic linkage disequilibrium only depicted 25 significant unbiased P -values out of 2940 comparisons after Bonferroni corrections. Altogether, these results suggested no genotypic disequilibrium in the studied populations for both species.

For *O. aquatica*, levels of allelic richness per locus ranged from 1.13 to 5.91, and the expected heterozygosity ranged from 0.047 to 0.815 (**Table 2**). When analysed over all populations, nine out of 16 loci showed a significant ($P < 0.05$) deviation from Hardy-Weinberg (HW) expectations, with mean single-locus F_{IS} values ranging from 0.025 to 0.467 (**Table 2**). The multilocus F_{IS} value was 0.109, suggesting moderate inbreeding in this mixed-mating species (see also **Table S1**). Single-locus F_{ST} values were all significant and ranged from 0.060 to 0.153 with a mean multilocus estimate of 0.089 ($P < 0.001$, **Table 2**). Among the 105 comparisons, mean pairwise F_{ST} between populations ranged from 0.002 to 0.225 and 95.2 % were found to be significant at $P < 0.05$ after Bonferroni correction (see **Figure S5A**). Populations of *O. aquatica* thus exhibited a substantial pattern of genetic differentiation despite the small scale of sampling.

Table 2: Basic parameters of genetic diversity and F -statistics (after Weir & Cockerham 1984) for all *O. aequatica* and *L. europaeus* populations, for 16 and 15 microsatellite loci, respectively. Number of alleles (N_A), allelic richness (A_r), observed heterozygosity (H_o), expected heterozygosity (H_e), F_{IT} , F_{ST} and F_{IS} values for each locus for *O. aequatica* (*Oa*) and *L. europaeus* (*Le*). Significance of each F -statistics index: ns, non significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Mean F -statistics values per locus and standard deviations are calculated by jackknifing among populations. Mean multilocus estimates and standard deviations are computed by jackknifing over loci; 95% confidence intervals were obtained by bootstrapping over loci.

Species	Locus	N_A	A_r	H_o	H_e	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}
<i>Oa</i>	O_01	3	1.94	0.235	0.283	0.234(0.055)***	0.087(0.025)***	0.162(0.063)**
<i>Oa</i>	O_02	2	1.13	0.025	0.047	0.467(0.552)***	0.110(0.030)***	0.383(0.599)ns
<i>Oa</i>	O_03	2	1.99	0.393	0.427	0.205(0.073)***	0.153(0.071)***	0.064(0.064)ns
<i>Oa</i>	O_10	18	4.60	0.703	0.750	0.135(0.034)***	0.079(0.025)***	0.060(0.032)*
<i>Oa</i>	O_13	3	2.38	0.464	0.502	0.164(0.075)**	0.076(0.032)***	0.096(0.081)ns
<i>Oa</i>	O_17	23	3.73	0.571	0.557	0.047(0.055)ns	0.081(0.032)***	0.037(0.038)ns
<i>Oa</i>	O_18	6	3.43	0.622	0.645	0.098(0.046)**	0.073(0.025)***	0.027(0.036)ns
<i>Oa</i>	O_20	16	5.46	0.768	0.809	0.132(0.042)***	0.072(0.025)***	0.065(0.037)*
<i>Oa</i>	O_21	12	3.80	0.584	0.668	0.194(0.056)***	0.101(0.028)***	0.103(0.046)**
<i>Oa</i>	O_23	4	2.18	0.369	0.485	0.229(0.099)***	0.060(0.044)***	0.181(0.110)**
<i>Oa</i>	O_28	4	2.52	0.408	0.416	0.132(0.061)**	0.110(0.024)***	0.025(0.075)ns
<i>Oa</i>	O_32	15	4.32	0.623	0.701	0.196(0.067)***	0.092(0.036)***	0.115(0.066)**
<i>Oa</i>	O_34	7	2.46	0.218	0.332	0.404(0.055)***	0.059(0.037)***	0.368(0.061)***
<i>Oa</i>	O_37	18	5.91	0.769	0.815	0.156(0.046)***	0.098(0.026)***	0.064(0.035)*
<i>Oa</i>	O_38	9	3.61	0.298	0.569	0.528(0.044)***	0.114(0.034)***	0.467(0.037)***
<i>Oa</i>	O_47	11	4.20	0.701	0.733	0.108(0.047)***	0.064(0.025)***	0.046(0.038)ns
<i>Oa</i>	Multilocus	153	3.35	0.484	0.546	0.188 (0.141-0.255)***	0.089 (0.079-0.100)***	0.109 (0.060-0.178)***

<i>Le</i>	L_10	7	4.22	0.411	0.628	0.495(0.049)***	0.223(0.044)***	0.350(0.046)***
<i>Le</i>	L_11	4	3.47	0.364	0.603	0.486(0.049)***	0.178(0.039)***	0.374(0.052)***
<i>Le</i>	L_15	7	3.29	0.340	0.535	0.505(0.050)***	0.227(0.055)***	0.360(0.043)***
<i>Le</i>	L_16	7	3.92	0.341	0.572	0.528(0.038)***	0.231(0.050)***	0.387(0.032)***
<i>Le</i>	L_17	11	4.54	0.435	0.669	0.478(0.042)***	0.181(0.036)***	0.362(0.037)***
<i>Le</i>	L_18	14	3.96	0.363	0.538	0.474(0.050)***	0.232(0.040)***	0.315(0.055)***
<i>Le</i>	L_19	7	3.16	0.289	0.470	0.489(0.063)***	0.200(0.057)***	0.361(0.061)***
<i>Le</i>	L_23	11	3.76	0.376	0.563	0.471(0.054)***	0.221(0.049)***	0.321(0.047)***
<i>Le</i>	L_33	16	5.25	0.438	0.668	0.459(0.042)***	0.205(0.036)***	0.320(0.043)***
<i>Le</i>	L_35	9	3.68	0.388	0.558	0.456(0.054)***	0.206(0.045)***	0.314(0.048)***
<i>Le</i>	L_38	5	3.35	0.324	0.527	0.480(0.065)***	0.190(0.047)***	0.357(0.065)***
<i>Le</i>	L_40	18	4.67	0.431	0.661	0.441(0.050)***	0.182(0.038)***	0.318(0.055)***
<i>Le</i>	L_42	8	3.27	0.344	0.507	0.416(0.043)***	0.133(0.028)***	0.325(0.039)***
<i>Le</i>	L_45	20	5.05	0.442	0.675	0.448(0.040)***	0.172(0.037)***	0.335(0.051)***
<i>Le</i>	L_48	3	1.03	0.007	0.007	—	—	—
<i>Le</i>	Multilocus	147	3.77	0.353	0.545	0.460 (0.446-0.474)***	0.173 (0.159-0.187)***	0.347 (0.334-0.359)***

For *L. europaeus*, allelic richness per locus was comprised between 3.16 and 5.25 (**Table 2**). Expected heterozygosity ranged from 0.470 to 0.695. In contrast to *O. aquatica*, all loci significantly deviated from HW expectations: single-locus F_{IS} values were high but demonstrated low between-value variance, ranging from 0.314 to 0.387 with a mean multilocus estimate of 0.347 ($P < 0.001$, see **Table 2** and **Table S1**). Using the classical relationship ($s = 2F_{IS}/(1 + F_{IS})$) expected for a mixed-mating species with populations at genetic equilibrium (Hartl & Clark 1997), a broad level of selfing would be of 0.51. As would be expected for a species with high propensity for selfing, single-locus F_{ST} estimates were high (twice as much as *O. aquatica* F_{ST} estimates) and ranged from 0.133 to 0.232 with a mean multilocus estimate of 0.173 (all at $P < 0.05$). Among the 756 comparisons, mean pairwise F_{ST} between populations ranged from -0.030 to 0.787 (84.6% significant at $P < 0.05$) (see **Figure S5B**).

III.2. Genetic affinities among populations

For *O. aquatica*, The ΔK statistic showed a modal $K = 4$: non-spatially explicit Bayesian clustering analysis therefore classified the whole data set into four genetically distinct *O. aquatica* population groups (**Figure 2A**, **Figure S1A**). The K vs. ΔK distribution was multimodal with another mode at $K = 10$ suggesting a further hierarchical structure with more subtle genetic structuring (**Figure S1A**). The isolated population located in the western portion of the study area was clearly separated from the central section which contained the greatest number of populations (**Figure 2B**). This central area was divided into three clusters, with a northern and southern genetic cleavage, and an isolated population with probability membership that departed from the other two clusters. Three

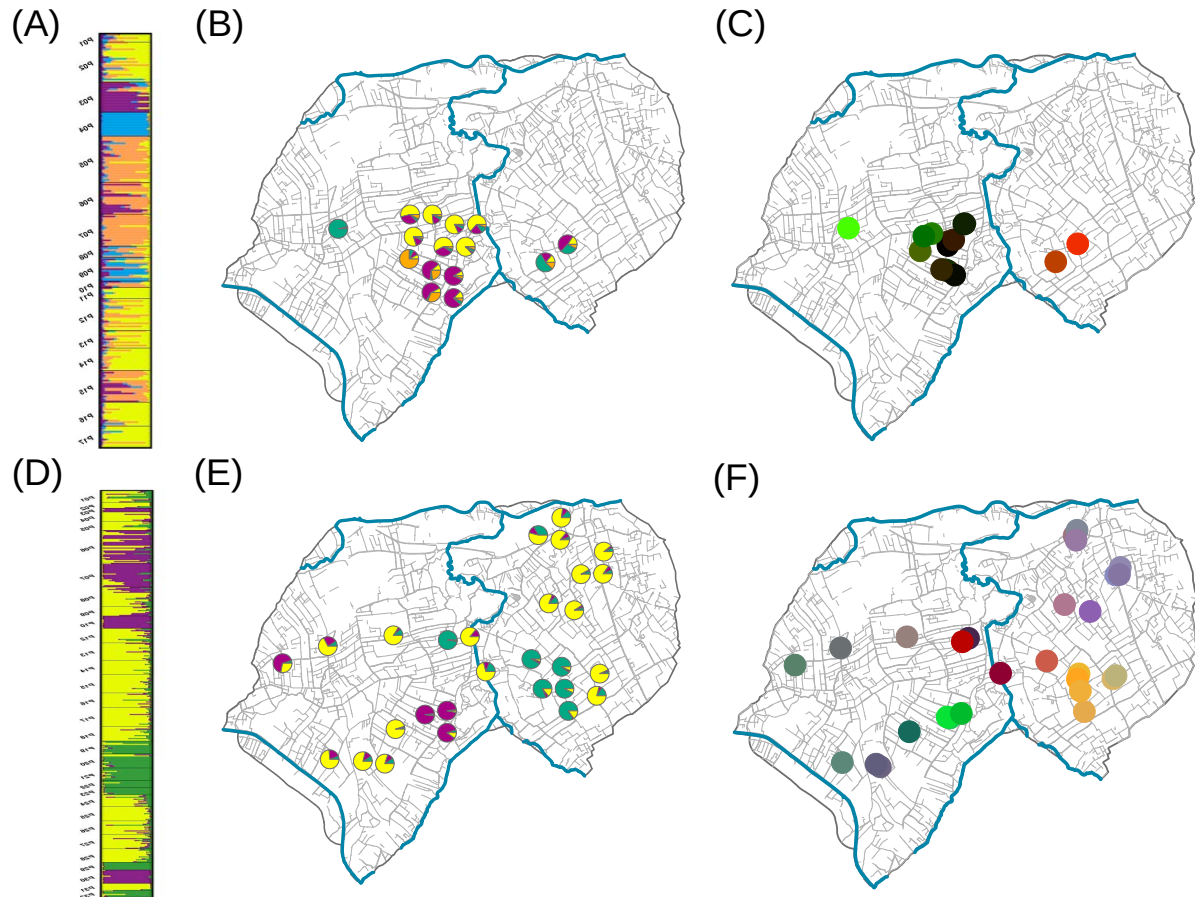


Figure 2: Bayesian clustering results for *O. aquatica* (A-B) and *L. europaeus* (D-E). A, D: Assignment probabilities of individual memberships of individuals into the first modal K values for *O. aquatica* (A, $K=4$) and *L. europaeus* (D, $K=3$). Each individual is represented by a thin horizontal line (y axis) partitioned into a number of coloured segments that represent the individual's estimated membership fraction to the best number of inferred cluster in each species. B, E: Map of mean population membership probabilities for *O. aquatica* (B, $K=4$) and *L. europaeus* (E, $K=3$). Some population localizations have been adjusted slightly in order to avoid superposition. Genetic distinctiveness is revealed by a colour plot synthesizing the first three axes of the sPCA analyses performed for *O. aquatica* (C) and *L. europaeus* (F). Each of the three axes was plotted on a red, green, and blue colour scale, and the intensity of the colour is proportional to the spatial principal component scores at each of the spatial population coordinates

remaining populations, located on the east side of the Lawe River, appeared genetically admixed between the different clusters.

sPCA analysis based on the best connection network (neighbourhood by distance with a maximum distance of 2500 m) failed to show a significant global structure ($P=0.082$) but results were clearly in accordance with the Bayesian clustering. Only the two first sPCA axes accounted for the spatial genetic pattern in the data ($I = 0.813$, $\text{var} = 0.157$ and $I = 0.224$, $\text{var} = 0.139$, respectively). The first axis separated populations located on both sides of the river, while the second axis isolated the most western population from other *O. aquatica* populations (**Figure S2B-C**). sPCA analysis thus emphasized the separation between populations located in the central part of the study area, which hosts the main group of *O. aquatica* individuals, and the two peripheral population groups, as shown in **Figure 2C**.

For *L. europaeus*, the most likely number of clusters was identified as $K = 3$ (**Figure 2D**, **Figure S1B**). Mapping of mean population membership probabilities then revealed the occurrence of two genetically distinct populations groups in the central study area, once again on either side of the Lawe River (**Figure 2E**). The remaining cluster included all other populations, some of which were admixed with the first two distinct groups of populations depicted.

sPCA analysis revealed a significant global structure ($P=0.045$) that indicated a more subtle genetic structuring when compared to Bayesian clustering. The first axis of the sPCA ($I = 0.847$, $\text{var} = 0.382$) captured 32.3% of the global spatial pattern. Scores from this first principal component depicted a genetic discontinuity separating populations located on both west and east sides of the Lawe River. (**Figure S2E**). The second axis ($I = 0.756$, $\text{var} = 0.222$) split the first group including the south-west and north-east populations, proximal to the largest cluster identified by Bayesian clustering, and a second group covering the central populations, including both central clusters depicted by Bayesian clustering (**Figure S2F**). The colour plot summarizing the first three axes of the sPCA clearly individualized these two central groups from the remaining populations (**Figure 2F**).

III.3. Fine-scale spatial genetic structure

Overall, we found a general process of isolation by distance due to spatially restricted gene flow for both species. For *O. aquatica*, Mantel tests of association revealed a significant relationship between all tested geographical distances and pairwise D_{CE} genetic distances (**Table 2**). The oriented network distance, as well as the resistance distance, was not the best fit to our genetic data. Instead, the neighbourhood, to a distance of 2500 m, exhibited the highest correlation ($r_z = 0.74$, $P < 10^{-3}$). In the same manner, spatial autocorrelation analysis featured an isolation-by-distance process, regardless of the geographical distance used. Nonetheless, average kinship coefficients among individuals dropped to zero differentially; spatial autocorrelation threshold distances were at least twice as large when considering distances along ditches (1285 m) as compared to Euclidean distances (540 m) (**Figure 3A,C**). In addition, spatial autocorrelation was observed until 203 resistance distance units (**Figure 3E**). Mapping of connections among populations using the along-ditches' distance threshold revealed a pattern of genetic connectivity concordant with Bayesian clustering results, that connected more closely the western and southern central clusters in the central area (**Figure S3A,B**). Based on the threshold resistance distance, the western and southern clusters of the central area were also connected, but not the different populations forming the northern cluster, except those located very close to each other (**Figure S3C**).

For *L. europaeus*, only geographical distances along the oriented ditch network, the resistance distances and the distances along the 1500 m connection network were significantly correlated with pairwise D_{CE} genetic distances (**Table 2**). Spatial correlograms revealed the presence of a positive spatial genetic structure for distances largely exceeding those observed for *O. aquatica*, up to 2200 m for Euclidean distances and 4250 m along the ditch network when taking into account the current orientation (**Figure 3B,D**). In contrast, the threshold resistance distance was almost the same as for *O. aquatica* (**Figure 3F**), and connections based on this distance linked only close populations, when compared to those based on distances along the ditch network (**Figure S3F**).

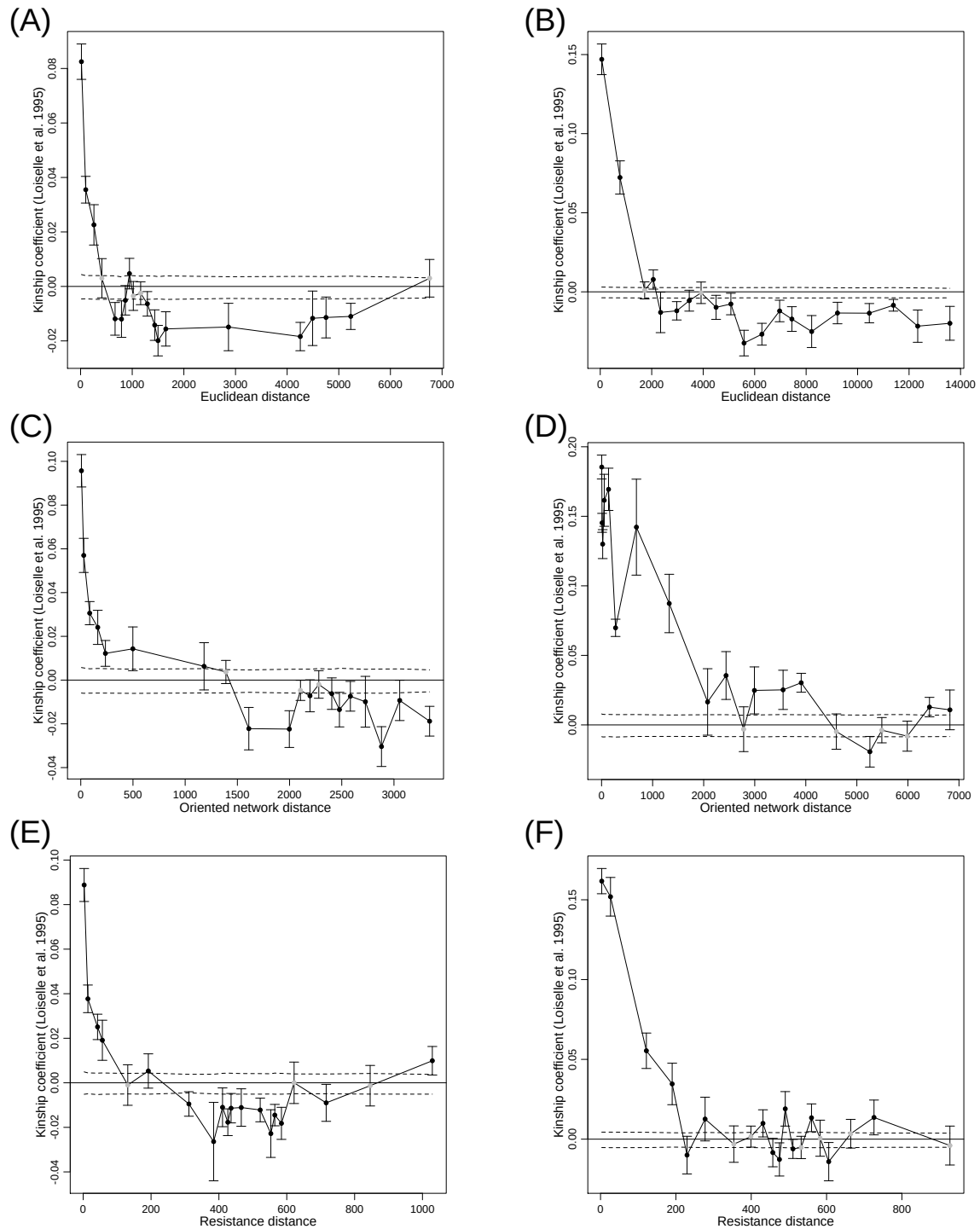


Figure 3: Spatial autocorrelograms depicting the relationship between pairwise kinship coefficients (Loiselle *et al.* 1995) among individuals and geographical distances among sampled individuals for *O. aquatica* (A, C, E) and *L. europaeus* (B, D, F). A-B: Euclidean distances. C-D: geographical distances along the oriented ditch network. E-F: resistance distances based on circuit theory, taking into account all possible pathways connecting populations along the ditch network. Dotted lines represent the 95% confidence intervals bracketing the null hypothesis of no significant spatial genetic

structure obtained from 9999 permutations. Black dots: $P < 0.05$; grey dots: non significant.

III.4. Influence of local and landscape-derived variables on genetic diversity

For *O. aquatica*, levels of genetic diversity were found to be significantly lower in populations located on road verge ditches as compared to populations situated on ditches located apart from roads (**Figure 4A**). No significant effect of the adjacent composition and connectivity of the surrounding ditch network was found on F_{IS} values, suggesting these parameters did not influence inbreeding levels in *O. aquatica* populations (**Table 3**). However, levels of allelic richness (Ar) and expected heterozygosity (He) were significantly and positively impacted by the surrounding ditch network within the 500 and 1000 m catchment areas (**Table 3** and **Figure 4B**). The proportion of adjacent crops and the number of intersections within the 500 m catchment area also increased Ar and He for *O. aquatica*. Genetic diversity was reduced in relation to the proportion of culverts and adjacent roads within the 500 m catchment areas. A rising amount of connected ditches surrounding sampled populations increased their genetic diversity within the 500 m catchment area. In addition, levels of Ar increased with the proportion of grasslands in the 1000 m catchment area (**Table 3**). Mapping the geographical distribution of mean allelic richness across populations highlighted the higher genetic diversity observed in the central group, either in the northern or southern cluster, as determined by Bayesian clustering (**Figure S4A**).

For *L. europaeus*, mean levels of genetic diversity were higher in populations located along ditches with flowing water when compared to populations located on stagnant ditches (**Figure 4C**). Mean F_{IS} estimates were negatively impacted by a higher number of ditches adjacent to roads in the 500 and 1000 m catchment areas, suggesting that an increased proportion of ditches adjacent to roads reduces inbreeding for this species (**Figure 4D**). An increasing number of culverts within both the 500 and 1000 m catchment areas also negatively influenced *L. europaeus* genetic diversity metrics (Ar and He), along with F_{IS} values for the 500 m catchment area. In addition, an increased ditch length in the 1000 m catchment area was associated with a rise in He , while an increased number of

intersections had the opposite effect within the 100 and 1000 m areas (Table 3). The map representing the geographical repartition of allelic richness over populations illustrates the highest levels of genetic diversity within the largest cluster identified by both Bayesian clustering and sPCA, as compared to both central, smaller clusters (Figure S4B).

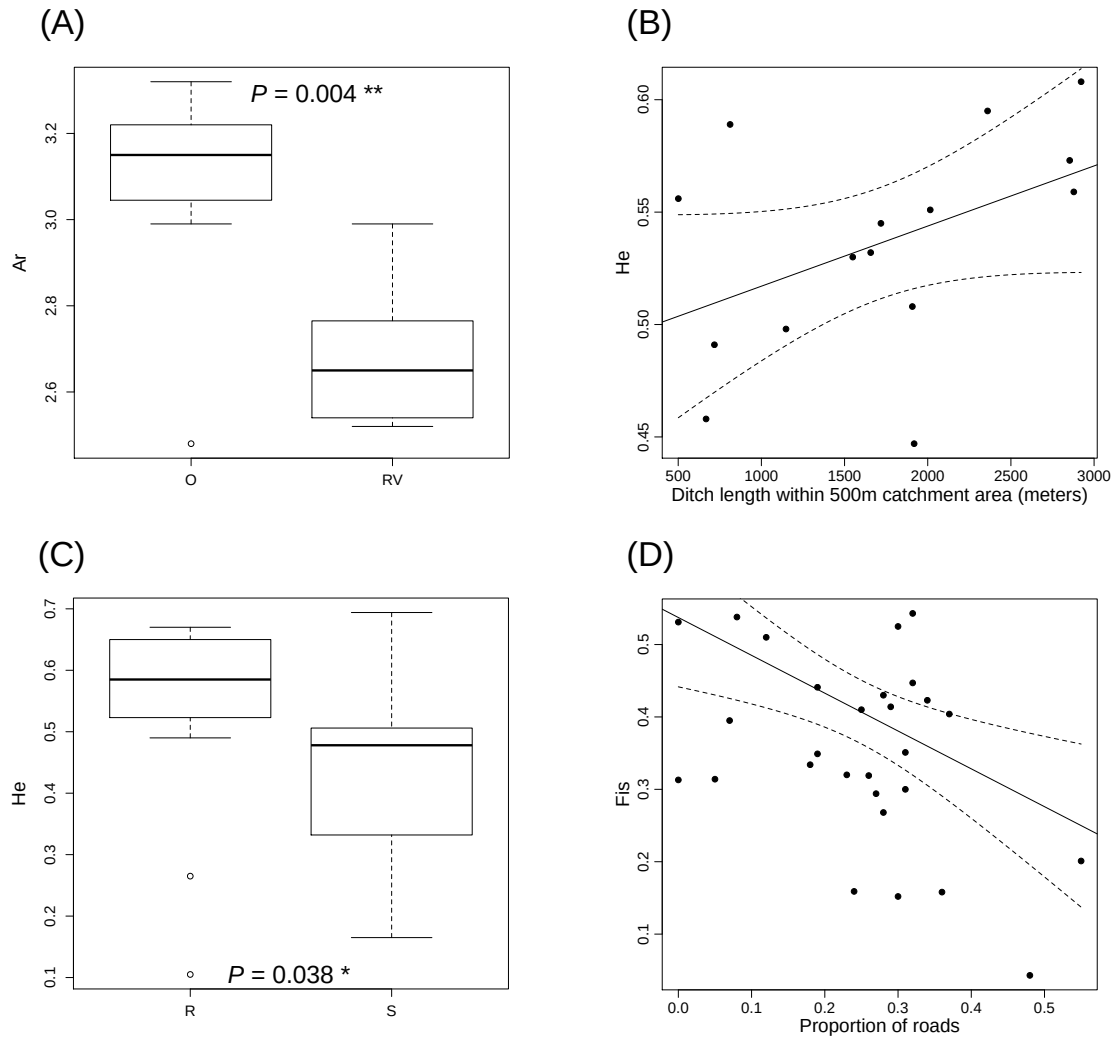


Figure 4: Relationships between genetic diversity and ditch network properties for *O. aquatica* (A-B) and *L. europaeus* (C-D). A: Boxplot illustrating the variation of mean levels of allelic richness in *O. aquatica* in road verge ditches (RV) as compared to ditches located apart from roads (O). P-values from the Wilcoxon tests are shown on the graphs. B: Linear regression of expected heterozygosity (*He*) with respect to ditch length within the 500 m catchment areas. Correlation coefficients R^2 are shown on the graphs, along with the significance of the variable in the approximate average “best” GLM model: *, $P < 0.05$; ***, $P < 0.001$.

$P < 0.001$. C: Boxplot illustrating the variation of mean levels of allelic richness in *L. europaeus* in flowing water ditches (R) as compared to stagnant ditches (S). D: Linear regression of mean levels of F_{IS} in *L. europaeus* with respect to the proportion of roads within the 500 m catchment area surrounding the sampled populations of both species.

		A_r	H_e	F_{IS}
<i>Oenanthe aquatica</i>				
500m	Adj. crops	(+) **	(+) ***	—
	Adj. roads	(-) *	(-) **	—
	Ditch length	(+) **	(+) ***	—
	Prop. culverts	(-) *	(-) **	—
	Nb. intersections	(+) *	(+) **	—
1000m	Adj. crops	(+) ns	(+) ns	—
	Adj. grasslands	(+) *	(-) ns	—
	Adj. roads	(-) ns	(-) ns	—
	Ditch length	(+) *	(+) *	—
<i>Lycopus europaeus</i>				
100m	Adj. roads	—	(+) ns	—
	Nb. intersections	—	(-) *	—
500m	Adj. crops	—	—	(+) ns
	Adj. grasslands	—	—	(-) ns
	Adj. roads	(+) ns	(+) ns	(-) *
	Adj. woods and fallow lands	—	(-) ns	—
	Prop. culverts	(-) *	(-) **	(-) *
	Nb. intersections	—	(-) ns	—
	Ditch length	(-) ns	—	(+) ns
1000m	Adj. crops	—	—	—
	Adj. grasslands	—	—	(-) ns
	Adj. roads	(+) ns	—	(-) **
	Adj. woods & fallow lands	(-) ns	—	—
	Ditch length	—	(+) *	(+) ns
	Nb. intersections	(-) ns	(-) **	—
	Prop. culverts	(-) **	(-) **	—

Table 3: Results for generalized linear models of the effects of ecological variables (adjacent land-use and network connectivity descriptors) characterizing the surrounding ditch network on estimates of within-population genetic diversity (A_r and H_e) or intra-population departures from Hardy-Weinberg (F_{IS} values). Adj.: adjacent; prop.: proportion.

IV. Discussion

IV.1. Genetic structure of *O. aquatica* and *L. europaeus* populations

In narrow linear habitats like ditches, wetland plant species generally occur at low densities. Reduced population sizes are therefore expected to enhance the effects of genetic drift. Concordantly, we showed a substantial genetic differentiation and a small-scaled spatial genetic structure for both *O. aquatica* and *L. europaeus* populations located in an intensive agricultural area.

Oenanthe aquatica populations corresponded to a metapopulation structure with a “central” group hosting the majority of the populations, and additional, more isolated satellite populations. Further, a clear genetic discontinuity corresponded to a physical barrier to seed dispersal, the Lawe River, which disrupted the genetic connectedness among populations. On a smaller scale, the central group itself was split into three genetically distinct entities, which was consistent with the spatial scale of positive kinship along the ditch network. Finally, the genotypic structure was suggestive of a predominantly outcrossing mating system. Thus, efficient pollen dispersal mediated by insects may mitigate drift effects due to low population densities. This may explain both the moderate, although significant, level of nuclear genetic differentiation and the relatively high level of genetic diversity observed for *O. aquatica* (Hamrick & Godt 1996; Nybom 2004).

In sharp contrast, *L. europaeus* yielded elevated F_{IS} estimates across loci that suggested high inbreeding rates. The mating system is likely to influence mean levels of kinship among individuals, especially in anthropogenic, disturbed habitat where reproductive assurance by selfing may compensate for reduced outcrossing due to pollen limitation (Eckert *et al.* 2010). Self-fertilization may enhance both the genetic variance among separate populations and the potential for spatial isolation by distance because it decreases the average pollen dispersal distance and increases random genetic drift effects (Heywood 1991; Vekemans & Hardy 2004). Concordantly, *L. europaeus* populations were

highly genetically structured (mean $F_{ST}=0.173$) and displayed significant kinship structure, as expected for perennial species undergoing significant selfing (Hamrick & Godt 1996). This high level of genetic differentiation was partly driven by the presence of the Lawe River which, once again, appears as a barrier to seed dispersal. It is worth noting that *L. europaeus* metapopulation structure did not show a strict geographical clustering because distal populations were clustered together with high membership probabilities. A possible explanation for this pattern is seed transfer due to agricultural machinery or sediment transport, as this kind of human-mediated dispersal have been shown to contribute significantly to seed dispersal (Strykstra *et al.* 1997; Auffret & Cousins 2013a).

Finally, both species are short-lived perennials (or a possible annual in the case of *O. aquatica*) and a short period of localized dispersal events would be sufficient for local spatial genetic structure to occur (e.g. De Cauwer *et al.* 2010). A kinship structure was observed for both species, featuring a striking isolation-by-distance process that emphasizes the predominant role of ditches as an avenue for efficient gene flow.

IV.2. Ditches as dispersal corridors for hydrochorous plant species in agricultural landscapes

Although resistance distances based on circuit theory have been shown to be good predictors of gene flow among populations (McRae 2006), resistance distances across the ditch network performed poorly when compared to shortest path oriented distances along the network. For both species, maximum distances where average kinship coefficients dropped to zero increased twofold when considering distances along oriented ditches as compared to Euclidean distances. This highlighted (i) the key corridor role played by ditches in shaping and facilitating gene flow patterns, although effects were species-specific, and (ii) the relevance of this metric for estimating the functional connectivity among populations.

As semi-natural linear pathways within the agricultural matrix, native and introduced vegetation occurring on ditch banks may enhance pollinators' movements among habitat patches, as shown for other linear landscape elements (Cranmer *et al.* 2012; Van Rossum & Triest 2012). In addition, water flow is also expected to facilitate seed dispersal. In our

case study, both species showed different genetic patterns, with the local genetic neighbourhood of *O. aquatica* extending to approximately 1200 m along the network, while the *L. europaeus* neighbourhood went much further, up to 4 km. These differences presumably arose because *L. europaeus* occurred in large ditches with flowing water, while *O. aquatica* was generally restricted to stagnant ditches. In rivers and streams, the dispersal of propagules along a uni-directional lotic system is expected to cause downstream accumulation of genetic diversity (Ritland 1989; Lundqvist & Andersson 2001; Love *et al.* 2013). For *L. europaeus*, this phenomenon may explain the pivotal effect of distance parameters, taking into account the ditch network structure and the lack of isolation by distance using Euclidean metric. However, generalisations can be misleading. Indeed, studies on genetic structure of riparian and aquatic species often failed to find evidence of downstream accumulation, suggesting the existence of strong upstream compensatory mechanisms and the role of metapopulation dynamics in creating complex genetic patterns (Honnay *et al.* 2010). In contrast to *L. europaeus*, *O. aquatica* was found almost exclusively in stagnant ditches, where wind may drive hydrochorous propagule dispersal. Several studies have shown that wind-driven hydrochory can be efficient, but with lower observed dispersal distances than observed in lotic systems (Soomers *et al.* 2010, 2013a). These findings are consistent with our results, where neighbourhood distances were two-fold greater for *L. europaeus* compared to *O. aquatica*.

IV.3. Influence of landscape features on inbreeding and genetic diversity

Adjacent land-use and connectivity variables significantly impacted genetic diversity in *O. aquatica* and *L. europaeus* populations. For both species, an increase in the number of connected ditches to a medium and/or large scale caused a concurrent rise in genetic diversity. Larger catchment areas, with more connected ditches, thus appeared more favourable for hosting genetically sustainable populations. Conversely, a higher proportion of culverts in the surrounding ditch network resulted in a reduction of genetic diversity. This inverse relationship may occur because culverts convert open ditch segments into unsuitable habitats for plant species and might act as filters to seed dispersal (Soomers *et al.* 2010). In contrast, both of the studied species responded

differently to the amount of intersections within these catchment areas. More intersections increased genetic diversity in *O. aquatica*, probably due to increased dispersal possibilities, which ameliorated the adverse impact of reduced water flow in stagnant ditches. The opposite effect was observed in *L. europaeus*, for which these connections mostly reflect intersections with smaller ditches less likely to host large populations.

Both local and large-scale characteristics of land-use elements adjacent to ditches were also found to impact levels of genetic diversity in *O. aquatica* and *L. europaeus*. The proportions of adjacent landscape elements impacting the genetic diversity of both species were mostly acting at a large scale, which is consistent with the enhanced genetic neighbourhood depicted by variation in average kinship coefficients among individuals. This emphasizes the sensitivity of wetland species to structural elements of the ditch network quite distant from their population of origin (e.g. Schleuning *et al.* 2011).

Oenanthe aquatica populations had a reduced genetic diversity when they were located on road verges. Such ditches are mown frequently (2-3 times a year). Flowering individuals of *O. aquatica* are thus more likely to be cut by successive mowing. In addition, a negative effect of the proportion of ditches adjacent to road verges on levels of genetic diversity was observed up to 500 m around sampled populations. If mowing of suitable roadside habitat patches prevents or reduces seed production, such patches would appear as complete or partial sinks within the metapopulation (Pulliam 1988). Catchment areas surrounded by important quantities of ditches adjacent to road verge may thus be more likely to suffer from propagule drain, or even endure complete isolation (Kawecki 2008). In contrast, for *L. europaeus*, a higher proportion of ditches bordering roads up to 1 km around sampled populations reduced observed F_{IS} values, suggesting a limitation of inbreeding. This could be due both to enhanced seed and vegetative propagule dispersal along ditch banks by mowing machinery. The differences in response between these two species suggests the need for thoughtful evaluation with regard to management practices in roadside ditches, as a “one size fits all” approach may prove counter-productive.

IV.4. What makes ditches “good” corridors for wetland plant species?

Our results suggested that, while ditches appeared as efficient corridors for wetland plant species, their effectiveness is species-specific, and particularly dependent on plant life-history traits. Linear elements, therefore, cannot efficiently promote movement for all species, but favour certain dispersal traits (von der Lippe & Kowarik 2012; van Dijk *et al.* 2014). Planning of management or restoration actions should include a preliminary reflection on which species group is likely to be favoured for any given management activity.

In the case of *O. aquatica*, a modification of mowing practises on roadside ditches could enhance the reproduction of individuals located on road verge ditches, which may allow these populations to increase in size and enlarge the existing metapopulation network through increased seed dispersal. Our results further suggested that, when selecting sites for plant reintroduction, the surrounding network characteristics should be taken into account, especially its structure and amount of connected ditches.

Conclusion

Our study highlighted the crucial role of ditches, often considered as marginal and remnant habitats, in the conservation of wetland plant species. In an intensive agricultural landscape, the studied ditch network was found to host populations of wetland plants with substantial genetic diversity, even in the case of *O. aquatica*, a protected species with declining populations. These ditches also served as key corridors that differentially enhanced plant dispersal, depending on species' life history traits. Our conclusions thus support the idea that landscape linear elements may contribute to land-sharing of biodiversity with anthropogenic activities, including intensive agriculture, and that they are key elements of green veinings.

Acknowledgements

The authors would like to thank M. Cosquer, P. Defives, R. Demarle, F. Bac for their help with sample collection, and A. Gareil, S. Mahé, G. Seimandi-Corda and S. Dreano for laboratory assistance. The present study was financially supported by the French Nord-Pas de Calais Region (CorEcol project).

Data Archiving

DNA sequences: Genbank accessions KJ946205-KJ946220 (*O. aquatica*) and KJ946221-KJ946235 (*L. europaeus*).

Coordinates of sample locations and nuclear genetic data are available in DRYAD: doi: xxx. (*O. aquatica*) and DRYAD: doi: xxx. (*L. europaeus*)

Authors Contributions

CM, AE, FB designed the study; LFB, CM, AE, FB and JFA conducted the sampling and landscape characterization; LFB and JFA designed nuclear microsatellite loci; LFB performed molecular genotyping; LFB, CM, AE, FB and JFA analysed data and wrote the manuscript; all authors approved the manuscript.

Supplementary material

Table S1: Population labels, geographical coordinates, sample size (N) and summary of basic genetic diversity parameters for 16 and 15 nuclear microsatellite loci among 14 and 26 populations of *O. aequatica* (*Oa*) and *L. europaeus* (*Le*), respectively. Only populations characterized by at least seven genotyped individuals are included in this Table. Number of alleles (N_A), mean number of alleles (MN_A), allelic richness (A_r), observed heterozygosity (H_o), expected heterozygosity (H_e) and F_{IS} estimate (a measure of departures from panmixia within populations).

Species	Population	Latitude	Longitude	N	N_A	MN_A	A_r	H_o	H_e	F_{IS}
<i>Oa</i>	PO_02	677204.934956	7055551.56724	25	89	5.56	3.15	0.517	0.551	0.064(ns)
<i>Oa</i>	PO_03	676435.194883	7055300.06033	19	56	3.50	2.52	0.358	0.498	0.287(***)
<i>Oa</i>	PO_04	674452.419162	7055927.74032	15	50	3.12	2.54	0.454	0.491	0.079(ns)
<i>Oa</i>	PO_05	677208.171363	7054740.38680	29	93	5.81	3.25	0.550	0.573	0.042(ns)
<i>Oa</i>	PO_06	677141.273704	7054771.47790	20	86	5.37	3.32	0.533	0.608	0.127(ns)
<i>Oa</i>	PO_07	677390.788730	7054626.11532	20	70	4.37	2.99	0.444	0.559	0.211(***)
<i>Oa</i>	PO_08	680793.293498	7055493.67887	7	63	3.93	3.19	0.500	0.589	0.150(ns)
<i>Oa</i>	PO_09	680185.271421	7054995.89021	15	75	4.68	3.10	0.496	0.556	0.113(ns)
<i>Oa</i>	PO_11	677202.394458	7055446.42221	7	47	2.94	2.48	0.402	0.447	0.109(ns)
<i>Oa</i>	PO_12	677363.195711	7055604.13954	20	81	5.06	2.99	0.481	0.530	0.095(ns)
<i>Oa</i>	PO_13	676757.765102	7055777.53034	11	58	3.62	2.76	0.439	0.532	0.183(ns)
<i>Oa</i>	PO_14	676535.773932	7055705.68856	14	59	3.68	2.65	0.492	0.508	0.035(ns)
<i>Oa</i>	PO_15	677028.143069	7054782.85282	20	77	4.81	3.15	0.550	0.595	0.079(ns)
<i>Oa</i>	PO_16	677642.595396	7056046.00696	15	63	3.93	2.77	0.523	0.545	0.043(ns)
<i>Oa</i>	PO_17	677668.956773	7056047.37782	13	57	3.56	2.54	0.427	0.458	0.072(ns)
<i>Le</i>	PL_01	680621.398728	7059772.69327	12	47	3.13	2.90	0.385	0.478	0.201 (ns)
<i>Le</i>	PL_04	677708.747907	7056942.62464	10	53	3.53	3.22	0.300	0.523	0.441 (*)
<i>Le</i>	PL_05	681691.284826	7055827.63194	9	48	3.20	3.05	0.295	0.498	0.423 (*)
<i>Le</i>	PL_06	672925.589472	7056205.02395	34	79	5.26	3.85	0.511	0.621	0.159 (*)
<i>Le</i>	PL_07	677197.054551	7054748.98791	25	69	4.60	2.37	0.302	0.541	0.447 (*)
<i>Le</i>	PL_08	674181.565122	7056678.84759	20	87	5.80	4.49	0.397	0.658	0.404 (*)
<i>Le</i>	PL_09	674229.790587	7053520.8918	10	83	5.53	4.85	0.593	0.694	0.152 (ns)
<i>Le</i>	PL_10	677120.890981	7054775.59373	13	46	3.06	2.80	0.323	0.490	0.351 (*)
<i>Le</i>	PL_12	680701.785072	7059917.92404	15	81	5.40	4.42	0.458	0.666	0.320 (*)
<i>Le</i>	PL_13	680674.883962	7059644.33236	18	81	5.40	4.20	0.448	0.647	0.314 (*)
<i>Le</i>	PL_14	681770.167142	7058686.26922	15	50	3.33	3.04	0.267	0.557	0.531 (*)
<i>Le</i>	PL_15	681893.655300	7058892.84894	19	71	4.73	3.91	0.460	0.663	0.313 (*)

Le	PL_16	681869.914454	7058699.28324	15	73	4.86	4.09	0.316	0.670	0.538 (*)
Le	PL_17	681063.148954	7057682.53325	20	65	4.33	3.68	0.393	0.585	0.334 (*)
Le	PL_18	680356.117584	7057872.69169	15	78	5.20	4.30	0.480	0.650	0.268 (*)
Le	PL_19	680903.342196	7054924.71557	13	56	3.73	3.31	0.379	0.550	0.319 (*)
Le	PL_20	680756.368825	7055962.66039	15	56	3.73	3.27	0.324	0.560	0.430 (*)
Le	PL_21	680711.195895	7055817.16383	13	54	3.60	3.17	0.277	0.505	0.525 (*)
Le	PL_22	680793.072247	7055492.40857	7	43	2.87	2.87	0.267	0.523	0.510 (*)
Le	PL_23	679866.670775	7056318.37656	8	21	1.40	1.38	0.075	0.105	0.300 (ns)
Le	PL_24	678594.369673	7055978.47825	12	34	2.26	2.05	0.158	0.256	0.395 (*)
Le	PL_25	681776.827158	7055914.16029	15	49	3.26	2.89	0.436	0.514	0.158 (ns)
Le	PL_26	675275.534061	7053405.52497	14	80	5.33	4.34	0.378	0.635	0.414 (*)
Le	PL_27	675161.090234	7053475.98544	15	82	5.46	4.33	0.453	0.635	0.294 (*)
Le	PL_28	676012.425947	7056983.44415	14	79	5.26	4.16	0.424	0.655	0.349 (*)
Le	PL_29	677537.352077	7056848.23486	8	21	1.40	1.39	0.158	0.165	0.043 (ns)
Le	PL_30	677509.027118	7054874.84202	14	39	2.60	2.41	0.190	0.408	0.543 (*)
Le	PL_31	676076.242719	7054370.57474	7	32	2.13	2.13	0.162	0.265	0.410 (*)

Figure S1: Assignment results from Bayesian clustering following Pritchard *et al.* (2000) performed on *O. aquatica* (A) and *L. europaeus* (B). Mean ($\pm$ s.d.) probabilities of the data $\ln \Pr(X|K)$ over 30 replicated runs plotted as a function of the putative number of clusters K , and the standardized second-order rate of change of $\ln \Pr(X|K)$, ΔK , as a function of K .

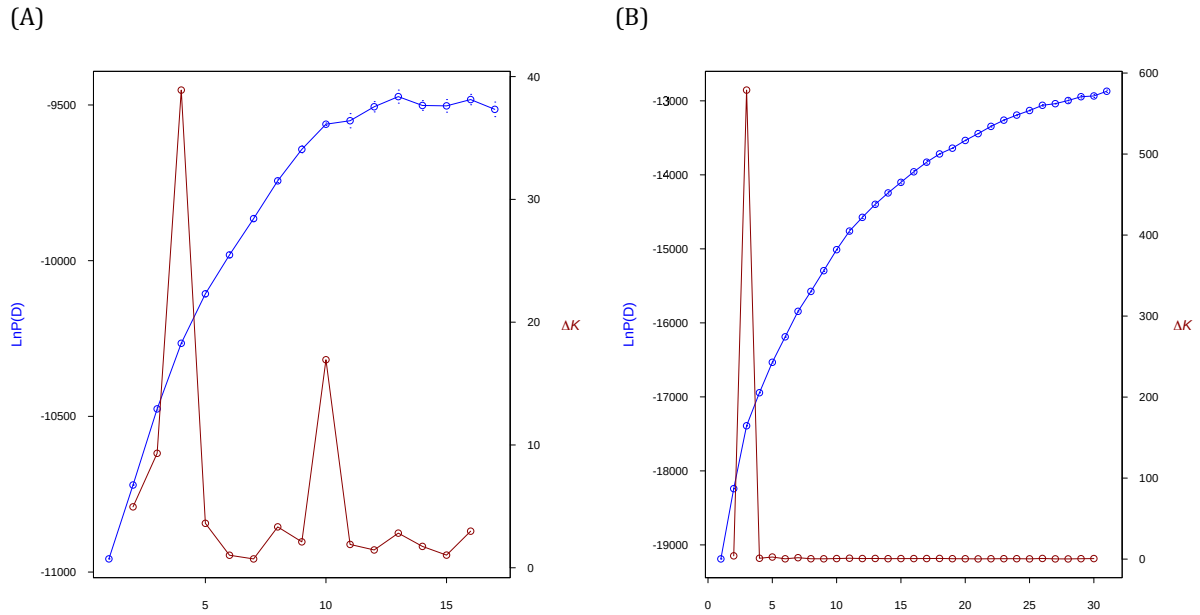


Figure S2: sPCA analysis results for *O. aquatica* (A-C) and *L. europaeus* (D-G). A, D: Connection networks used for subsequent sPCA analysis, i.e. neighbourhood by distance up to 2500 m for *O. aquatica* and 1500 m for *L. europaeus* respectively. B-C: Plots of the first two axes of the sPCA performed on the *O. aquatica* dataset (that had only two positive axes). E-G: Plots of the first three axes of the sPCA performed on the *L. europaeus* dataset.

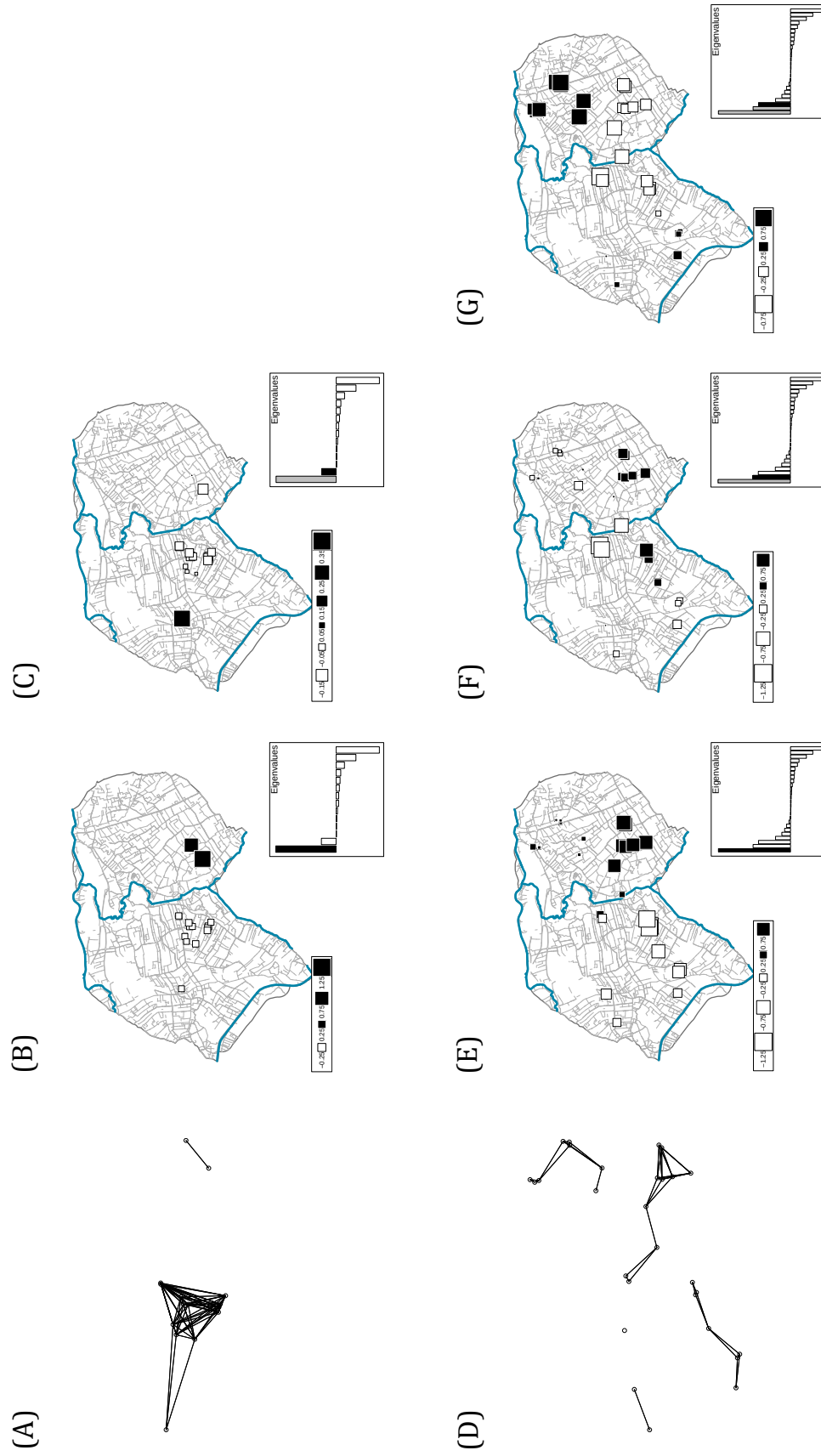


Figure S3: Connection maps considering threshold distances identified by spatial autocorrelograms for Euclidean distances (A, D), distances along the ditch network (B, E), resistance distances (C, F), for *O. aquatica* (A-C) and *L. europaeus* (D-F).

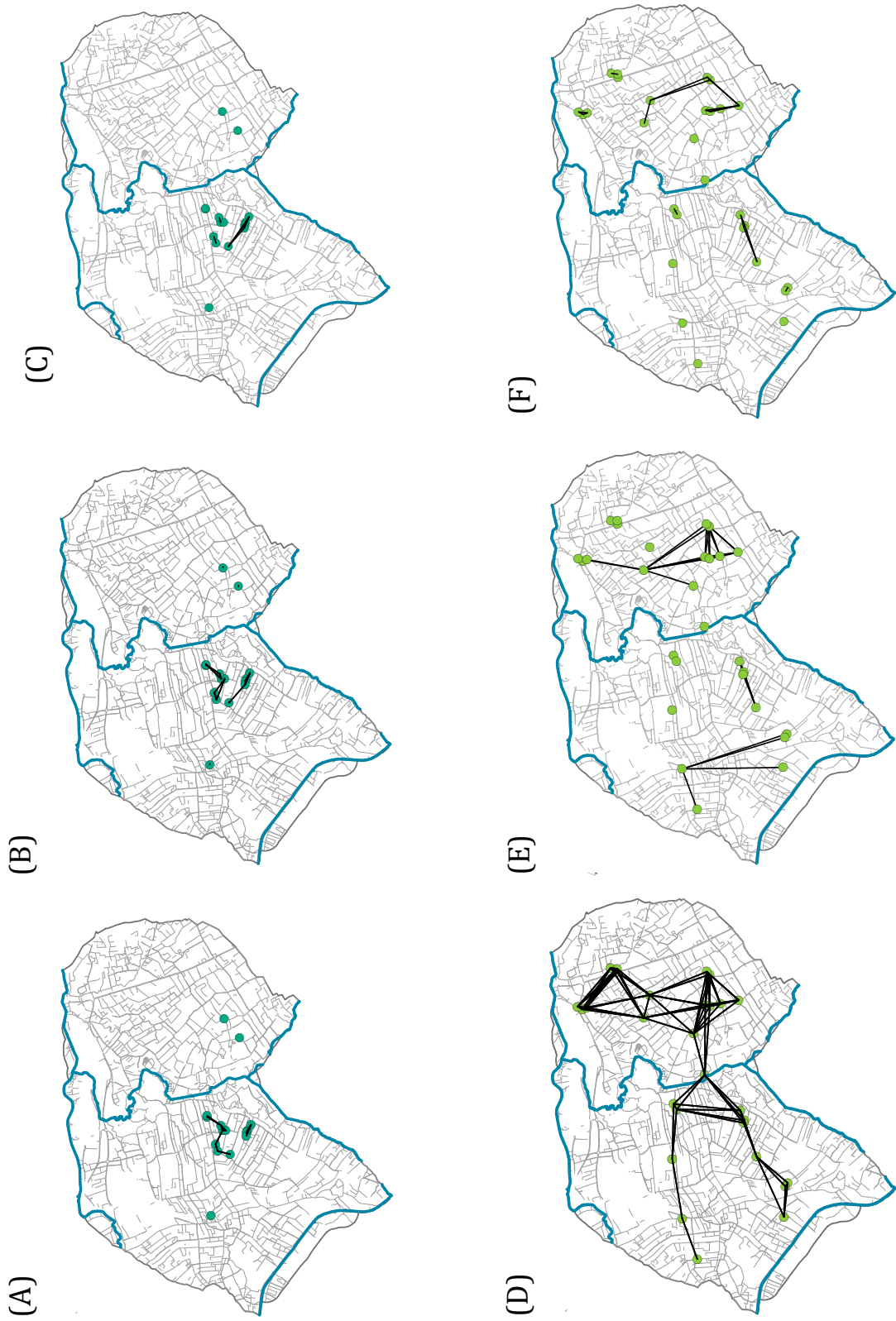


Figure S4: Map of sampled populations of *O. aquatica* (A) and *L. europaeus* (B) displaying mean levels of allelic richness (A_r) as proportional circles for each population.

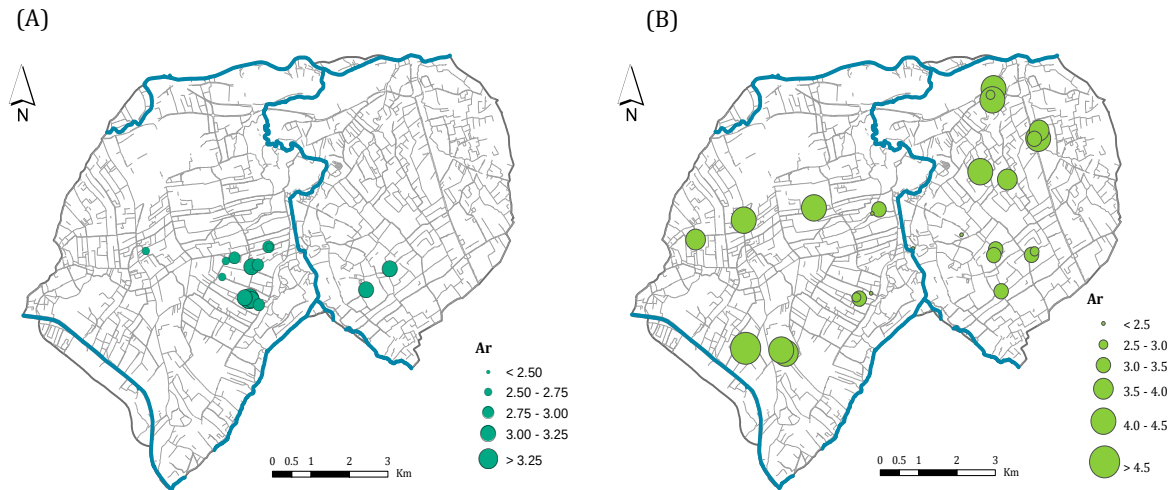
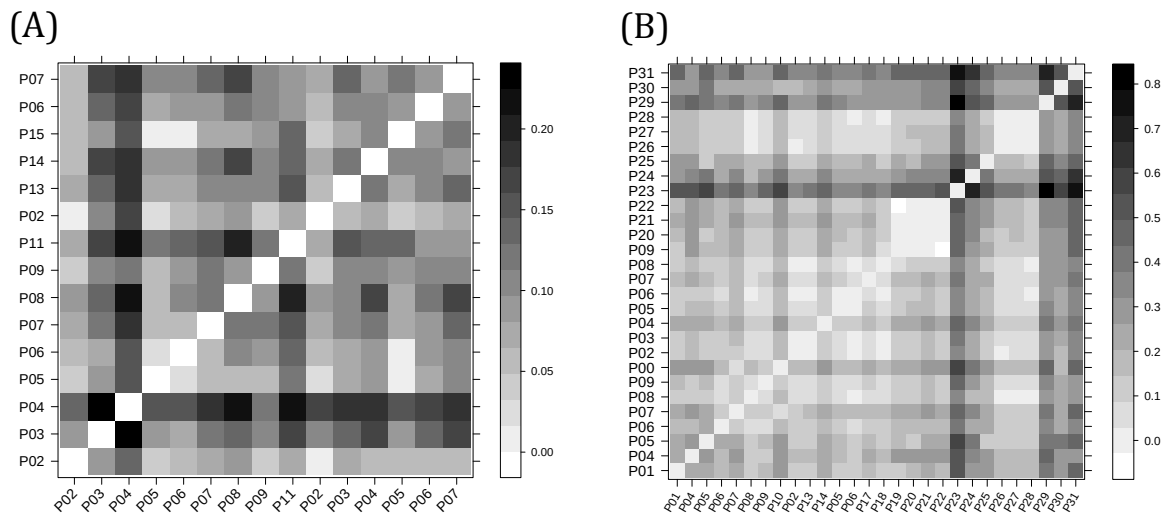


Figure S5: Graphical representation of pairwise F_{ST} between populations for *O. aquatica* (A) and *L. europaeus* (B). Darker cells indicate higher F_{ST} value



Chapitre 4

Rôle des traits de dispersion des espèces végétales dans la réponse aux modifications de connectivité dans les paysages agricoles

Résumé du chapitre

Dans les chapitres 2 et 3, nous avons vu qu'au sein d'un paysage agricole fragmenté, les fossés étaient susceptibles de jouer un rôle de corridor de dispersion pour les espèces végétales hydrochores, impactant à la fois la structuration des métacommunautés et les flux de gènes entre populations. Les résultats obtenus par le biais des deux approches utilisées suggèrent toutefois que l'efficacité de dispersion des espèces dépend de leurs traits de dispersion.

L'écologie fonctionnelle a permis des avancées majeures dans la compréhension des mécanismes impliqués dans l'assemblage des communautés. La majorité des travaux de recherche se sont cependant focalisés sur l'échelle de la communauté locale. Au niveau d'intégration supérieur, la métacommunauté, les facteurs influençant la dispersion des espèces entre communautés locales peuvent ainsi contribuer à la sélection de certaines stratégies de dispersion. Au sein des paysages, la connectivité peut moduler la dispersion des espèces. La connectivité étant une mesure intégrative, différentes composantes de la connectivité du paysage sont donc susceptibles de sélectionner des traits de dispersion spécifiques. Dans ce chapitre 4, nous avons donc cherché en premier lieu à :

- (1) comprendre si la connectivité jouait un rôle de filtre de dispersion impactant la structure fonctionnelle des assemblages d'espèces végétales à l'échelle du paysage,
- (2) à identifier des traits de réponse à ce filtre de dispersion, afin de comprendre quelles stratégies étaient sélectionnées par la perte de connectivité dans les paysages agricoles intensifs.

Dans un premier temps, nous avons analysé l'impact de la connectivité du réseau de fossés sur la diversité fonctionnelle des traits de dispersion au sein des métacommunautés. L'hypothèse testée est que la réduction de la connectivité au sein des paysages réduit la diversité fonctionnelle des traits de dispersion en agissant comme un filtre fort de la structuration des assemblages d'espèces.

Pour ce faire, la diversité fonctionnelle de 27 métacommunautés hydrochores de berges de fossés a été calculée pour trois traits caractérisant la dispersion des graines,

englobant plusieurs étapes du processus de dispersion : la production de graines, leur flottabilité, et leur poids. Des modèles nuls ont été utilisés pour quantifier la convergence ou la divergence fonctionnelle pour chaque trait, et identifier si les changements observés étaient plutôt dus à un turnover d'espèces ou à des modifications d'occurrence. Enfin, quatre mesures de connectivité ont été calculées pour caractériser le réseau de fossés entourant chaque métacommunauté, afin de rechercher un lien entre la connectivité du réseau et la diversité fonctionnelle de chaque trait.

Nos résultats montrent que :

- (1) A l'échelle de la métacommunauté, les changements de diversité fonctionnelle des traits de dispersion sont dus à des changements d'occurrence des espèces entre les communautés locales, plutôt qu'à la disparition d'espèces et à leur remplacement par d'autres.
- (2) Une connectivité plus faible du réseau de fossés induit une convergence fonctionnelle pour la production de graines et la flottabilité, tandis qu'une divergence fonctionnelle est observée pour la masse des graines lorsque la connectivité est forte.

Nos résultats indiquent que la réduction de la connectivité contribue à structurer la diversité fonctionnelle des métacommunautés végétales, particulièrement par le biais de changements d'occurrence des espèces. Cette connectivité réduite induit une convergence fonctionnelle pour certains traits de dispersion. A l'inverse, des paysages plus connectés favorisent une structure aléatoire de la diversité fonctionnelle, voire une divergence. La diversité fonctionnelle apparaît donc comme une approche efficace pour analyser les mécanismes déterminant les effets de la fragmentation sur la biodiversité. (**Favre-Bac et al., soumis à *Journal of Ecology***).

Dans le cadre d'une seconde étude, nous avons cherché à mieux caractériser les traits de dispersion susceptibles de répondre à la diminution de la connectivité. Nous avons en particulier cherché à savoir si la sensibilité des espèces à une réduction de la connectivité était déterminée par leurs traits de dispersion.

Afin de caractériser la sensibilité des espèces à la diminution de la connectivité, nous avons mesuré trois variables caractérisant la connectivité du réseau de fossés de vingt-sept sites de 0.5 km² : le linéaire de fossés connectés, le nombre d'intersections et le nombre de busages, à trois échelles différentes. Par des analyses multivariées, nous avons enfin calculé, à partir de ces mesures et de l'occurrence de 17 espèces hydrochores dans les différents sites, 9 estimateurs de la réponse des espèces à la connectivité, un par composante et par échelle. Parallèlement, nous avons échantillonné les graines de ces 17 espèces et avons mesuré expérimentalement cinq traits impliqués dans différentes phases de la dispersion (poids, indice de forme de la graine, flottabilité, prise au vent et germination).

Nos résultats montrent que :

- (1) Tous les traits, à l'exception du poids des graines, sont significativement reliés à au moins une des composantes de la connectivité du réseau de fossés. La morphologie des graines est influencée par les trois mesures de connectivité du réseau, tandis que les trois autres traits dépendent d'une ou deux mesures de connectivité. Les réseaux comprenant de nombreux busages hébergent des espèces ayant des graines plus allongées et flottant plus longtemps, alors que l'on retrouve dans les réseaux de fossés moins étendus des espèces aux graines plus rondes, dispersant plus rapidement sous l'effet du vent. Les réseaux présentant moins d'intersections favorisent les espèces aux graines plus rondes et à la flottabilité réduite.
- (2) Ces réponses sont dépendantes des échelles pour les différentes mesures de connectivité.

Nos résultats suggèrent que la perte de connectivité joue un rôle de filtre sur les traits de dispersion des espèces. La réponse des espèces hydrochores à la perte de connectivité dépend des composantes de la connectivité étudiées, qui peuvent soit favoriser des stratégies de dispersion à longue distance (dans le cas d'une réduction de connectivité liée à la présence d'un plus grand nombre d'obstacles partiels) soit au contraire avantager des stratégies de dispersion à courte distance (dans le cas d'une réduction de la taille du

réseau ou du nombre d'intersections). La connectivité apparaît donc comme une mesure complexe, susceptible de contribuer significativement à la structuration des assemblages de plantes dans les paysages agricoles fragmentés. (**Favre-Bac et al., *In prep.*, PlosOne**).

Nos résultats indiquent que la réduction de la connectivité filtre les traits de dispersion des espèces végétales, en favorisant une distribution large des espèces ayant de bonnes capacités de dispersion dans ces paysages et en limitant les autres. L'approche fonctionnelle apparaît donc comme efficace pour analyser les mécanismes déterminant les effets de la fragmentation sur la biodiversité.

Connectivity drives the functional diversity of plant dispersal traits in agricultural landscapes: the example of ditch metacommunities

Submitted to *Journal of Ecology*

Lisa FAVRE-BAC ¹, Cendrine MONY ¹, Françoise BUREL ¹, Gaëtan SEIMANDI-CORDA¹ & Aude ERNOULT ¹

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université Rennes 1

Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France.



Abstract

1. Functional ecology has contributed to major advances in the understanding about community assembly mechanisms, but research has primarily focused on the local community scale. At the upper integration level, metacommunities, we expect that the functional diversity of plant assemblages is not random and that fragmentation, through connectivity loss, may reduce functional diversity by filtering plant dispersal traits.

2. We studied the impact of connectivity on the functional diversity of the assemblages of ditch plant dispersal traits at the metacommunity scale. We characterised the functional diversity of 27 ditch bank metacommunities for three seed traits encompassing the whole dispersal process: production, buoyancy and weight. We computed four connectivity variables based on the ditch networks surrounding each metacommunity. Null models were designed to quantify functional convergence or divergence for each trait, and to identify whether these changes were due to species turnovers or occurrence shifts. We analysed the effect of connectivity on these variations in functional diversity.

3. At the metacommunity scale, changes in the functional diversity of dispersal traits were due to modifications in the occurrence of species within local communities, rather than by species turnover. Lower ditch network connectivity induced functional convergence for seed production and seed buoyancy, while higher ditch network connectivity reduced this filter, or even lead to functional divergence in seed weight.

4. *Synthesis.* Our results indicate that, at the metacommunity scale, reduced connectivity acts as a filter on the dispersal traits of plant species, promoting the broad distribution of species with efficient dispersal abilities in such landscapes. Thus, functional diversity appears to represent an efficient approach for analysing the mechanisms underlying the effects of fragmentation on biodiversity.

Keywords: Habitat fragmentation, dispersal filter, dispersal traits, hydrochory, seeds, aquatic systems, plant strategy.

I. Introduction

Functional ecology has received increasing interest since the 1990s, and has contributed to major advances in the understanding about community assembly mechanisms and ecosystem functioning (de Bello *et al.* 2006; Laliberté *et al.* 2010). When considering plants, community functional diversity notably appears as a key driver of community response to land-use and climate change (Lavorel & Garnier 2002; Laliberté *et al.* 2010; Mayfield *et al.* 2010). The functional diversity of local plant communities has been shown to depend on different ecological filters that select particular sets of species from the regional species pool (Keddy 1992; Lortie *et al.* 2004), including abiotic factors (e.g. nutrient concentration in soils, Helsen *et al.* 2014; soil depth, Bernard-Verdier *et al.* 2012; disturbance intensity, Diaz *et al.* 2007) and biotic factors (e.g. competition intensity, Amarasekare 2003; facilitation effects, Bruno, Stachowicz & Bertness 2003). Strong environmental filtering often leads to convergent trait values within the community (van der Valk 1981; Weiher & Keddy 1995; Grime 2006), whereas competition induces divergent trait values that reduce similarity among species (MacArthur & Levins 1967; Pacala & Tilman 1994; Wilson 1999; Grime 2006). Therefore, existing studies have noticeably improved our understanding about processes involved in local assembly rules.

A third filter also contributes to community structure by determining which species are able to reach a particular community, either due to dispersal possibilities or chance events (Lortie *et al.* 2004). This filter mainly depends on factors acting at larger scales, which may, thus, impact plant species assembly at the upper integration level (Algar *et al.* 2011). Metacommunities are defined as sets of local communities connected by the dispersal of multiple interacting species (Wilson 1992). Dispersal is a strong determinant of metacommunity structure, impacting, for example, demography and species interactions (Leibold *et al.* 2004; Mouquet *et al.* 2006; Vandvik & Goldberg 2006). Plant dispersal depends on a combination of traits that determine plant propagule production and propagule type (e.g. sexual vs. vegetative), in addition to spatial (e.g. distance, directionality) and temporal (e.g. duration, number of dispersal events) characteristics

(Hughes *et al.* 1994; Nathan & Muller-Landau 2000). By acting directly on the dispersal abilities of organisms, landscape connectivity, defined as “the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches” (Taylor *et al.* 1993), may select for specific trait values that optimise particular metacommunity structures; thus, enabling the survival of species at the landscape scale (Mayfield *et al.* 2006; Damschen *et al.* 2008). In particular, landscape connectivity may act as a filter on the dispersal possibilities of individuals, with the latter being directly determined by dispersal traits (Purschke *et al.* 2014). However, research on metacommunity functional diversity is still in the early stages and, to our knowledge, only a few studies have investigated the impact of landscape features on dispersal traits at the plant metacommunity level, with contrasting results (Alignier *et al.* 2012; Duflot *et al.* 2014). Landscapes with restricted connectivity should not only select dispersal vector type, but should exert a strong filtering effect on dispersal strategies, leading to functional convergence. Assessing this variation in dispersal trait filtering would help improve our understanding about how the selection of dispersal strategies contributes to plant metacommunity responses to landscape fragmentation.

Our study aimed to investigate the functional diversity of dispersal traits among plant metacommunities in an intensive agricultural landscape, and its response to landscape connectivity. We specifically focused on ditch bank plant communities for several reasons: (1) in this drained, intensive agricultural area, ditch banks represent a major non-crop refuge for biodiversity, and create dense networks of interconnected moist habitats, (2) most ditch plant species are able to disperse through hydrochory, which may enable long-distance dispersal, and (3) habitat connectivity in this system is, therefore, indisputably linked with ditch network connectivity. By assessing the metacommunity functional diversity of hydrochorous species seed dispersal traits in relation to ditch connectivity, we specifically investigated the following hypotheses: (1) the functional diversity of dispersal traits within metacommunities is non-random because it is shaped by factors acting at the landscape scale, and (2) the connectivity of the ditch network contributes to this landscape filter; thus, reduced connectivity may act as a filter leading to convergence in dispersal trait values within metacommunities.

II. Material and Methods

II.1. Study area

The 83 km² study area is located in Northern France (50° 38' 36.72" N, 2° 46' 28.23" E and 50° 32' 50.09" N, 2° 35' 40.70" E) and is characterised by flat topography. Intensive agricultural fields dominate the landscape (62.4%), whereas semi-natural areas (grasslands, waste lands and woods) are relictual and scattered (15.3%). However, this drained river floodplain has a dense ditch network that covers 642 linear kilometres and has been shown to host regionally declining and protected wetland plant species (**Figure 1**). Metacommunity species composition and landscape connectivity were characterised in twenty-seven 500 m x 500 m sites distributed over the whole study area (**Figure 1**).

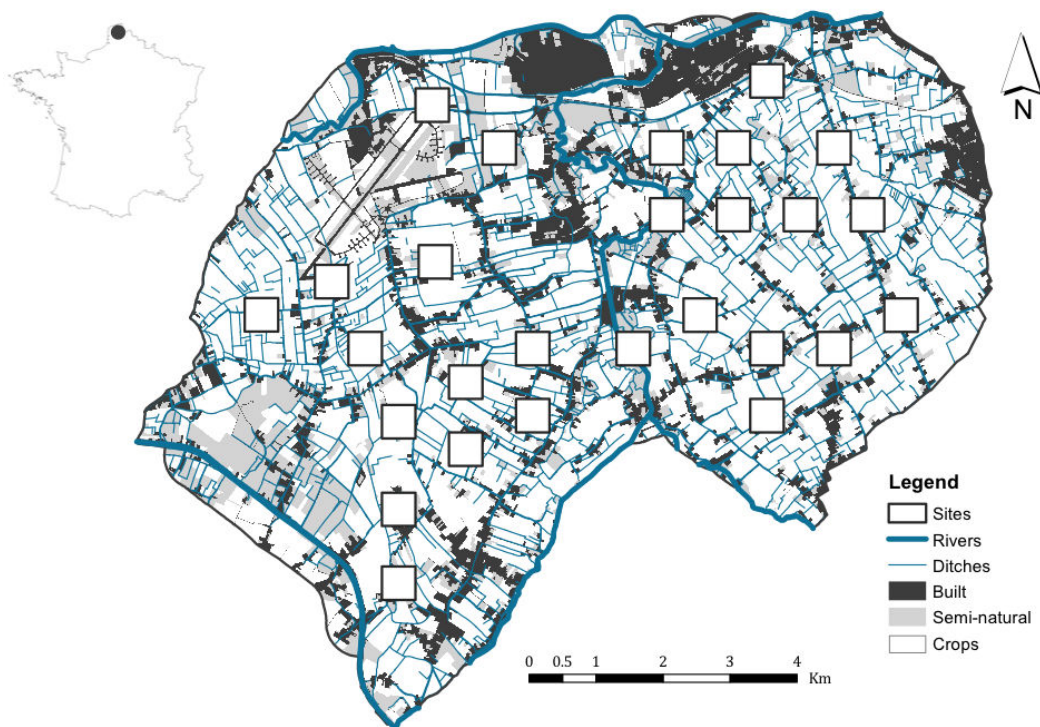


Figure 1: Map of the study area (Nord - Pas de Calais, northern France) presenting the sampling design of landscape sites.

II.2. Connectivity variables

The ditch network was digitised from 2009 aerial photographs obtained from the French Institut Géographique National (IGN). Culverts located on the network were also mapped. This ditch network dataset was used to calculate, within each site, four variables characterising the connectivity of the network hosting the metacommunity. First, total ditch length, as an estimate of global dispersal possibilities within the site. Second, the number of culverts, as a measure of potential obstacles to seed dispersal (Soomers *et al.* 2010). Third, the number of intersections, as an estimate of the branching of the network. We considered only network nodes with at least three ditches. Intersections may have contrasted roles, whereby they may either enhance dispersal possibilities by favouring connectivity between communities located on distinct ditches or they may represent propagule traps. Fourth, the number of distinct network subunits (i.e. ditch network sections) that are disconnected from each other within a single site. As ditches are expected to constitute dispersal corridors, disconnected network subunits are expected to be subject to reduced propagule exchange compared to connected ditches. Thus, this index is an estimate of the network's fragmentation. These variables were computed using ArcGIS 10.1 (ESRI, Redlands, CA).

II.3. Plant species composition

To sample metacommunity composition, nine ditch banks were selected within each site (for more details, see Favre-Bac *et al.* 2014). A vegetation survey was conducted on each bank ($n = 243$) between mid-May and August, 2012. For each sampled ditch, the presence and absence of all plant species was recorded within a 20 m long plot, the width of which varied for each ditch bank (mean plot width 2.3 m $\pm$ 1.0 m). We focused our study on hydrochorous plant species for two main reasons: (1) relatively environmentally homogenous species pools appear to produce better results in studies using null community sampling to assess functional community structure (de Bello 2012), and (2) due to the rarity of moist habitats within our study area, these species are

essentially restricted to the ditch network, and are more likely to be influenced by its connectivity. Hydrochorous species were selected based on data available in the LEDA traitbase (Kleyer *et al.* 2008).

II.4. Trait selection

We selected traits related to hydrochorous dispersal. We primarily focused on seed traits, as a propagule trap experiment set up in our study area showed that seeds are largely dominant over vegetative propagules among the dispersed propagules (unpublished results). We characterised specific traits based on data originating from trait databases: namely, seed production, seed buoyancy and seed weight. First, seed production was characterised using the mean number of seeds per plant (LEDA traitbase, Kleyer *et al.* 2008). Higher seed production is expected to increase dispersal efficiency by enabling the colonisation of more micro-sites (Thompson *et al.* 2002; Boedeltje *et al.* 2003). This trait was available for 84.1 % of species. Second, seed buoyancy was estimated as the percentage of floating seeds after one week spent into the water (obtained by compiling data originating from the LEDA traitbase and from Boedeltje *et al.* 2003). In a slow-flowing or stagnant water system, seed buoyancy may condition dispersal distances by enabling stranded seeds to move back into the water and disperse further during the dispersal season (Chang *et al.* 2008). Data were available for 72.8 % of species. Third, mean seed weight reflects either seed size (which may influence the position of seeds within the water column and the likelihood of their becoming stranded on banks or by obstacles, Schneider & Sharitz 1988) or the amount of reserves, both of which conditioning establishment success (Cornelissen *et al.* 2003). Mean seed weight was obtained from the Bioflor traitbase (Kühn *et al.* 2004), and data were available for 85.9 % of species. The three selected traits were not correlated ($R^2 \leq 0.01$).

II.5. Functional diversity characterisation

For each metacommunity and each of the three selected traits, we calculated Rao's quadratic entropy (referred to as Rao index from this point onwards) as a

measurement of functional diversity (Rao 1982; Ricotta 2005). This index represents the average dissimilarity between species pairs in a community, and is calculated from a dissimilarity matrix based on trait values, as follows:

$$Rao = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

where p_i and p_j are the proportions of the i -th and j -th species in a community, respectively, and d_{ij} is the dissimilarity between species i and j . The Rao index is among the key indexes recommended for studying community assembly, as its robustness has been shown to persist under various ecological conditions (Mouchet *et al.* 2010; Mason *et al.* 2013). The index was calculated in R 3.1.1 (R Core Team) using the FD package (Laliberté & Legendre 2010).

II.6. Statistical analysis

II.6.1. Null model testing of functional convergence or divergence

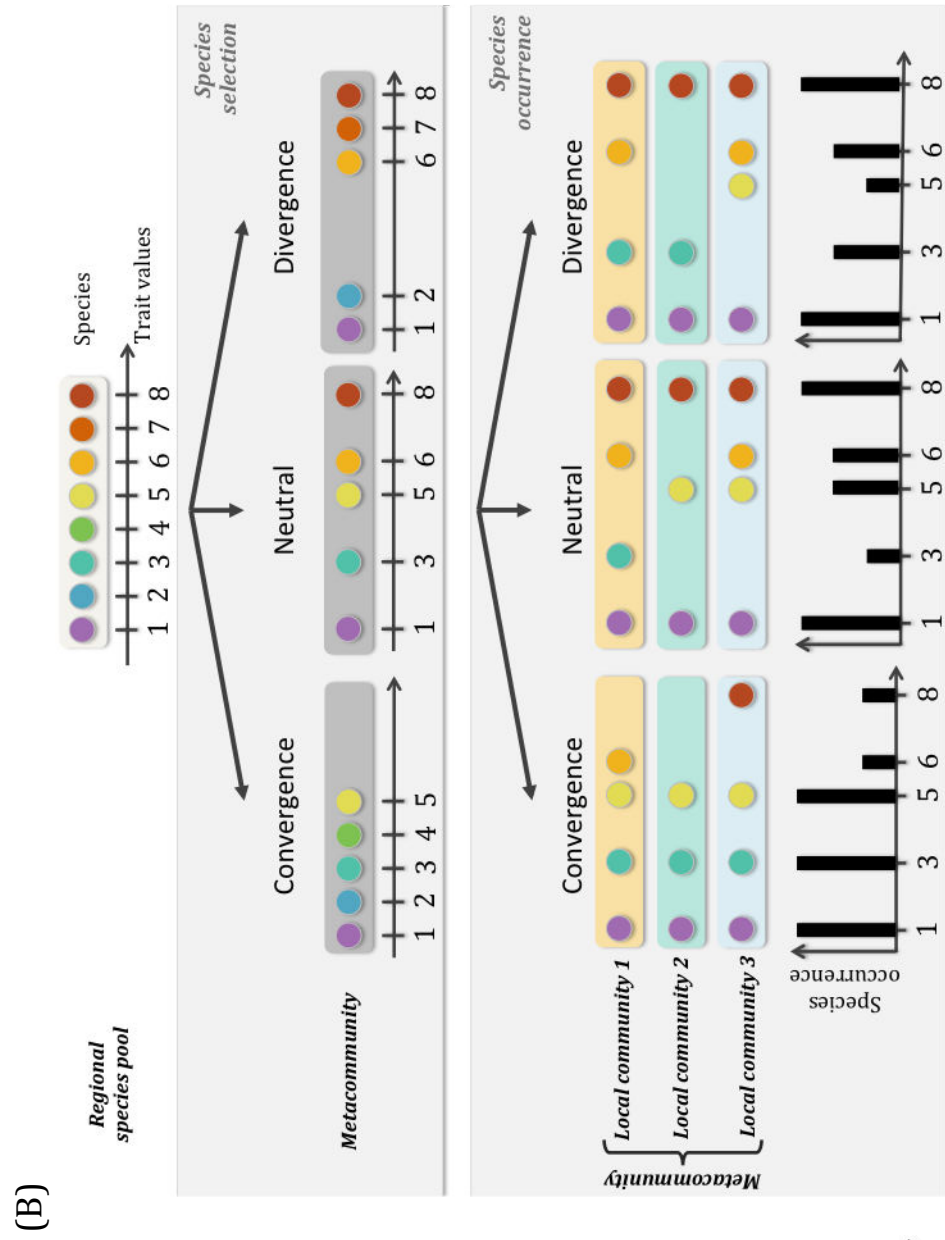
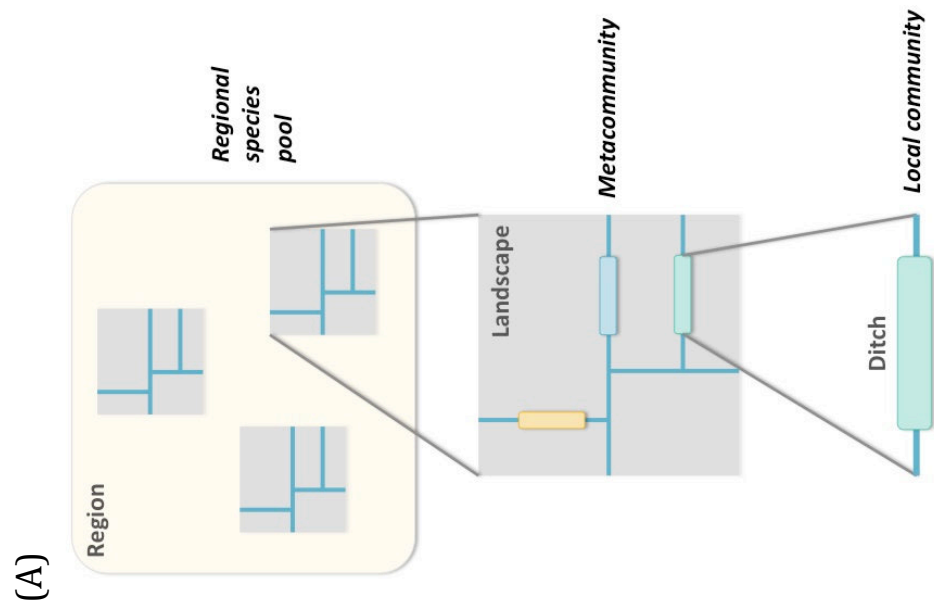
To test our first hypothesis, we used null model testing to assess the probability that observed functional diversity indexes are stronger or weaker than expected under a null distribution from a regional species pool (Mason *et al.* 2008). This species pool included all the hydrochorous species found among at least one of the 27 metacommunities. The Rao index was then calculated for each simulated community, and the observed value was compared to this null distribution.

We used two different null models (adapted from the scripts of Bernard-Verdier *et al.* 2012) to investigate whether the metacommunity functional diversity of dispersal traits is due to a modification in species identity (“Species selection model”) or occurrence within the metacommunity (“Species occurrence model”) (**Figure 2**).

The “*Species selection model*” was based on the random sampling of species (same occurrence within the local communities, but changes in species identity) within the regional species pool. This model aims to test the null hypothesis that species found in the regional species pool are randomly distributed among metacommunities and do not reflect the selection of particular dispersal strategies based on species turnover. For

each trait and each metacommunity, 9999 metacommunities with the observed species richness were randomly sampled from the regional species pool.

Figure 2: A. Presentation of the different spatial scales. **B.** Schematic representation of the “species selection” and “species occurrence” null models.



The “*Species occurrence model*” randomises occurrence values between species in each given metacommunity (same species identity, but with changes in their occurrence across local communities). This model aims to test the null hypothesis that species are randomly distributed among local communities constituting the metacommunity, without the predominance of particular dispersal strategies among all communities. To test for such effects, this model randomises observed occurrence values (the number of local communities where the species is present among the metacommunities, ranging from 1 to 9) among all species within each metacommunity 9999 times, before calculating the corresponding occurrence-weighted Rao index values.

For each metacommunity, each trait and each null model, we computed the Standard Effect Size (SES), which was calculated as (Gotelli & McCabe 2002):

$$SES = \frac{I_{obs} - I_{null}}{\sigma_{null}}$$

where I_{obs} is the observed functional index value, I_{null} is the mean of the null distribution and σ_{null} is its standard deviation. SES aims to quantify the direction and magnitude of each metacommunity’s Rao index compared to the null distribution. Negative SES values indicate functional convergence, whereas positive SES values reveal functional divergence. A Wilcoxon test was then applied to the SES values for each trait and each model to test whether they were significantly different from zero. This test allowed the presence of a significant non-random general pattern in metacommunity structure (i.e. global convergence or divergence) to be detected.

Null model analyses were performed using R 3.1.1.

II.6.2. Effect of ditch network connectivity on plant metacommunity functional diversity of dispersal traits

To test our second hypothesis, we analysed whether the strength of observed convergence or divergence varied along the connectivity gradient. When the Wilcoxon tests proved to be significant, we investigated the relationship between SES values and the four variables characterising ditch network connectivity using Generalised Linear Models (GLMs), with a Gaussian error distribution model. We used Multi-Model Inference (MMI) to identify the optimal set of connectivity variables for each

combination of traits and null model (Burnham & Anderson 2002). This approach involved ranking all the potential models from best to worst, then averaging the top models to obtain an approximated averaged “best” model. As Akaike’s Information Criterion (AIC) (Akaike 1974) may perform poorly if the sample size is too small compared to the number of parameters, the use of small sample AIC (AICc) is recommended in such cases (Hurvich & Tsai 1989; Burnham & Anderson 2002). Standardised linear average regression coefficients, weighted by AICc, were computed across all models that exhibited a $\Delta AIC < 4$ for each trait and each model (Burnham & Anderson 2002). Analyses were performed using R .3.1.1 with the MUMIN library.

II.7. Metacommunity weighted means

In addition, we calculated metacommunity mean trait values (weighted by species occurrence within metacommunities) for each trait and each metacommunity, and performed GLMs to identify relationships between these Metacommunity Weighted means (MWMs) and connectivity variables.

III. Results

III.1. Response scale of the metacommunity functional diversity of dispersal traits

For the “species selection model”, none of the three traits exhibited SES values significantly different from zero, meaning an overall absence of convergence or divergence of trait values when considering the presence/absence of species only (**Table 1**). For the “species occurrence model”, seed buoyancy and seed production were globally significantly convergent, whereas seed weight was globally significantly divergent (**Table 1** and **Figure 3**).

	<i>Species occurrence model</i>		
	Seed production	Seed buoyancy	Seed weight
Ditch length	ns	ns	(+) **
Number of culverts	ns	(-) *	ns
Number of intersections	(+) *	ns	ns
Number of subunits	(-) **	ns	ns

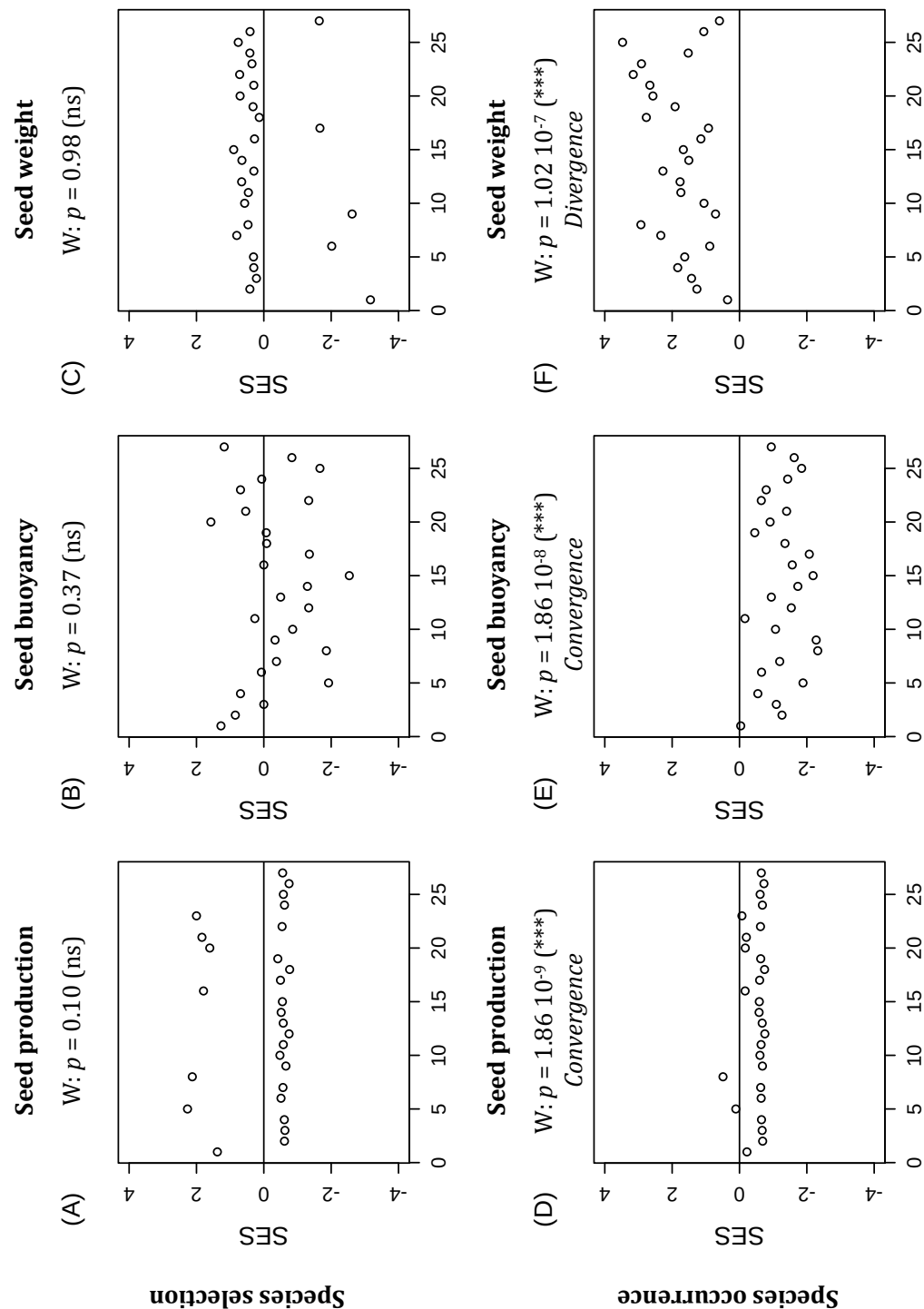
Table 1: Results of GLM regressions on Standard Effect Size (SES) values calculated for the Rao index for the species occurrence model and three different traits: seed production, seed buoyancy and seed weight. Signs in parentheses indicate whether the relationships are positive (+) or negative (-). Significance: ns, non significant; *, <0.05; **, <0.01.

III.2. Influence of ditch network connectivity on dispersal strategy diversity at the metacommunity scale

All Wilcoxon tests were non significant for the “species selection model”; thus, GLMs were not applied to these datasets. For the “species occurrence model”, the level of trait convergence for seed production and seed buoyancy, and trait divergence for seed

weight, was dependent on ditch network connectivity (**Table 1**). Convergence was stronger in landscapes with fragmented ditch networks characterised by more network

Figure 3: Metacommunities standard effect size (SES) obtained using the “species selection model” (A–C) and the “species occurrence model” (D–F) for each of the three traits: seed production (A and D), seed buoyancy (B and E) and seed weight (C and F). *P*-values of the Wilcoxon tests (*W*) are presented on top of each graph.



subunits and less intersections for seed production and a higher number of culverts for seed buoyancy. In contrast, for seed weight, divergence increased in landscapes with greater ditch length (**Table 1**).

III.3. Impact of ditch network connectivity on metacommunity weighted trait means

Metacommunities displayed lower aggregated seed production in landscapes with higher numbers of subunits and smaller amounts of intersections, whereas no significant effect of ditch network connectivity was found for seed buoyancy (**Table 2**). Aggregated seed weight increased with the total ditch length of the site; however, this result was an artefact, because this trait exhibits functional divergence in such landscapes.

	Seed production	Seed buoyancy	Seed weight
Ditch length	ns	–	(+) *
Number of culverts	ns	–	ns
Number of intersections	(+) *	–	ns
Number of subunits	(-) *	–	ns

Table 2: Results of GLM regressions on metacommunity-weighted means for three traits implied in hydrochorous dispersal: seed production, seed buoyancy and seed weight. Signs in parentheses indicate whether relationships are positive (+) or negative (-). Significance: ns, non significant; *, <0.05.

VI. Discussion

VI.1. Dispersal filtering induces non-random functional diversity through changes in species occurrence at the metacommunity scale

Our results showed the presence of a significant non-random structure of metacommunity functional diversity for all three considered dispersal traits. This non-random structure was due to a change in the spatial distribution of plant species within metacommunities (i.e. isolated species found in one or a few local communities, or species that were largely distributed across all local communities), rather than the turnover of species. This result indicates that certain dispersal strategies are overrepresented among the numerous local communities forming a metacommunity. These overrepresented strategies may improve the colonisation ability of the corresponding species, promoting their abundance throughout the network, while other species with less efficient dispersal may become rarer. However, this rarification of “bad dispersers” may constitute the first step of an ongoing change in metacommunity dispersal strategies, which may ultimately lead to the exclusion of less adapted species. Thus, “bad dispersers” would experience extinction debt, which appears when species that are ultimately expected to become extinct due to environmental disturbance persist for some time before effectively undergo extinction (Kuussaari *et al.* 2009). Therefore, taking the effect of connectivity over time into account may help improve our understanding about this process (Krauss *et al.* 2010). Our results demonstrate that significant selection pressure operates at the landscape scale and acts on hydrochorous dispersal, regardless of the dispersal stage from seed production to seed movement.

VI.2. Ditch network connectivity selects dispersal strategies at the metacommunity scale

Two dispersal traits, seed production and buoyancy, exhibited functional convergence, whereas seed weight exhibited functional divergence. In all three cases, these trends were associated with ditch network connectivity variables. Seed buoyancy converged in networks interspersed by high numbers of culverts. Longer buoyancy may be particularly favourable for succeeding in passing these partial barriers (Soomers *et al.* 2010). Species with intermediary buoyant seeds may end up sinking when trapped, whereas species with long-buoyant seeds may persist until a change in water level, wind strength or wind direction enables them to continue moving downstream. Thus, the ability to cross obstacles appears to be a major filter for species dispersal through water in these stagnant systems, which is in accordance with the important role of trapping agents at the landscape scale (Levine & Murrell 2003; Nilsson *et al.* 2010). Seed production responded to distinct connectivity variables compared to buoyancy. For instance, fragmented ditch networks with fewer intersections and more disconnected network subunits selected a convergent strategy towards smaller numbers of seeds being produced. Because there was no particular trade-off in the studied plants between seed mass and number, lower seed production may be related to lower investment in sexual reproduction. Most plant species are able to reproduce by seeds and to multiply vegetatively, with the former ensuring long-distance dispersal and the latter promoting the local propagation of the population (Eriksson 1992; van Kleunen *et al.* 2002; Stöcklin & Winkler 2004). A trade-off between both modes has been shown to have a notable influence on the rates of seeds and vegetative propagules that disperse through hydrochory (Boedeltje *et al.* 2008). Therefore, connectivity disruption may impede sexual dispersal, leading to the selection of species with efficient local propagation through clonal growth to maintain local populations (Stocklin & Winkler, 2004).

In contrast to both previous traits, seed weight values were globally divergent. This divergence was more pronounced in landscapes with longer ditch networks. Thus, in such landscapes, several strategies coexist across all local communities constituting the metacommunity. During seedling establishment, higher seed weight provides more

resources to guarantee the first growth stages (Cornelissen *et al.* 2003), which mostly depend on competitive interactions with other plants within the local community. This local biotic filter may favour the dissimilarity of plant traits involved in resource harvesting through the niche-partitioning effect (limiting similarity, MacArthur & Levins 1967; Pacala & Tilman 1994). Because of the relaxation of the dispersal constraints filter in widely connected systems, such local biotic processes repeated across all local communities may explain the observed divergence in seed weight at the metacommunity level.

These results reveal that there may not be a unique response of dispersal traits to connectivity, rather, the coexistence and interaction of different mechanisms that support both the complexity of the functional response to fragmentation and the interest of studying dispersal traits at a finer resolution.

VI.3. Interest of the functional approach for detecting and understanding the impact of connectivity changes on metacommunity structure

Approaches based on functional traits may help provide insights about the mechanisms involved in settling patterns of species assembly observed at the taxonomic level. Most studies about the influence of landscape connectivity on plant dispersal are based on plant dispersal vector categories. Yet, dispersal capacities may vary greatly within a single category, due to different combinations of life-history traits (Vittoz & Engler 2007). Furthermore, plants are often able to disperse through more than one vector (Ozinga *et al.* 2004). Through finer resolution analysis, here, we demonstrated that connectivity loss selects for particular convergent trait values favouring seed buoyancy or decreasing sexual reproduction. We also showed that a significant relationship with landscape or environmental variables could be detected for divergent trait values, which is an artefact. Thus, the use of the weighted trait means approach without prior knowledge about trait convergence or divergence may lead to false conclusions.

We highlighted the filtering role of connectivity on metacommunity functional diversity of dispersal traits, along with the complexity of the involved mechanisms. In our ditch network system, connectivity changes reduced the occurrence of species with less effective dispersal strategies, without leading to their exclusion from the metacommunity. This result highlights the interest of considering processes acting upstream of species selection at the metacommunity scale. This fine-scale change might appear as an early warning of an on-going decline of “bad dispersers” that are less adapted to connectivity loss. In such situations, this occurrence model would allow the early detection of this trend, while species were still present within the metacommunity, which might make the situation potentially easier to reverse with appropriate management measures.

Acknowledgements

The authors are grateful to Jean-Louis Wattez and Céline Wattez for logistical help and fieldwork organisation, Justine Berthoux, Mélanie Cosquer, Pauline Defives, Renaud Demarle, Frédéri Bac, Annick De Jonckheere, Alain De Jonckheere, Monique Farda, Jean-Philippe Robert and Yves Mannessier for their participation to the field surveys. We also thank Eric Petit for helpful statistical advices. This research was funded by the Nord – Pas de Calais region (CorEcol project).

Plant dispersal traits determine hydrochorous species response to connectivity at the landscape scale

In prep

Lisa FAVRE-BAC¹, Barbara LAMBERTI-RAVEROT², Sara PUIJALON², Aude ERNOULT¹, Françoise BUREL¹, Ludovic GUILLARD² and Cendrine MONY¹

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université Rennes 1

Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France.

² CNRS, UMR 5023 LEHNA, Université Lyon 1

69100 Villeurbanne, France.



Abstract

Reduced landscape connectivity may enhance the negative consequences of landscape fragmentation on biodiversity. As connectivity integrative, and as species' sensitivity to connectivity loss depends on their dispersal traits, different connectivity components may select for specific dispersal traits.

We investigated whether the sensitivity of hydrochorous species to three measures of ditch network connectivity was determined by species dispersal traits in an intensive agricultural landscape. Five dispersal traits were measured on the seeds of seventeen hydrochorous ditch plant species with contrasted responses to ditch network connectivity: mass, morphology, buoyancy, dispersal under wind and germination. We identified three components of connectivity for which measures have been computed on twenty-seven 0.5 km² sites, characterizing the connected network's length and branching, along with the presence of obstacles, at three different spatial scales. We finally calculated nine estimators of species' response to ditch network connectivity based on these metrics and the occurrence of the selected species on each site, one for each metric and each scale.

We found that all traits except for seed weight were significantly related to at least one component of ditch network connectivity. Seed morphology was impacted by the three of them, while the three other traits depended on combinations of one or two connectivity components. Networks with more culverts hosted species with longer, more buoyant seeds, while smaller ditch networks were characterised by rounder seeds that dispersed more quickly under wind. Networks with less intersections hosted rounder seeds with reduced buoyancy. These responses were scale-specific depending on the connectivity measurement under study.

Altogether, our results suggest that connectivity loss acts as a filter on species dispersal traits. The response of hydrochorous species to connectivity loss depends on connectivity, which may either favour long-distance, in the case of more partial obstacles to seed dispersal, or short-distance dispersal strategies (in the case of reduced ditch length and less branched networks). Connectivity thus appears as a complex landscape

property, contributing significantly to the structure of plant assemblages in fragmented agricultural landscapes.

Keywords: Landscape fragmentation, seed dispersal, ditch network, plant strategies, buoyancy, wind

I. Introduction

Landscape fragmentation, which induces a reduction in habitat amount along with an increased isolation of remnant habitat patches, is recognized as a major driver of biodiversity loss (Debinski & Holt 2000; Fahrig 2003; Fischer & Lindenmayer 2007). Although habitat loss appears to have the stronger consequences on plant assemblages in fragmented landscapes (Fahrig 2003; Marini *et al.* 2012), isolation is also expected to be an important structuring factor (MacArthur & Wilson 1967; Villard & Metzger 2014). Connectivity (i.e. the way different landscape elements facilitate or impede the movements of individuals through the landscape, Taylor *et al.* 1993) conditions the ability of propagules originating from the regional species pool to reach a particular location, thus determining plant species persistence and occurrence at the landscape level (Jacquemyn *et al.* 2003; Piessens *et al.* 2005; Lindborg *et al.* 2014). As efficient dispersal may contribute to lessen the negative impact of habitat loss on plant populations, a reduced connectivity may have strong negative demographic (Brown & Kodric-Brown 1977; Dornier & Cheptou 2012; Noël *et al.* 2013) and genetic (Richards 2000; Newman & Tallmon 2001) consequences on population persistence.

Although connectivity loss has deleterious effects on many species, some of them appear more sensitive than others to these negative impacts, depending on their persistence and dispersal traits (Damschen *et al.* 2008; Schleicher *et al.* 2011; Lindborg *et al.* 2012, 2014). Increased isolation may select drastically opposed dispersal strategies. It may either favour a long-distance dispersal strategy, for example through a stronger persistence of zoochorous species (Tewksbury *et al.* 2002; Damschen *et al.* 2008), or facilitate short-distance dispersal and local persistence, for example through a decrease in wind-dispersed species and/or an increase in the proportion of clonal plants (Saar *et al.* 2012; Marini *et al.* 2012).

In order to understand how dispersal traits mediate species' response to connectivity, we chose to focus on hydrochorous dispersal. Hydrochory is an efficient dispersal vector, which allows long-distance dispersal events (Pollux *et al.* 2009; Nilsson *et al.* 2010). In watercourse systems, dispersal efficiency depends on the ability to produce a

high number of propagules, disperse over-long distance along water, and also on the presence of elements susceptible to trap propagules, either roughness of the banks, or presence of emergent vegetation or obstacles along the watercourse network (Nilsson *et al.* 2010). Dispersal efficiency has been mostly studied in lotic systems, where connectivity is primarily dependent on current direction and strength. Fewer studies focused on lentic systems, where the absence of current may drastically change the mechanisms involved in hydrochorous dispersal, notably with an increased role of wind and a less directional dispersal and propagule deposition patterns (Soomers *et al.* 2010; Sarneel *et al.* 2013; Van der Stocken *et al.* 2013).

In agricultural drained floodplains, ditches are often among the last remnant moist habitats (Herzon & Helenius 2008). They may constitute dense, well-connected networks likely to act as dispersal corridors for plants within the agricultural matrix. Their corridor efficiency has been shown to impact species differentially depending on dispersal vectors (Favre-Bac *et al.* 2014; van Dijk *et al.* 2014). However, mechanistic processes implied in species' response to a change in ditch network connectivity are still poorly understood. The lack of alternative suitable habitats cause most ditch species to be mainly restricted to these networks, which makes such systems good models for studying the dispersal filter role exerted by connectivity on hydrochorous plant species dispersal traits. Through the measurement of several dispersal traits on a selection of hydrochorous ditch plant species, we aimed at testing if the sensitivity of hydrochorous species to ditch network connectivity is promoted by particular dispersal traits.

II. Materials and methods

II.1. Study area

The study area comprises 83 km² in an agricultural landscape located in northern France (50° 38' 36.72" N, 2° 46' 28.23" E and 50° 32' 50.09" N, 2° 35' 40.70" E). This drained floodplain is characterized by a flat topography and an intensive agriculture. A dense ditch network covers 642 kilometres in the area (**Figure 1**). Twenty-seven 500m x 500m square sites encompassing variations in network connectivity were selected in this area (Favre-Bac *et al.* 2014).

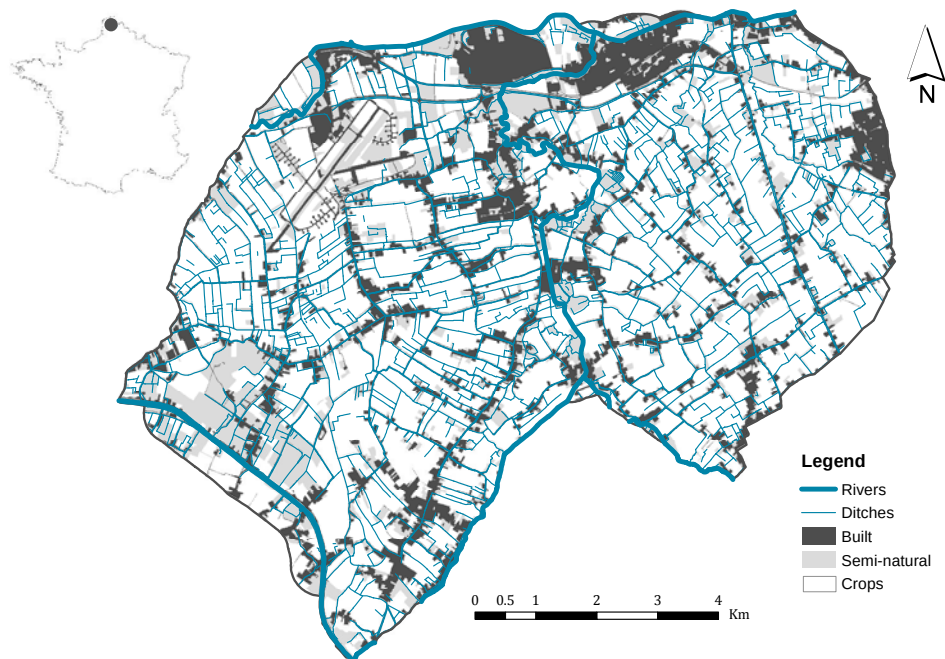


Figure 1: Map of the study area, located in Nord – Pas de Calais, northern France.

II.2. Plant species selection, occurrence estimation and seed sampling

Results from a previous study realised on the same area revealed contrasted responses of plant species to ditch network connectivity (Favre-Bac *et al.* 2014). Species were considered as hydrochorous if it was the primary dispersal vectors identified according to the LEDA traitbase (Kleyer *et al.* 2008). We selected 17 out of the 112 formerly recorded hydrochorous species in order to maximize the range of species' sensitivity to connectivity, and based on their sufficient presence in the study area (**Table 1**).

Species	Nb pop.	Germination (%)	Seed mass (g)	Projected form coefficient	Dispersal time under wind (s)	t ₅₀ (days)
<i>Brassica nigra</i>	10	16	0.0014	0.90	6.12	0.04
<i>Calystegia sepium</i>	10	8	0.0288	0.77	-	43
<i>Carex riparia</i>	10	6	0.0017	0.52	5.28	43
<i>Filipendula ulmaria</i>	9	10	0.0005	0.54	6.59	6.54
<i>Galium palustre</i>	10	66	0.0025	0.88	6.96	0.18
<i>Glyceria maxima</i>	10	26	0.0013	0.19	4.71	2.39
<i>Iris pseudacorus</i>	10	46	0.0437	0.51	2.43	43
<i>Lamium album</i>	10	4	0.0011	0.49	6.89	0.65
<i>Lycopus europaeus</i>	10	6	0.0002	0.69	12.80	20.55
<i>Mercurialis annua</i>	10	8	0.0020	0.82	5.16	0.29
<i>Oenanthe aquatica</i>	7	58	0.0022	0.41	10.84	7.28
<i>Phalaris arundinacea</i>	10	14.3	0.0004	0.37	14.04	3.34
<i>Ranunculus repens</i>	10	56	0.0026	0.50	6.32	1.46
<i>Rumex crispus</i>	10	100	0.0036	0.31	4.34	43
<i>Sparganium erectum</i>	9	8	0.0231	0.26	4.81	43

Table 1: List of the seventeen sampled species, number of sampled populations and average values of the traits measured. Pop., populations.

We choose to focus on seed dispersal, as a propagule trap experiment revealed a large dominance of seeds within ditch hydrochorous propagules in our study area (unpublished data). In order to ensure variability, we collected seeds during summer 2013 from ten different locations as spread as possible along the study area. When possible, ten individuals were sampled for each location (see **Table 1**). Sampled seeds were further dried and stored at 4°C before trait measurements.

II.3. Dispersal traits

We measured five dispersal traits likely to impact hydrochorous dispersal on low-flowing aquatic networks such as ditches.

II.3.1. Seed mass

Seed mass may influence seed stranding, as larger seeds are likely to be more easily caught by emerged vegetation or obstacles. This trait may also reflect the amount of available seed reserves, which might condition establishment of dispersed seeds. Seed mass (± 0.0001 g) was weighted on bundles of ten seeds per species.

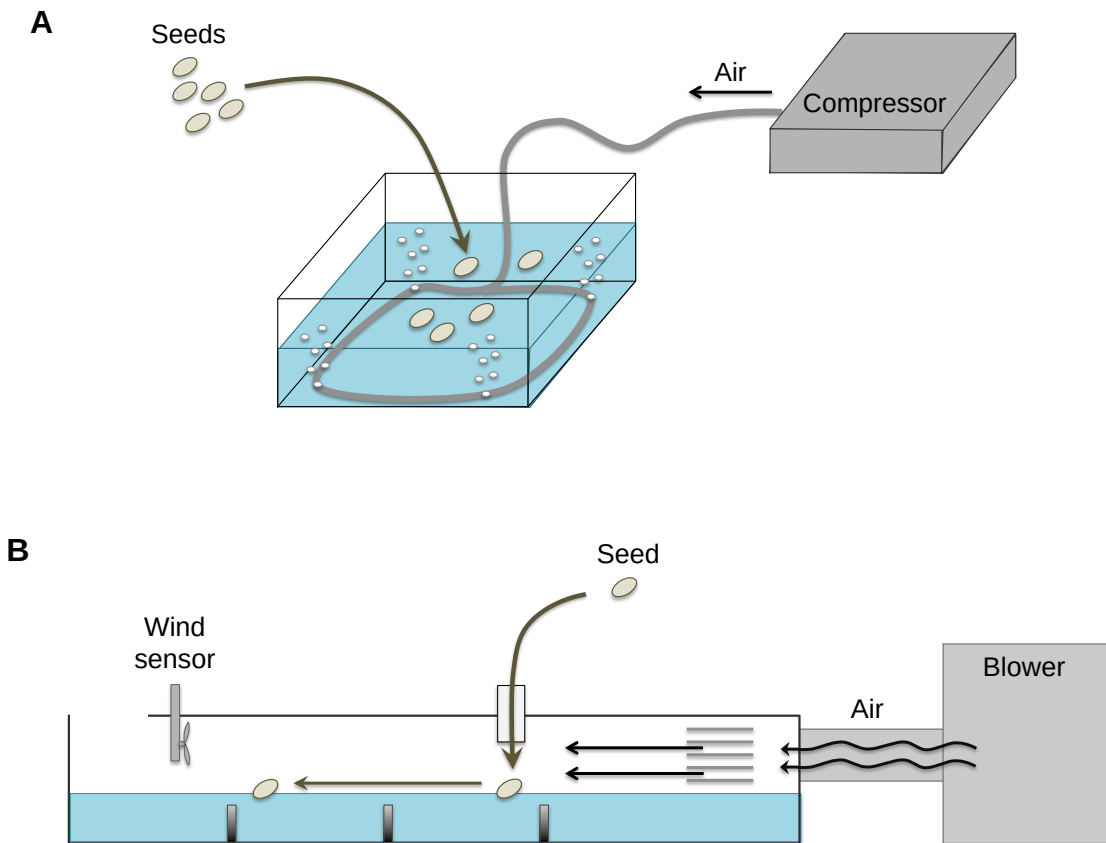
II.3.2. Seed morphological traits

After scanning seeds, the projected form coefficient was measured using WinSEEDLE (Regent instruments Inc.) in order to characterise seed morphology. This trait estimates seed roundness: values close to 1 indicate round seeds, while they correspond to longer seeds when they tend to 0. This morphological trait may be implied in seed hydrodynamics, and also impact seed retention (Chang *et al.* 2008; Chambert & James 2009; O'Hare *et al.* 2012).

II.3.3. Seed buoyancy

Floating capacity of species is expected to impact hydrochorous dispersal success (Boedeltje *et al.* 2003). In low-flowing water systems, where seed dispersal is slow and long-distance dispersal likely involves several seed stranding and re-mobilisation events following heavy rains and high wind events, seed buoyancy may favour long-distance dispersal. For each species, two seeds bundles comprising 50 seeds each were placed on

rectangular plastic trays filled with water. In order to reduce surface tension (that might artificially extend observed seeds' floating capacity) and to stir water lightly, each tray was equipped with a tapped plastic tube following its bottom line and linked to a compressor blowing air through the tubes' holes, thus creating slight turbulence at the water surface (**Figure 2A**). The number of floating and sunk seeds were counted after 5 minutes and 6 hours for the first day, then once a day for the first week, and then thrice a week for the next five weeks. This allowed determining the time after which 50% (t_{50})



of seeds had sunk. For species whose seeds had not reached the 50% threshold by the

Figure 2: Seed traits measurements experimental settings. A. Measurement of seed buoyancy. **B.** Flume experiment used to measure wind uptake of seeds.

end of the experiment, these values were set to the maximum time, i.e. 43 days.

II.3.4. Seed movement under constant wind

Wind is a major vector of hydrochorous seed dispersal in slow-flowing or stagnant waters (Soomers *et al.* 2010). An experimental system was designed in order to quantify seed movement under constant wind, estimated as seed velocity at the water surface under a given wind condition. For this purpose, we used a flume (8x0.2x0.3m, Lxwxh) filled with 10 cm of water (**Figure 2B**). At one end of the channel, a blower was connected in order to blow just at the water surface, followed by a honeycomb structure to reduce turbulence. The top of the flume was sealed with plates except at the downwind end, creating an open wind tunnel. Vertical plates were placed in the water to prevent formation of water current. Wind speed was measured with an ultrasonic wind sensor (CV7-V, LCJ Capteurs, France) and measurements were carried out with an average wind speed of 6.6 km.h⁻¹. Test section used was the 80 cm central part of the canal, where the wind flow was the most stable. A small plastic tube was placed upwind the measurement zone in order to release seeds directly at the water surface, in a replicable way: seeds were released at the water surface through this tube and their displacement time manually recorded every 10 cm. These measurements were used to calculate through regression between distance and time the estimated time necessary for the seed to cover a distance of 80 cm, called dispersal time under wind. Two buoyant polystyrene spheres were used as controls and regularly timed before, between and after seeds. One species (*Calystegia sepium*) was excluded from the dataset for this trait measurement, due to experimentation problems.

II.3.5. Seed germination

For each species, two seeds bundles comprising 50 seeds each were sown on plastic trays filled with potting soil covered with a thin layer of sand on an experimental greenhouse. We surveyed germination during 17 weeks from June to October 2014, and seedlings were removed after identification.

II.4. Evaluation of species sensitivity to connectivity at the metapopulation level

Species abundance was recorded on nine ditches for each square site, allowing an evaluation of their metapopulation occurrence within each of the 27 landscapes. For each of the 243 ditches, plant assemblages were surveyed on one bank, in 20m long plots (Favre-Bac *et al.* 2014). A species was considered as present when it was recorded at least once in this relevé. Metapopulation occurrence of each species was calculated as the number of relevés, over the nine surveyed ditches for each landscape, into which a given species was found.

II.4.1. Ditch network connectivity components

Three components of ditch connectivity have been identified: the length of the ditches connected to a focus point, the number of intersections and the number of obstacles along the connected ditches. Measures were computed for each of these components and for each of the 27 sites within “catchment areas”, which are defined here as the amount of surrounding ditches connected to sampled locations within a threshold distance (**Figure 3**). Catchment areas were calculated using the Network Analyst extension for ArcGIS 10.0 (ESRI, Redlands, CA).

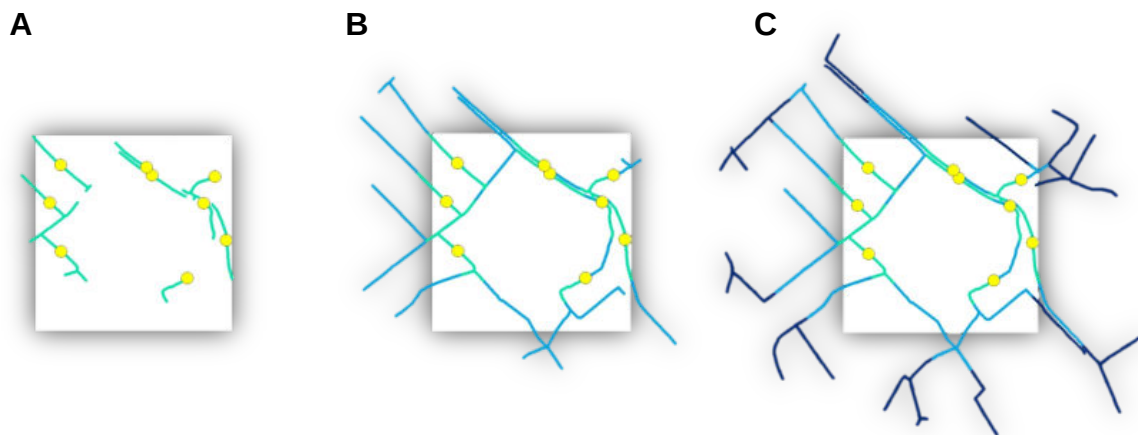


Figure 3: Presentation of the three different catchment areas scales. Locations of the nine relevés within a single landscape site are indicated with yellow dots. Coloured lines represent the amount of connected ditches included in catchment areas around sampling locations within each threshold distance. **A.** 100 m catchment area; **B.** 300 m catchment area; **C.** 500 m catchment area.

This tool allowed us to implement current direction for ditches with one-way (defined current orientation) and two-ways (absence of identified current orientation) orientations in the network dataset. We calculated the amount of connected ditches upstream from each relevé within a given threshold distance, taking into account the potential current orientation of surrounding ditches. For each threshold distance, the nine catchment areas surrounding the nine sampled ditches were merged to obtain one catchment area per landscape. We used three threshold distances: 100, 300 and 500 m. We calculated three variables for each catchment:

1) The catchment total ditch length. It provides an estimate of the amount of ditches potentially available for dispersal under a given distance from studied populations. It was measured as the total ditch length surrounding all nine relevés in each landscape under each catchment area threshold distance.

2) The number of intersections. Within the ditch network, intersections can be viewed either as indicators of higher connectivity or propagule traps. We took into account all intersections within the catchment areas that connected three ditch segments or more.

3) The number of culverts. Culverts may represent barriers to hydrochorous seed dispersal (Soomers *et al.* 2010). They were mapped based on aerial photographs, and these records were completed with field verifications.

II.4.2. Estimators of species' sensitivity to connectivity

In order to quantify individual species' sensitivity to the ditch network connectivity, we performed Canonical Correspondance Analyses (CCA, Ter Braak 1987) between each connectivity measure and species occurrence matrix within the nine ditches inventoried on each metacommunity. We thus obtained nine sets of connectivity response estimators for each species, one per connectivity measure and per catchment size, corresponding to species scores along the CCA axis. Significance was assessed using permutation tests. Randomization tests realised on the first axis of Canonical Correspondance Analysis were significant for six out of nine combinations of

connectivity measures and catchment area sizes: number of culverts in the 300 and 500 m catchment areas, number of intersections in the 100 and 500 m catchment areas and ditch length in the 100 and 300m catchment areas (**Table 2**).

	Nb culverts	Nb intersections	Ditch length
100 meters	4.8 % (ns)	7.8 % (*)	9.4 % (*)
300 meters	10.1 % (*)	7.8 % (ns)	9.5 % (*)
500 meters	11.1 % (*)	7.25 % (*)	7.0 % (ns)

Table 2: Percentages of explained deviance of randomization tests realised on canonical correspondance analysis results for each connectivity variable and all three catchment areas length. Significance is indicated under brackets: ns, non significant; *, <0.05; **, <0.01; ***, <0.001.

II.5. Statistical analysis

Linear regressions were realised between CCA scores obtained for each combination of significant variable and catchment size combination and all five measured life-history traits. All statistical analyses were realised with the Ade4 package for R 3.1.1 (R Core Team 2014).

III. Results

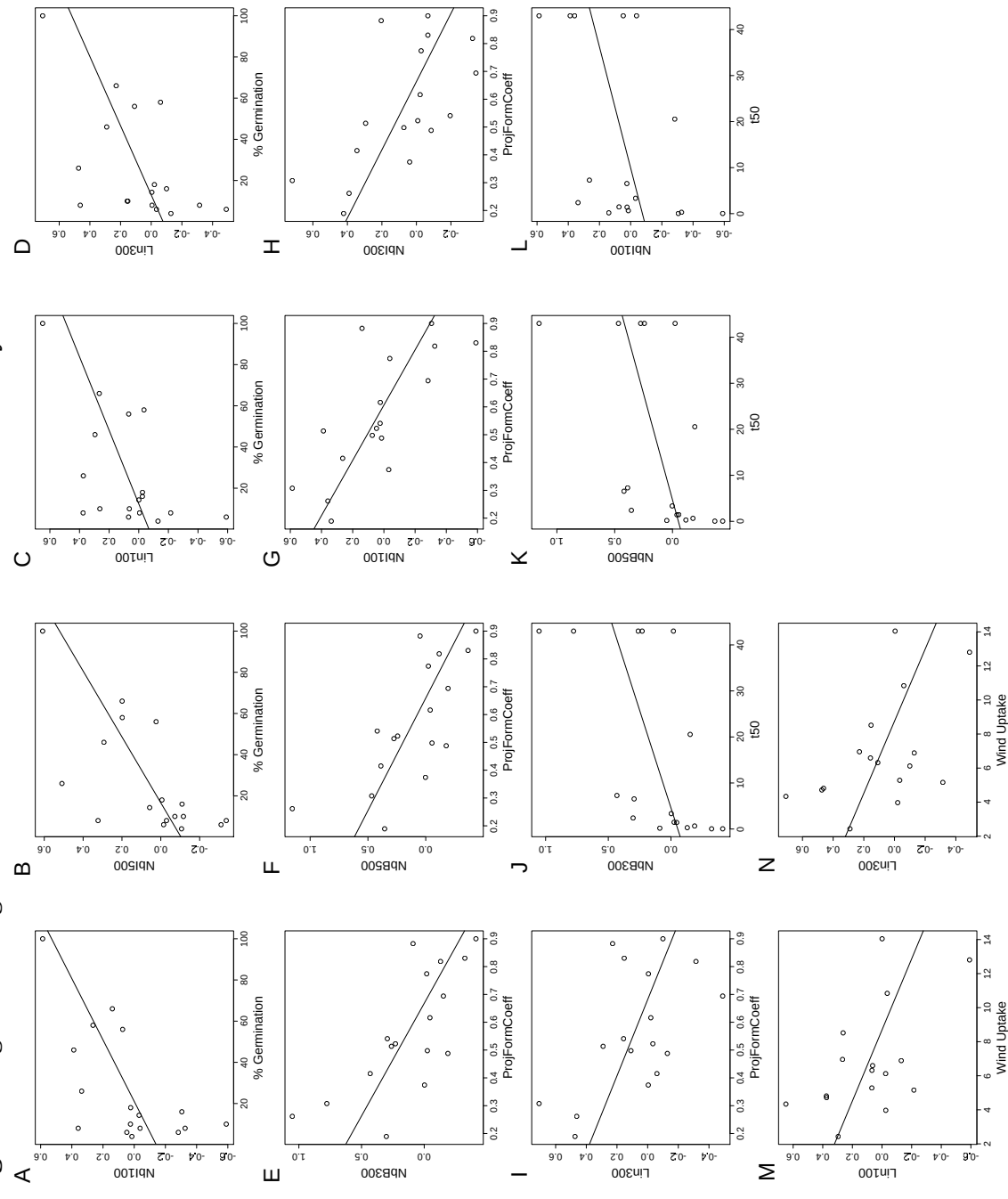
Correlations between dispersal traits are presented in **Table 3**. Measured traits were not correlated, except for seed weight and t_{50} , which were significantly positively correlated ($R^2=0.67$).

	<i>Germination</i>	<i>Projected form coefficient</i>	<i>Seed weight</i>	<i>t₅₀</i>
<i>Projected form coefficient</i>	-0.23 (ns)			
<i>Seed weight</i>	0.03 (ns)	-0.07 (ns)		
<i>t₅₀</i>	0.12 (ns)	-0.29 (ns)	0.67 (**)	
<i>Dispersal time under wind</i>	-0.24 (ns)	0.25 (ns)	0.24 (ns)	0.21 (ns)

Table 3: Correlation coefficients (R^2) between the seven selected dispersal traits. Significantly correlated traits are indicated in bold. Significance is indicated under brackets: ns, non significant; **, <0.01.

All traits except seed weight were significantly related to one or several index of sensitivity to connectivity (**Table 4** and **Figure 4**). Germination rates were higher in ditch networks with more intersections and longer ditch length. Projected form coefficient decreased with the amount of culverts and intersections, along with ditch length for the 300 m catchment areas. Such landscapes thus tend to host species with more spherical, shorter seeds. Species found in networks with more culverts, and more intersections in the 100 m catchment areas, exhibited a higher buoyancy. Finally, species with higher dispersal time under wind at the water surface were found in networks with an increased ditch length.

Figure 4: Significant regressions between trait values and connectivity variables



	Germination	Projected form	Seed weight	t ₅₀	Movement under wind
Nb culverts 300	ns	(-) ** ED: 52.2%	ns	(+) * ED: 35.4%	ns
Nb culverts 500	ns	(-) ** ED: 51.6 %	ns	(+) * ED: 29.6%	ns
Nb intersections 100	(+) ** ED: 38.9%	(-) *** ED: 55.3%	ns	(+) * ED: 23.4%	ns
Nb intersections 500	(+) ** ED: 44.9%	(-) ** ED: 44.9%	ns	ns	ns
Ditch length 100	(+) * ED: 31.4%	ns	ns	ns	(-) * ED: 28.8%
Ditch length 300	(+) * ED: 31.8%	(-) * ED: 31.1 %	ns	ns	(-) * ED: 25.1 %

Table 4: Results of linear models for the five selected seed life-history traits (germination, projected form coefficient, seed weight, t₅₀ and dispersal time under wind) and connectivity variables calculated for different catchment sizes. Model significance: ns, non significant; *, <0.05; **, <0.01; ***, <0.001. Signs under bracket indicate whether significant regressions are positive (+) or negative (-). Percentages of Explained Deviance (ED) are indicated for significant models.

IV. Discussion

Ditch network connectivity thus appears as a significant driver of metapopulation structure for hydrochorous plant species. This supports the fact that connectivity acts as a dispersal filter, impacting species occurrence at the landscape scale.

IV.1. Ditch network connectivity components select dispersal traits

All studied traits except for seed weight responded to at least one connectivity component. Despite a positive correlation between t_{50} and seed weight, suggesting a lower imbibition of heavier seeds, seed weight seemed less implied in dispersal efficiency than the other traits in the range of connectivity considered. Its importance in this study may be rather due to its determinant role in the amount of internal resources available for germination and establishment success (Cornelissen *et al.* 2003). This trait may therefore be more dependent on local biotic and abiotic factors.

The other dispersal traits appear to be dependent on a particular component of the connectivity, suggesting that they are impacting specific stages of the hydrochorous dispersal process. Longer seed buoyancy is promoted in ditch networks with more culverts or more intersections (t_{50}). Both characteristics may correspond to potential propagule traps or for culverts as partial barriers to hydrochorous seed movements (Soomers *et al.* 2010). Species dispersal may be therefore dependent on changes in wind direction or water levels, which could provide opportunities to move seeds forwards. In such a case, species with longer seed buoyancy have an increased probability to float long enough to be transported further. Landscapes with smaller connected ditch networks appear to select species that disperse faster under the influence of wind at the water surface. As ditches are narrow and often cluttered by vegetation, floating propagules have a high probability to be deposited on the banks relatively quickly after reaching the water. Long-distance dispersal in well-connected networks may involve several retention-remobilization sequences, more important than the speed of dispersal,

taking into account the high retention probability. Contrastingly, when connectivity is reduced and there are few opportunities for long-distance dispersal, a quicker dispersal might allow species to maximize the distance crossed during a single dispersal event. The percentage of germination decreases for species found in networks with smaller and less branched ditch networks. This may reveal the selection, in such landscapes, of species exhibiting smaller investment in sexual reproduction. In such networks, long-distance dispersal possibilities through seed dispersal may be highly restricted, or even suppressed while vegetative dispersal would ensure more efficient local dispersal and the persistence of populations (Zobel *et al.* 2010).

Finally, seed morphology, as characterized by the projected form coefficient, was determinant in species' response to connectivity changes whatever the components of connectivity considered. However, connectivity reduction due to different components selected opposite seed morphologies: rounder seeds were promoted in landscapes with reduced ditch length and low intersection levels, while higher amounts of culverts selected species with longer seeds. This may result from the fact that reduced connectivity through smaller ditch network length and less intersections may impede dispersal possibilities in a more drastic way than a higher amount of culverts, which still allows hydraulic connectivity, however reduced, contrarily to the absence of ditch segments. Rounder seeds are expected to disperse more quickly, being less susceptible to be trapped by vegetation (Chambert & James 2009).

IV.2. Scale-dependence of species sensitivity to connectivity

The degree of sensitivity of the studied hydrochorous species to connectivity is scale-dependent. The length of connected ditches only impacts metapopulation structure at the smallest scales, whereas the number of culverts acts at larger catchment scales. This could again reflect the different magnitude of connectivity reduction due to each connectivity component. The presence of more culverts may still allow for relatively long-distance dispersal, at least for some species, which explains that its filtering role would be effective only at larger scales. Contrastingly, a smaller length of connected ditches may restrict hydraulic connectivity in such a way that long-distance dispersal would not be possible. If this leads to the counter-selection of long-distance dispersal

strategies, as other authors have found when isolation is high (Saar *et al.* 2012; Marini *et al.* 2012), short-distance dispersal strategies would be more dependent on network configuration at smaller spatial scales. The amount of intersection influences metapopulation structure at both the smallest (100 m) and the largest (500 m) spatial scales. As this component is supposed to reflect the density of the network, and thus the existence of several different pathways connecting local population pairs, we would have expected it to depend on larger scales. At shorter distances, intersections could have an opposite effect, and act as propagule traps for species with short-distance dispersal.

IV.3. Dispersal traits as response traits to connectivity-driven dispersal filters in fragmented landscapes

Response traits are defined as traits reflecting the effect of a particular category of disturbance on plant assemblages (Lavorel *et al.* 1997). Community assembly is governed by several hierarchical filters, which act at different spatial scales (Keddy 1992; Lortie *et al.* 2004). Understanding which response traits are associated with each filter should help predicting the trait pool of a given community (Lavorel & Garnier 2002). Until now, the identification of plant response traits has mostly focused on traits implied in local filters, like environmental filtering (for example, disturbance intensity, Diaz *et al.* 2007, or nutrient concentration in soils, Helsen *et al.* 2014). We demonstrated here that some dispersal traits may contribute to plant resistance to connectivity loss at the landscape scale. They should be considered as response traits to fragmentation. Contrarily to most local filters, connectivity appears as a complex landscape parameter, with several components impacting independently dispersal response traits. Traits involved in the ability to resist to frequent retention-remobilization processes are particularly determinant in these slow-flowing or stagnant systems. In this study, although trait values were measured on several individuals for each species to ensure sampling of enough variability, we worked on mean trait values at the species scale. Recent studies emphasized the role of intraspecific variability on the responses of individuals to environmental gradients (Jung *et al.* 2010; Violle *et al.* 2012; Albert 2015). As dispersal phenotypes may reveal relatively high plasticity under changing

connectivity conditions (Cheptou *et al.* 2008), this question would be worth investigating for a better understanding of the consequences of fragmentation on plant assemblages.

Acknowledgements

The authors are grateful to Félix Vallier who helped with the experimental design and Vanessa Gardette, Coralie Avoscan, Youssouf Sy and Anaïse Poisson who contributed to trait measurements. This work was funded by a grant from the Nord – Pas de Calais region.

Discussion générale

I. Les fossés, des corridors écologiques dans les paysages agricoles

I.1. Habitat-refuge et corridor

Dans le territoire étudié, où les éléments semi-naturels relictuels sont peu nombreux et isolés, les fossés peuvent constituer des habitats-refuges pour de nombreuses espèces végétales. Une comparaison des espèces observées lors des inventaires botaniques avec le pool d'espèces présentes sur l'ensemble du territoire d'étude a montré que les 5,8 kms de fossés inventoriés hébergeaient 52,7 % de la flore des communes concernées, un chiffre atteignant 63,7% en considérant uniquement les espèces de milieux humides. Nous y avons également observé plusieurs espèces rares ou en déclin, dont sept protégées dans la région Nord – Pas de Calais (*Achillea ptarmica*, *Alisma lanceolatum*, *Butomus umbellatus*, *Carex vulpina*, *Hottonia palustris*, *Oenanthe aquatica* et *Silaum silaus*). Ces fossés constituent donc bien des refuges au sein d'un territoire pourtant largement dominé par l'agriculture intensive, un rôle probablement renforcé par la rareté et l'isolement des habitats semi naturels plus favorables à la préservation de d'une forte biodiversité (Chester & Robson 2013).

Le lien entre habitat et corridor est plus étroit chez les espèces végétales que chez les espèces animales, qui peuvent, dans de nombreux cas, utiliser en tant que corridor une zone qui ne présente pas les qualités d'un habitat favorable. Pour les plantes, en revanche, la stochasticité d'une grande partie des processus de dispersion fait qu'un corridor dans lequel un individu est susceptible de s'établir aura souvent plus de probabilités de contribuer à connecter efficacement deux taches d'habitat. Il est donc probable que les espèces capables d'utiliser les fossés comme habitat seront dispersées plus efficacement le long du réseau que celles qui ne peuvent que transiter par ces éléments sans être capables de s'y installer. On pourrait ainsi distinguer les espèces « de fossés », capables de persister et disperser dans le réseau sans la présence de parcelles

d'habitats semi-naturels, des espèces spécialistes de ces milieux semi-naturels, retrouvées uniquement dans les fossés bordés par ces zones-sources, à l'instar de résultats observés pour des corridors boisés (Liira *et al.* 2012; Liira & Paal 2013; Lõhmus *et al.* 2014).

1.2. La connectivité du réseau de fossés influence la structuration des assemblages d'espèces à l'échelle du paysage

Que ce soit au niveau des métapopulations ou des métacommunautés, nous avons mis en évidence un rôle de la connectivité du réseau de fossés sur la structuration des assemblages d'espèces. Nous n'avons en revanche pas observé d'effet de modifications de la connectivité sur la diversité γ . Deux hypothèses pourraient expliquer ce résultat. En premier lieu, les taux de dispersion effectifs dans le système étudié ne sont peut-être pas assez importants pour dépasser le seuil d'une « forte dispersion » susceptible d'homogénéiser suffisamment la composition des communautés pour influencer la diversité γ (Mouquet & Loreau 2003; Cadotte 2006). L'échelle spatiale étudiée pourrait également être trop faible pour influencer la diversité des métacommunautés étudiées, qui dépendraient plutôt de la connectivité à une échelle spatiale supérieure (région), plutôt qu'à la connectivité intra-métacommunauté étudiée dans le cadre de cette thèse.

La majorité des études portant sur l'effet de la connectivité sur les assemblages d'espèces végétales sont réalisées à l'échelle α , c'est à dire de la communauté locale. Les inférences possibles à partir de ces travaux sont donc limitées à l'influence de la structure du paysage environnant à l'échelle du patch local d'habitat (Bennett *et al.* 2006). Les études réalisées à l'échelle γ permettent d'étendre ces inférences à la façon dont les propriétés du paysage influencent l'ensemble de la métacommunauté. Or, le filtre de dispersion est dépendant de mécanismes agissant à l'échelle du paysage, et ses effets apparaissent de plus en plus importants pour la structuration des métacommunautés à mesure que l'échelle spatiale considérée augmente (Meynard *et al.* 2013). L'échelle de la métacommunauté apparaît donc plus adaptée pour comprendre l'effet du filtre de dispersion lié à la connectivité sur les assemblages d'espèces.

I.3. La connectivité du réseau impacte les flux de gènes chez les espèces de berges de fossés

L'étude de la structure génétique des populations réalisée sur deux espèces végétales de fossés, *Oenanthe aquatica* et *Lycopus europaeus*, nous a permis d'évaluer les patrons de flux de gènes dans ce système, et ainsi d'évaluer indirectement les éléments du paysage favorisant ou non les processus de dispersion de ces deux espèces au sein du réseau de fossés. La dispersion apparaît contrainte dans le Bas-Pays de Béthune : les populations ne sont en effet pas panmictiques et présentent une structure génétique relativement marquée à cette échelle géographique réduite. Les paysages agricoles intensifs du territoire d'étude contribuent donc à réduire la connectivité et à limiter la dispersion des espèces végétales observées dans les fossés, ce qui confirme les résultats obtenus sur la structuration des métacommunautés.

Toutefois, nos résultats montrent également que, s'ils sont contraints spatialement, des flux géniques demeurent possibles ; les populations ne sont pas toutes isolées et des échanges de gènes existent. Le réseau de fossés structure fortement les flux de gènes, ce qui suggère une dispersion des propagules favorisée le long des fossés pour les deux espèces. Les tailles de voisinage estimées en prenant en compte une distance géographique mesurée le long du réseau de fossés semblent relativement importantes, puisqu'elles dépassent 1200 mètres pour l'*Oenanthe* et 4200 mètres pour le *Lycopus*. Les données disponibles dans la littérature concernant la structuration des flux de gènes par les éléments linéaires du paysage chez les espèces végétales montrent au contraire un rôle moins clair des éléments linéaires du paysage pour la dispersion des espèces végétales : soit les résultats sont contrastés selon les sites d'étude (Schmidt *et al.* 2009), soit plusieurs auteurs n'observent pas de rôle de corridor des ELPs pour les flux de gènes (Aavik *et al.* 2014 Campagne *et al.* 2009). Les réseaux de fossés constituent donc des corridors de dispersion particulièrement efficaces pour les deux espèces étudiées. Le fait que les fossés soient des corridors aquatiques, dans lesquels la dispersion est plus canalisée que d'autres types de corridors pourrait expliquer le rôle particulièrement efficace des fossés comme corridors de dispersion pour ces espèces hydrochores dans les paysages agricoles intensifs.

II. Impact de la structure du paysage sur les assemblages d'espèces végétales de fossés

II.1. Rôle de la composition des éléments adjacents au réseau de fossés

La plupart des études portant sur l'impact du contexte paysager sur les communautés végétales des éléments linéaires du paysage ont étudié l'influence de l'ensemble de la mosaïque paysagère (voir par exemple Le Coeur *et al.* 1997; Smart *et al.* 2006). Nos résultats montrent néanmoins qu'en ce qui concerne les fossés, qui constituent des « habitats-interfaces » à l'échelle du paysage, la composition des éléments immédiatement adjacents au réseau influence à la fois la structure des métacommunautés et la diversité génétique des populations locales. Ces éléments adjacents impactent donc les fossés à un niveau local, qui paraît cependant contribuer de manière notable à leur rôle d'habitat et de corridor. Cette composition a également une influence globale le long du réseau : les populations et les communautés ne dépendent pas uniquement de l'élément qui leur est immédiatement adjacent, mais également de ceux qui bordent les fossés alentours. Cette influence persiste à des distances de plusieurs centaines de mètres, et atteint au moins 1000 mètres autour des populations focales en ce qui concerne les niveaux de diversité génétique observés chez l'*Oenanthe aquatique*.

Les éléments adjacents influençant les assemblages d'espèces de fossés sont très divers : proportion d'éléments semi-naturels bordant le réseau, comme les prairies, les bois et les friches, mais également proportion d'éléments plus artificialisés comme les cultures, les surfaces bâties ou les routes. Deux hypothèses peuvent expliquer leur influence. En premier lieu, ils peuvent constituer des sources de propagules pour les fossés. Cependant, les éléments impliqués peuvent être aussi bien des éléments semi-naturels, plus susceptibles de jouer ce rôle de source, que des cultures. Si ces cultures peuvent être des sources d'espèces adventices, elles paraissent beaucoup moins à même de fournir des propagules d'espèces pour lesquelles elles ne constituent pas des habitats, notamment les espèces de milieux humides. L'*Oenanthe aquatique*, en

particulier, ne pousse que dans les fossés dans notre territoire d'étude, et les mesures de diversité génétique de ses populations dépendent pourtant de la proportion de fossés alentours bordés par des cultures et des prairies.

La seconde hypothèse porte sur l'impact des éléments adjacents sur la qualité de l'habitat des fossés. Le type d'élément adjacent va déterminer en partie l'application ou non d'intrants et de produits phytosanitaires, et le type de gestion appliquée au fossé (régime de fauche, de curage...). Ces éléments sont susceptibles de modifier fortement la qualité de l'habitat, et donc de constituer un filtre abiotique pour les communautés des fossés adjacents (Kleijn & Verbeek 2000; Marshall & Moonen 2002). La combinaison de différents types d'éléments adjacents peut ainsi définir si ces fossés eux-mêmes sont des sources potentielles plutôt riches ou pauvres en espèces pour le reste du réseau.

Enfin, ces régimes de gestion peuvent également influencer la qualité de corridor des fossés, par exemple en transportant des graines ou des propagules végétatives par le biais des machineries de fauche (Strykstra *et al.* 1997).

II.2. Structuration du réseau et connectivité

Nous avons vu que la connectivité du réseau de fossés contribuait à la structuration des assemblages d'espèces à l'échelle du paysage. La notion de connectivité est une caractéristique agrégée, qui résulte de la sensibilité des espèces à la composition et à la configuration des éléments composant un paysage (Murphy & Lovett-Doust 2004). Nous avons ainsi différencié plusieurs caractéristiques de la structuration du réseau susceptibles d'influencer sa connectivité en agissant sur la dispersion des propagules : le linéaire de fossés et le nombre d'intersections, qui représentent la densité du réseau, son degré de connexion, et le nombre de busages, constituent des barrières totales ou partielles. Les résultats obtenus en combinant plusieurs approches montrent que la perte de connectivité n'a pas les mêmes conséquences sur les assemblages d'espèces selon la composante impactée.

Une réduction du linéaire de fossés provoque ainsi une diminution de la diversité génétique chez les deux espèces étudiées, ainsi qu'une modification de la composition des métacommunautés. Lorsque la perte de connectivité conduit à la diminution du

nombre d'intersections, la similarité entre communautés locales augmente, induisant une réduction de la diversité β , tandis que la diversité génétique présente des patrons opposés selon les espèces : elle augmente pour le *Lycopus* et diminue pour l'*Oenanthe*. Enfin, une connectivité réduite liée à un nombre plus important de busages réduit la diversité génétique des deux espèces étudiées. De manière globale, la perte de connectivité liée aux différentes composantes étudiée a donc une influence négative sur la diversité génétique de nos deux espèces dans tous les cas, sauf pour les intersections dans le cas du *Lycopus*. En revanche, seule une réduction des variables caractérisant la densité et le degré de connexion du réseau impactent la structure des métacommunautés. Nos résultats soulignent ainsi la complexité de la réponse des espèces aux différentes composantes de la connectivité.

II.3. Vers une modélisation statistique plus précise de la connectivité

Dans le cadre du chapitre 3, qui porte sur une étude comparée de génétique des populations pour l'*Oenanthe aquatique* et le *Lycopus* d'Europe, nous avons caractérisé la connectivité en considérant différents types de réseaux reliant les populations étudiées. Nous avons notamment comparé plusieurs types de distances géographiques entre populations et/ou entre individus géo-localisés avec des mesures de divergence génétique. Dans ce cadre, nous avons notamment inclus une mesure intégrant la notion de conductance générale de l'habitat, prenant en compte non pas l'unique chemin de moindre coût entre deux populations ou individus mais l'ensemble des chemins possibles pour qu'un événement de dispersion se produise (McRae 2006; McRae & Beier 2007; McRae *et al.* 2008). Contrairement à ce qui a été observé dans d'autres études, cette métrique ne s'accordait pas véritablement avec les patrons de structure génétique spatiale observés. Ce résultat est d'autant plus surprenant que nous avons observé un rôle important du nombre d'intersections sur la structuration des métacommunautés et la diversité génétique, ce qui suggère que la dispersion est influencée par le degré de connexion du réseau. L'impossibilité de prendre en compte l'orientation du réseau dans ces calculs explique peut-être ce résultat. La prise en compte du sens d'écoulement du courant a en effet permis dans certains cas de mieux expliquer les patrons de répartition

spatiaux des espèces, montrant que ce facteur pouvait favoriser leur dispersion, ou au contraire la limiter. La rivière qui coupe le territoire d'étude en deux apparaîtrait comme une barrière aux flux génique chez l'Oenanthe aquatique et le Lycope européen dont la structure génétique a été étudiée. Ceci indique que toute connectivité hydraulique n'apparaît pas favorable à la dispersion des espèces végétales de fossés. La prise en compte du sens du courant, et de sa présence ou son absence, qui conduit à une orientation (partielle) du réseau et des mesures de connectivité, apparaît donc pour certaines espèces comme une variable influençant significativement le degré de connectivité entre populations. Ce résultat plaide pour une prise en compte de l'orientation des réseaux pour estimer la connectivité le long d'un réseau hydrographique (Proulx *et al.* 2005; Erős *et al.* 2011b).

Les outils issus de la théorie des graphes (Urban & Keitt 2001; Dale & Fortin 2010; Galpern *et al.* 2011) apparaissent particulièrement adaptés à l'étude de la connectivité au sein des éléments linéaires du paysage, qui sont déjà structurés sous forme de réseaux linéaires. Ces outils permettraient de modéliser de manière plus précise la connectivité du réseau de fossés, et notamment d'en identifier les zones de fragilité (Rozenfeld *et al.* 2008; Fortuna *et al.* 2009). Toutefois, l'un des problèmes posés est la façon de considérer les nœuds du graphe, qui correspondent traditionnellement aux taches d'habitats favorables. Au sein d'un réseau d'éléments linéaires du paysages, les segments constituent à la fois des taches d'habitats favorables (nœuds) et des connections (liens). Erős *et al.* (2011b;a) ont proposé, pour des réseaux hydrographiques dendritiques, de considérer chaque segment de réseau situé entre deux embranchements comme une tache d'habitat (et par conséquent un nœud) et de représenter par des liens les connections entre ces segments. Cette approche pourrait être appliquée au réseau de fossés, et représenterait l'ensemble des connexions (branchements) possibles ; il serait néanmoins compliqué de la paramétrer pour intégrer des notions de distances le long du réseau entre les points. Un problème supplémentaire provient du fait qu'une telle approche génèrerait, sur notre zone d'étude, un réseau constitué de plusieurs milliers de nœuds, relativement complexe à manipuler et impliquant des temps de calcul longs.

II.4. Perméabilité des fossés à la dispersion

Si les variables caractérisant la composition et la connectivité du réseau expliquent une part significative de la structuration des assemblages d'espèces de berges de fossés, nos modèles conservent cependant une part de variance non expliquée.

En premier lieu, nous avons essentiellement travaillé à l'échelle des métapopulations ou métacommunautés, une échelle intégrative qui ne permet pas la prise en compte de facteurs locaux. A l'échelle locale, la structure des communautés dépend probablement d'autres facteurs abiotiques, dont certains ont été bien étudiés dans le cas des fossés. Citons pour exemple les taux de nutriments (Van Strien *et al.* 1989; Blomqvist *et al.* 2003; Leng *et al.* 2010), les taux d'humidité (Van Strien *et al.* 1989; Twisk *et al.* 2003) ou encore les régimes de perturbation (Milsom *et al.* 2004; Blomqvist *et al.* 2006). La présence d'arbres ou de fourrés, créant des zones ombragées, ou de plaques de béton dans certains courants, est également susceptible d'influencer la composition des communautés locales.

D'autres facteurs peuvent également influencer la connectivité du réseau de fossés. Le premier est la vitesse du courant, que nous avons choisi d'approximer en distinguant les fossés présentant un courant identifié des autres. La vitesse réelle du courant s'avère très complexe à estimer, car elle dépend de plusieurs facteurs (quantité d'eau, direction et vitesse du vent...) qui peuvent changer rapidement. En second lieu, la présence ou l'absence d'eau dans les fossés peut également influencer la dispersion des espèces, et donc la connectivité. Nous avons considéré dans le cadre de cette thèse que la majorité des fossés étant au moins susceptibles de se trouver en eau après de fortes précipitations, l'ensemble du réseau serait considéré comme des corridors aquatiques potentiels. Il s'agit là encore d'une approximation, la présence d'eau étant un paramètre complexe et susceptible de varier de manière importante dans le temps (en fonction de la saison, mais également de la quantité de précipitations tombées lors des jours précédents) et dans l'espace (en fonction de la morphologie des fossés, notamment de leur profondeur). La télédétection pourrait peut-être permettre d'obtenir une ou plusieurs estimations à des temps t , qui pourraient par exemple permettre de détecter les fossés régulièrement à sec, en utilisant des images satellites infrarouges. Il serait

alors possible de tester le fait que ces fossés contribuent ou non à la dispersion des propagules végétales. Enfin, la densité de la végétation présente à la surface des fossés, qu'elle soit émergée ou flottante, peut également contribuer à limiter la dispersion des graines et propagules végétatives (Chambert & James 2009). Ce paramètre est là encore complexe à cartographier de manière précise sur une large échelle, et très variable selon la période de l'année concernée. Globalement, l'ensemble des fossés est cependant fauché au début de l'automne, ce qui homogénéise cet aspect pendant les mois d'automne et d'hiver.

III. Impact de la connectivité sur les stratégies de dispersion des espèces

Le concept de connectivité fonctionnelle intègre la réponse spécifique des organismes à la structure du paysage, largement dépendante de leurs traits de dispersion. Nous avons cherché à savoir si les traits de dispersion des espèces végétales de fossés contribuaient à modeler leur réponse aux modifications de connectivité. Nos résultats ont montré à la fois une influence du vecteur de dispersion principal des espèces, mais aussi un impact plus fin de leurs traits de dispersion individuels.

III.1. Le vecteur de dispersion impacte la réponse des espèces végétales à la connectivité

Les espèces hydrochores répondent uniquement à la connectivité du réseau et à sa composition en terme d'éléments adjacents, tandis que les espèces non-hydrochores, si elles dépendent également du réseau, sont influencées par la composition et la connectivité du paysage dans son ensemble. La dispersion des espèces hydrochores apparaît donc beaucoup plus contrainte par le réseau de fossés que celle des espèces non-hydrochores. Au niveau du réseau, les deux types de métacommunautés ne sont, là encore, pas toujours influencées par les mêmes éléments. Si les intersections semblent avoir les mêmes effets quel que soit le vecteur de dispersion, les espèces hydrochores ne sont pas influencées par la quantité de busages, tandis que la similarité entre communautés locales diminue lorsque le nombre de busages augmente. Cela suggère que les obstacles partiels qu'ils constituent sont plus perméables pour les espèces hydrochores que pour les non-hydrochores.

Toutefois, la notion de vecteur de dispersion est une notion intégratrice, et cette approche présente plusieurs inconvénients. En premier lieu, de très nombreuses espèces peuvent être dispersées par plusieurs vecteurs (polychorie, Berg 1983; Ozinga *et al.* 2004). Certaines adaptations à un vecteur en particulier peuvent faciliter la dispersion par un autre : les graines anémochores ailées peuvent ainsi avoir une bonne

flottabilité (Soons 2006; Säumel & Kowarik 2013). Les cas de combinaison de vecteurs primaires et secondaires sont également fréquents, par exemple une dispersion anémochore primaire qui amènerait des graines à atteindre un cours d'eau pour être ensuite dispersées par hydrochorie (Soomers *et al.* 2013a). Enfin, pour un même vecteur de dispersion, les combinaisons de traits d'histoire de vie peuvent révéler des capacités de dispersion très différentes (Soons 2006; Di Nitto *et al.* 2013; Säumel & Kowarik 2013). D'où l'intérêt de regarder plus finement les combinaisons de traits de dispersion et leur impact sur la réponse des espèces à la perte de connectivité.

III.2. Au-delà du vecteur de dispersion : plusieurs stratégies de dispersion hydrochore

Nos résultats démontrent de larges disparités au sein des espèces hydrochores, avec une diversité de traits de dispersion impliqués dans la réponse à la connectivité, que ce soient les traits de reproduction en tant que tels (type de pollinisation, allocation à la reproduction sexuée ou asexuée) ou les traits directement impliqués dans le processus de transports des graines/propagules par l'eau.

III.2.1. Influence des stratégies de reproduction et de pollinisation

L'allocation à la reproduction sexuée est un processus étudié indirectement dans le cadre de ces travaux de thèse, au travers de traits comme la production de graines et leur taux de germination. Les réseaux ayant une quantité de linéaire connecté et une quantité d'intersection plus faible sont caractérisés par des espèces au taux de germination plus faible. Une réduction de connectivité liée à une diminution du nombre d'intersection sélectionne également des espèces produisant moins de graines. Il semble donc qu'une réduction de la connectivité liée à une diminution de la densité du réseau et de son degré de connexion favorise plutôt des espèces caractérisées par un moindre investissement dans la reproduction sexuée.

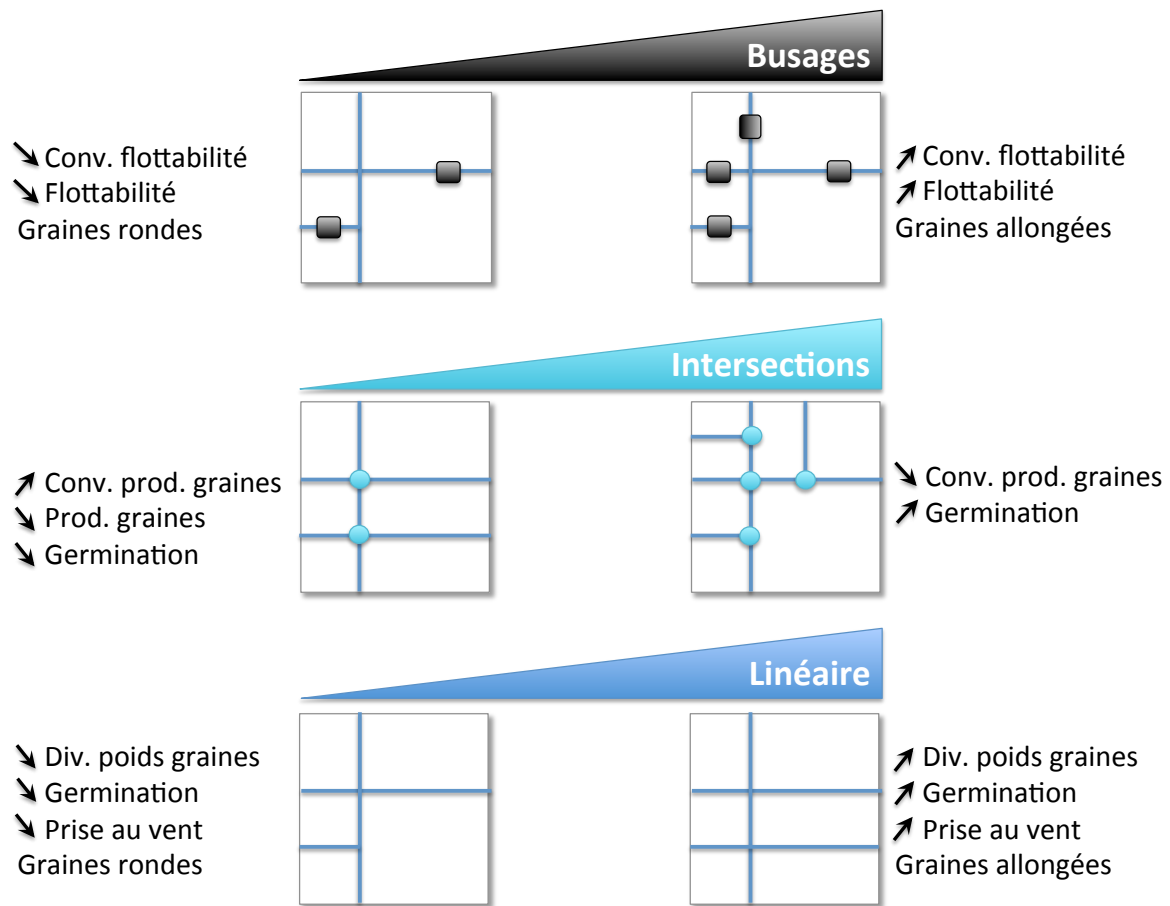


Figure 1 : Récapitulatif des résultats concernant l'impact des différentes mesures de connectivité. Div., Divergence ; Conv., Convergence ; Prod. graines, production de graines.

De nombreux travaux ont mis en évidence l'existence d'un trade-off entre allocation à la reproduction végétative et allocation à la reproduction sexuée (Sutherland & Vickery 1988; Rautiainen *et al.* 2004; Stöcklin & Winkler 2004), notamment au sein d'un pool d'espèces hydrochores (Boedeltje *et al.* 2008). Une allocation plus importante à la reproduction végétative est souvent interprétée comme une stratégie de dispersion à courte distance (Eriksson 1992; Stöcklin & Winkler 2004). Néanmoins, la dispersion hydrochore s'avère également être un vecteur de dispersion à moyenne, voire longue distance de propagules végétatives flottantes (Nilsson *et al.* 2010; Sarneel 2013; Kappes *et al.* 2013). Les résultats issus de pièges à graines posés à la surface des fossés dans notre territoire d'étude montrent que les fragments végétatifs sont extrêmement minoritaires par rapport aux graines sur l'ensemble du pool de propagules hydrochores

dispersées dans ces milieux. Toutefois, pour quelques espèces, qu'elles soient aquatiques (*Potamogeton pusillus*, *Groenlandia densa*) ou émergées (*Nasturtium officinale*, *Butomus umbellatus*), nous n'avons récupéré que des fragments végétatifs, ce qui suggère que quelques espèces pourraient disperser uniquement ou majoritairement par ce biais, même si elles restent peu nombreuses. Il pourrait être intéressant de vérifier à quel type de stratégie de dispersion cette limitation apparente de l'investissement dans la reproduction sexuée est reliée. Il paraîtrait pourtant surprenant que la réduction de la densité du réseau conduise à une sélection de stratégie de dispersion à longue distance par le biais des propagules végétatives plutôt que par les graines, ce qui penche plutôt vers l'hypothèse d'une dispersion végétative à courte distance. Une meilleure caractérisation de la reproduction végétative et des distances de dispersion qui y sont liées au sein du réseau de fossés apparaîtrait donc nécessaire pour mieux appréhender le rôle de l'allocation à la reproduction sexuée dans la réponse à la perte de connectivité.

La réduction de la connectivité des paysages est également susceptible de limiter l'abondance et les déplacements des pollinisateurs, réduisant ainsi les flux de pollen (Van Geert *et al.* 2010), et ainsi de favoriser les espèces auto-compatibles, potentiellement moins impactées par une réduction de ces flux (Eckert *et al.* 2010). Le degré d'auto-incompatibilité est susceptible de réduire la diversité génétique et d'augmenter la différenciation entre populations (Heywood 1991; Hamrick & Godt 1996; Vekemans & Hardy 2004). Le Lycopée d'Europe, plus autogame que l'Oenanthe aquatique, montre ainsi un degré de différenciation génétique entre populations plus important, en dépit d'une abondance et de tailles de populations plus importantes au sein du territoire d'étude. Une meilleure compréhension de l'impact de la connectivité du réseau de fossés sur les flux de pollen permettrait donc également de mieux identifier les conséquences possibles de la fragmentation sur la persistance des espèces, ainsi que leur potentiel de conservation dans ces milieux.

III.2.2. Traits impliqués dans la dispersion des graines via l'eau

Une connectivité réduite contribue à sélectionner des espèces dont les graines ont une meilleure flottabilité lorsque la quantité de busages augmente (**Figure 1**). Les

éléments susceptibles de constituer des obstacles à la dispersion le long du réseau filtrent donc les espèces capables de disperser efficacement au sein du réseau de fossés. Nous avons vu plus haut que ces éléments exercent un rôle de barrière plus imperméable pour les espèces non-hydrochores que pour les hydrochores ; ce résultat est probablement expliqué par des différences de flottabilité puisque même au sein de espèces hydrochores, ces obstacles semblent relativement imperméables pour les espèces à faible flottabilité, tandis qu'ils constituent des barrières partielles, plus perméables pour les espèces capables de flotter longtemps.

Cette propriété découle probablement des caractéristiques de la majeure partie des fossés : stagnants, avec un courant créé par le vent variable en force et en direction et susceptible de changer rapidement. Ces fossés étant étroits, la probabilité qu'une graine soit retenue sur les berges ou par un obstacle est forte, limitant probablement fortement les distances parcourues d'une traite. Les modifications fréquentes de niveau d'eau ou de force de vent sont cependant susceptibles de remettre les graines échouées en mouvement relativement fréquemment, et ainsi de leur permettre de disperser de proche en proche à condition qu'elles continuent à flotter. Cette dispersion hydrochore dans les fossés est donc probablement un processus lent, qui n'assure une dispersion efficace qu'aux espèces flottant suffisamment longtemps. Un tel processus a été également mis en évidence dans un marais danois (Chang *et al.* 2008).

Notons toutefois que la présence de busages a un effet négatif significatif sur les niveaux observés de diversité génétique pour les populations d'*Oenanthe aquatique*, espèce hydrochore à flottabilité relativement importante, dans les réseaux fortement busés. S'ils forment des barrières moins imperméables à la dispersion des espèces flottant plus longtemps, les busages semblent cependant contribuer à limiter les possibilités de déplacement de ces espèces.

III.3. Filtres de connectivité et stratégies de dispersion

L'ensemble de nos résultats nous a donc permis de mettre en évidence deux types de réponses des espèces végétales de fossés à deux aspects de la perte de connectivité du réseau, qui n'impactent pas les mêmes stades du processus de dispersion (**Figure 2**).

D'une part, un réseau moins dense, moins connecté, tend à sélectionner des espèces investissant moins dans la reproduction sexuée et la production de graines. Cela correspondrait plutôt à une stratégie de dispersion réduite, plus locale. Ce type de sélection peut être dû au fait que, dans un paysage où la connectivité est faible, un investissement fort à produire des graines peut s'avérer coûteux et inutile si elles ne parviennent pas à atteindre des habitats favorables (Villard & Metzger 2014). D'autre part, un réseau présentant plus d'obstacles conduit plutôt à la sélection d'espèces capables de flotter plus longtemps, et ainsi susceptibles de s'accommoder de ces barrières et de maintenir les flux de dispersion. Cela correspond à la conséquence inverse de la réduction de connectivité, qui tend à sélectionner les espèces capables de dispersion à longue distance (Fahrig & Merriam 1994; Alados *et al.* 2009). Ces deux types de réponse à la connectivité apparaissent dans la littérature ; nous avons montré ici qu'ils peuvent cohabiter au sein d'un même système, sous l'influence de composantes différentes de la connectivité.

Ces réponses impliquent la sélection de stratégies aux conséquences opposées pour le devenir des espèces dans ce paysage fragmenté. La diminution de la densité du réseau de fossés exerce une pression de sélection favorisant la dispersion à courte distance, susceptible d'augmenter l'isolement des populations et de réduire des flux de gènes, et ainsi de limiter la persistance des populations (Young *et al.* 1996; Honnay & Jacquemyn 2007; Frankham *et al.* 2010). Au contraire, l'augmentation de la quantité de busages favorise les espèces capables de disperser à longue distance, ce qui permet de maintenir des échanges de graines, et donc de limiter la stochasticité démographique des populations, de permettre la recolonisation de patchs d'habitats ayant subi une extinction, et de maintenir des flux de gènes et d'éviter une trop forte érosion génétique (Brown & Kodric-Brown 1977; Richards 2000; Noël *et al.* 2013). Cette seconde stratégie apparaît donc plus susceptible de favoriser la persistance à long terme des espèces en question dans le territoire considéré.

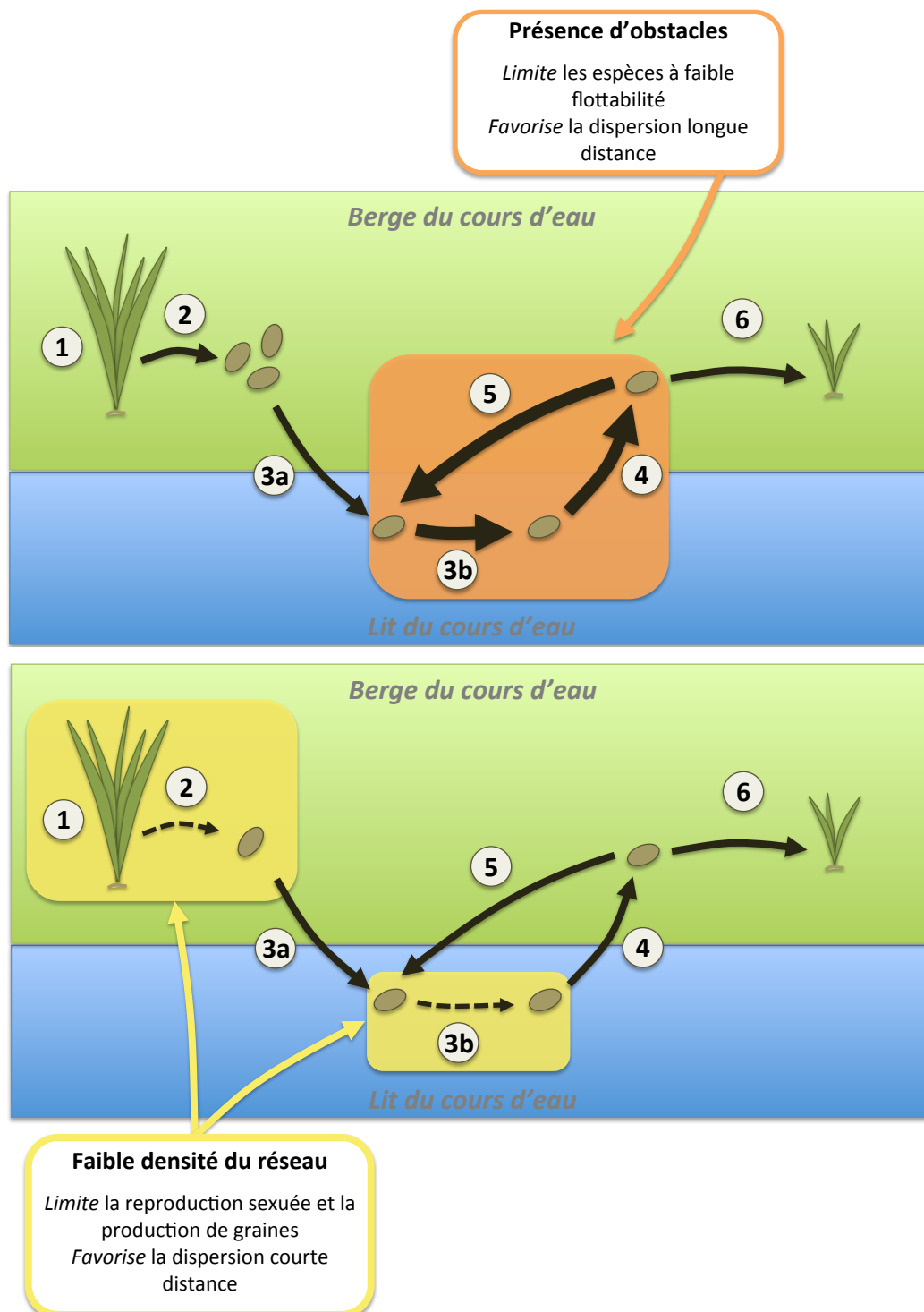


Figure 2 : Schéma-bilan de l'impact des différentes composantes de la connectivité étudiées sur la dispersion des espèces végétales hydrochores. (1) Allocation à la reproduction sexuée ; (2) Production de graines ; (3a) Transport de la plante-mère jusqu'à l'eau ; (3b) Transport *via* l'eau ; (4) Dépôt ou rétention de la graine ; (5) Remise en mouvement de la graine ; (6) Germination et établissement. **A.** Conséquences fonctionnelles d'une perte de connectivité liée à la présence d'obstacles sur le réseau. **B.** Conséquences fonctionnelles d'une perte de connectivité liée à une diminution de la densité du réseau de fossés.

IV. Perspectives de recherche

IV.1. Flux de propagules hydrochores dans les fossés

Les travaux présentés dans le cadre de ce travail de thèse caractérisent le rôle de la connectivité du réseau de fossés sur la dispersion de manière indirecte. Nous avons donc également cherché à caractériser de manière directe la dispersion des propagules hydrochores à la surface des fossés. Les objectifs de ce travail sont l'identification de la part des graines et des fragments végétatifs au sein du pool de propagules hydrochores, la recherche d'une influence de la connectivité du réseau et de la présence de courant dans les fossés sur les flux de propagules, et l'étude du lien végétation établie/flux de propagules.

Afin de mieux caractériser la dispersion hydrochore des espèces végétales dans les fossés, nous avons installé entre janvier et mars 2013 cinquante filets à la surface de 50 fossés, stagnants ou courants, répartis dans 25 des 30 sites utilisés dans le cadre des inventaires de végétation des métacommunautés (deux fossés échantillonnés par site). Les graines et les propagules végétatives récupérées au cours des deux sessions d'échantillonnage ont été séparées. La viabilité des propagules a été vérifiée, et les graines ont été conservées au froid avant d'être semées pour être identifiées. Environ 6500 propagules, appartenant à 53 espèces, ont été identifiées. Les résultats préliminaires montrent que la proportion de graines dispersant par hydrochorie à la surface des fossés est largement plus importante (plus de 95 % des propagules récupérées) que celle des fragments végétatifs. Le type de fossé étudié semble également avoir une grande importance pour la quantité de propagules transportées, 3,3 fois plus de propagules ayant été récupérées dans les fossés courants que dans les fossés stagnants, alors que ces derniers représentaient environ deux tiers des fossés échantillonnés. L'analyse de ce jeu de données est en cours.

IV.2. Dynamiques temporelles et conservation

Les assemblages d'espèces sont des systèmes dynamiques. Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse caractérisent le fonctionnement du système étudié à un moment

donné, et ne permettent donc pas d'évaluer ces dynamiques. Les assemblages d'espèces étudiés sont-ils stables, en déclin ? Les résultats obtenus par le biais de l'analyse de diversité fonctionnelle suggèrent notamment un possible déclin amorcé de certaines espèces sous l'effet de la perte de connectivité. La prise en compte de la dimension temporelle pourrait permettre de mieux comprendre les processus impliqués dans la réponse à la fragmentation.

IV.2.1. Quelle sont les dynamiques démographiques à l'œuvre dans les fossés ?

Nous disposons actuellement de peu d'informations concernant les dynamiques temporelles des espèces végétales de berges de fossés. La seule étude disponible, réalisée aux Pays-Bas au cours de trois années successives, suggère un turnover d'espèces important, avec des événements fréquents d'extinction-recolonisation (Geertsema 2005). Ces dynamiques peuvent avoir des conséquences potentiellement importantes, notamment pour les espèces restreintes au réseau. Dans les éléments linéaires, la densité des populations est restreinte, et les effectifs réduits, rendant les populations plus sensibles aux risques d'extinctions locales. Et ce d'autant plus que dans les fossés, les sources potentielles de perturbations sont nombreuses : interventions de gestion telles que fauche ou curage, rebouchage du fossé, pollutions diverses (par le biais d'intrants ou de produits phytosanitaires issus de l'agriculture, ou du dépôt de déchets)... Observe-t-on des dynamiques d'extinctions-recolonisations fréquentes, qui pourrait limiter les possibilités de persistance des espèces sur le long terme ? Une autre possibilité impliquerait des dynamiques source-puits, où certains types de fossés seulement permettraient une reproduction efficace des espèces, limitant ainsi les possibilités de recolonisation, comme nos résultats le suggèrent pour *Oenanthe aquatica*.

La combinaison de plusieurs types d'approches permettrait une meilleure compréhension globale de ces dynamiques temporelles. A l'échelle des métapopulations, il serait intéressant de cibler des espèces d'intérêt pour la conservation suffisamment présentes sur le territoire, comme *Butomus umbellatus*, *Hottonia palustris* ou *Oenanthe aquatica*, afin de mieux appréhender l'état de conservation des populations et leur probabilité de persistance dans le territoire. La mise en place d'un suivi démographique

des populations existantes sur plusieurs années, associé à une surveillance régulière du site pour repérer l'apparition de nouvelles populations. Ce travail pourrait être associé à la mise en place de la base de données évoquée dans le point IV.2.2 ; l'apport des sciences participatives pourrait notamment contribuer à augmenter l'effort de prospection et la probabilité de détecter de nouvelles populations.

Des approches d'écologie moléculaire pourraient également permettre de préciser ces dynamiques et leur lien avec la connectivité du réseau de fossés. Des analyses de flux de gènes instantanés, par le biais d'analyses de parenté et/ou de paternité (Jones & Ardren 2003), permettraient notamment la détection d'éventuelles dynamiques source-puits. L'analyse probabiliste des taux de migration permettrait également de détecter des taux de migration asymétriques entre populations (Wilson & Rannala 2003; Beerli & Palczewski 2010).

IV.2.2. Quel rôle de la connectivité passée du réseau de fossés ?

La structuration actuelle des communautés et métacommunautés d'espèces, comme la structuration génétique des populations, est la résultante d'une histoire cumulée au cours du temps. Les assemblages d'espèces présentent souvent une certaine résilience, qui fait que les conséquences des changements survenus dans la composition ou la configuration du paysage peuvent ne pas apparaître de manière immédiate (Eriksson 1996). Plusieurs études montrent que des populations peuvent ainsi persister dans des paysages qui leur sont devenus défavorables pendant une durée plus ou moins longue, pouvant atteindre plusieurs dizaines d'années, voire plus (Herben *et al.* 2006; Vellend *et al.* 2006). Ce phénomène, appelé « dette d'extinction », touche plus particulièrement certaines espèces, notamment les espèces pérennes et les espèces spécialistes (Kuussaari *et al.* 2009; Cousins & Vanhoenacker 2011). En conséquences, la structure d'une communauté observée à un temps t peut s'avérer mieux expliquée par la structure passée d'un paysage, disparue ou modifiée depuis, que par sa structure présente (Lindborg & Eriksson 2004; Helm *et al.* 2006; Ernoult *et al.* 2006). La présence d'une dette d'extinction peut induire une sous-estimation des espèces effectivement en déclin dans un territoire, qui sont susceptibles de disparaître à défaut d'actions de conservation efficaces (Kuussaari *et al.* 2009).

Au cours du temps, le réseau de fossés a évolué : des fossés ont été créés, d'autres ont été rebouchés, des zones humides susceptibles de constituer des sources riches en espèces ont disparu. Ces modifications ont certainement contribué à modifier la connectivité du réseau. On peut donc se demander si l'on retrouve la trace de ces modifications historiques de la connectivité dans la structuration actuelle des assemblages d'espèces, et si elle impacte de la même manière les différentes composantes de la diversité : taxonomique, fonctionnelle et génétique. Les espèces de fossés présentent-elles une dette d'extinction ?

Des documents historiques (cartes d'état-major datant des années 1850, photographies aériennes à partir des années 50) sur lesquels apparaît le réseau de fossés pourraient permettre de cartographier et mesurer l'évolution de sa connectivité depuis environ un siècle et demi. Ces données permettraient d'analyser l'influence de la connectivité passée du réseau sur la structure actuelle des métacommunautés, et ainsi d'identifier la présence potentielle d'une dette d'extinction.

Etant donné que l'isolement des populations et ses conséquences démographiques impactent la diversité et la structure génétique des populations, ces deux derniers paramètres sont eux aussi des marqueurs potentiels de réponse des populations à des modifications passées de la connectivité (Jacquemyn *et al.* 2004; Prentice *et al.* 2006; Münzbergová *et al.* 2013). La caractérisation de la structure génétique des espèces proposées dans le point V.1.1 permettrait de rechercher des liens avec la connectivité actuelle et passée du réseau de fossés. Mais encore ?

IV.3. Vers la modélisation du processus de dispersion hydrochore dans les fossés

L'association des données issues de ce document de thèse et de résultats portant sur les analyses de dynamiques de populations proposées ci-dessus pourraient permettre la construction de modèles capable de simuler la dispersion et les flux de gènes associés d'une ou deux espèces-cibles hydrochore(s) au sein du réseau de fossés.

La dispersion des espèces pourrait être implémentée comme une fonction des capacités de l'espèce à se déplacer par hydrochorie, et de la rugosité opposée par le

milieu à ces déplacements. Il pourrait intégrer un éventuel temps de latence en fonction des liens établis entre l'état actuel des populations et la connectivité passée.

Un tel outil pourrait permettre d'analyser l'influence de différents scénarios de modification de la structure du réseau de fossés sur la répartition de l'espèce et la structuration génétique des populations. Il permettrait ainsi d'évaluer les conséquences de différents choix de gestion sur le devenir des populations, et ainsi contribuer à orienter les décisions des gestionnaires.

V. Perspectives appliquée : Gestion, aménagement et Trame Verte et Bleue

V.1. Apports concernant la conservation des fossés en tant que corridors

Si nos résultats mettent en avant le rôle de corridor des fossés, ils soulignent également la spécificité de la réponse des espèces aux modifications de la connectivité du réseau. Comme tous les corridors, les fossés sont plus ou moins efficaces selon les espèces considérées, et la mise en place de mesures de conservation efficaces nécessite en premier lieu un choix vis-à-vis des espèces à cibler.

V.2.1. Quelles espèces-cibles ?

Le bas-pays de Béthune est un territoire majoritairement agricole, où le paysage est largement dominé par les cultures. Or, certaines espèces patrimoniales n'ont été observées que dans des fossés bordés par des habitats semi-naturels, prairies (*Silvaum silaus*) ou bois (*Carex vulpina*). S'il apparaît important de suivre ces populations, particulièrement dans le cas de *Carex vulpina*, et de prendre des mesures de gestion appropriées pour assurer leur pérennité, il paraît cependant peu probable que ces espèces, plutôt spécialistes des habitats semi-naturels, s'avèrent capables de s'établir et de disperser dans les fossés. D'autres espèces patrimoniales paraissent plus restreintes au réseau, et ont été observées essentiellement ou uniquement dans des fossés bordés de cultures. C'est le cas des espèces protégées *Alisma lanceolatum*, *Butomus umbellatus*, *Hottonia palustris*, *Oenanthe aquatica*... Ainsi que d'autres, en déclin, comme *Samolus valerandi* ou *Nasturtium microphyllum*. Ces espèces sont de plus caractéristiques de communautés végétales de milieux humides comprenant des espèces plus communes, mais néanmoins restreintes au réseau dans ce paysage agricole.

Les approches fonctionnelles utilisées dans le cadre de ce travail ont permis d'identifier des traits caractérisant la sensibilité des espèces végétales de fossés à la connectivité du réseau. Nous avons par exemple vu que les espèces avec une meilleure

flottabilité étaient plus à même de persister dans un réseau de fossés présentant de nombreux busages, ce qui suggère que ces espèces sont plus adaptées à la dispersion le long des fossés. Ces données pourraient permettre d'identifier plus finement, sur la base de leurs traits de dispersion, les communautés d'espèces pour lesquels les fossés ont la plus forte probabilité de constituer des habitats-corridors efficaces.

Enfin, il paraît également important de continuer à référencer et étudier les populations d'espèces patrimoniales du territoire d'étude, et de diffuser ces informations auprès des multiples gestionnaires. A cet effet, la création d'une base de données participative, qui pourrait intégrer les adhérents de l'association Lestrem Nature, permettrait de suivre l'évolution de ces populations. Pour certaines espèces (*Carex vulpina*, *Samolus valerandi*...), les populations relictuelles sont très isolées, et nécessitent une prise en charge pour éviter leur disparition.

V.2.2. Quelles mesures de conservation ?

Si la gestion de l'habitat reste indispensable, nos résultats montrent d'une part que la dispersion est un facteur limitant pour les communautés végétales de fossés, et d'autre part que la connectivité du réseau contribue fortement à structurer les assemblages d'espèces. Globalement, une réduction de la quantité de fossés ou de leur degré de connexion semble fortement réduire les possibilités de dispersion des espèces. Une première mesure préconisée pourrait donc consister à s'assurer du maintien de cette connectivité sur le réseau existant, notamment avec les zones riches en espèces : par exemple, en vérifiant la bonne circulation de l'eau dans les busages et l'absence de portions de fossés partiellement ou complètement rebouchées, qui rompent la connectivité hydraulique.

Il serait également bénéfique d'éviter ou de limiter la suppression de segments de fossés, puisque la densité du réseau et le nombre d'intersections contribuent à la persistance des espèces végétales dans les fossés. De plus, certains segments de fossés constituent des connections uniques entre deux secteurs qui peuvent se retrouver totalement isolés l'un de l'autre si l'un de ces fossés clé disparaît.

V.2.3. Rôle de la gestion locale

A l'échelle locale, la qualité de l'habitat, partiellement définie par la gestion, peut également jouer un rôle important pour le maintien de communautés végétales diversifiées et la persistance d'espèces protégées. Indirectement, nos travaux suggèrent plusieurs pistes concernant l'impact des mesures de gestion sur les communautés végétales de fossé. En premier lieu, ils ont mis en évidence la place particulière des fossés de bords de route par rapport aux autres catégories de fossés. Il faut cependant rappeler que les routes dont il est question ici sont essentiellement de petites routes communales : aucune nationale ne traversait le territoire d'étude au moment de nos travaux, et l'on n'y dénombrait que deux routes départementales. Nos résultats ne peuvent donc être étendus en l'état aux fossés bordant tout type de route.

Ces fossés de bord de route subissent une gestion plus intensive que les autres, liée aux fauches plus fréquentes. Or, dans les milieux très productifs, il a été démontré qu'un régime de fauche relativement intensif pouvait augmenter la richesse des communautés végétales de berges de fossés (Milsom *et al.* 2004; Blomqvist *et al.* 2006). Nos résultats montrent également une diminution de la diversité génétique des populations d'*Oenanthe aquatique* situées en bord de route. Ce résultat pourrait être dû à une fauche intervenant trop tôt dans la saison de floraison, avant la production de graines, qui a lieu à la fin de l'été. La mortalité accrue limiterait ainsi la quantité de partenaires disponibles pour la reproduction sexuée, et induirait une augmentation de la dérive génétique au fil du temps.

En prenant en compte ces deux effets, nos résultats conforteraient donc l'expérimentation d'une fauche avec exportation à deux passages effectués sur les deux berges, l'un tôt dans la saison (avril-mai), l'autre tardif, courant septembre (Blomqvist *et al.* 2006). Une expérimentation pourrait être mise en place afin d'étudier l'impact de ces mesures de gestion destinées à améliorer la qualité de l'habitat, et leur interaction avec la connectivité du réseau de fossés. Le régime de fauche proposé pourra être appliqué sur deux lots de fossés situés dans des secteurs plus ou moins connectés aux fossés riches en espèces, et la comparaison avec des fossés témoins sans modification du régime de fauche permettra d'analyser le succès de la restauration, ainsi que les rôles respectifs de la gestion et de la connectivité du réseau.

V.3. Un exemple d'espèce patrimoniale concernée par ces mesures de conservation: l'Oenanthe aquatique

L'Oenanthe aquatique est une espèce relativement rare sur le territoire d'étude ; si elle a été observée dans la moitié des trente sites au cours de nos inventaires, il ne s'agissait, à l'exception de deux populations plus importantes, que de quelques pieds isolés. Dans le Bas-Pays de Béthune, l'espèce est restreinte aux fossés et plutôt observée dans les paysages dominés par les cultures. L'Oenanthe aquatique semble également plus présente dans les réseaux plus connectés, avec plus d'intersections, dans lesquels les populations présentent une diversité génétique plus forte. Si l'espèce peut se maintenir lorsque les busages sont nombreux, ces éléments ont néanmoins un impact sur la dispersion de l'Oenanthe aquatique, puisqu'ils contribuent à renforcer les effets de dérive génétique en créant des barrières à la dispersion hydrochore.

Les graines d'Oenanthe aquatique dispersent par hydrochorie ; l'espèce est en effet parmi les plus abondantes en termes de propagules récupérées à la surface des fossés. Sa dispersion apparaît principalement localisée : 84% des graines d'Oenanthe ont été récupérées dans des sites où au moins une population avait été observée, dont 43% dans un unique fossé, hébergeant l'une des deux populations importantes.

Les patrons de flux géniques paraissent fortement contraints par le réseau de fossés, indiquant une dispersion effectuée principalement par ce biais. Une relative connectivité génétique des populations a lieu jusqu'à une distance d'environ 1200m le long du réseau. Les fossés courants ne semblent pas permettre de dispersion à longue distance chez cette espèce où les processus de dispersion paraissent plutôt dépendre des fossés stagnants. Cependant, un peu moins de la moitié (46%) des graines récupérées dans les filets l'ont été dans des fossés courants. Il est donc possible que ces cours d'eau puissent constituer des puits pour cette espèce qui ne paraît pas pouvoir s'y établir de manière durable. Les structures génétiques de populations observées montrent également que la rivière constitue une barrière pour les flux de gènes entre populations.

L'Oenanthe est une espèce présentant plutôt une reproduction sexuée, avec un taux de germination important, que ce soit sur sol ou dans l'eau. Elle est également caractérisée par une flottabilité relativement bonne à moyen terme (la moitié des

graines coule au bout d'une semaine, les 9/10^{èmes} au bout de 4 semaines et demie. Enfin, elle disperse plutôt lentement sous l'effet du vent.

Cette espèce, à la répartition réduite dans le territoire d'étude, est contrainte par une limitation de la dispersion et peut-être également par un problème d'habitat lié aux conséquences néfastes de pratiques de gestion. Elle présente néanmoins de bonnes capacités de dispersion à moyenne distance le long du réseau de fossés, liées notamment à son investissement dans la reproduction sexuée et la flottabilité de ses graines. Les fossés apparaissent donc comme un bon corridor de dispersion pour cette espèce, qui semble avoir conservé un potentiel de conservation suffisant pour persister dans le Bas-Pays de Béthune. Les mesures de conservation proposées au paragraphe précédent paraissent appropriées à la protection de cette espèce.

V.4. Place des fossés dans les Trames Vertes et Bleues

Les réseaux de fossés sont constitués d'éléments particuliers : linéaires, étroits et souvent perturbés, ils n'apparaissent pas à priori comme des habitats idéaux susceptibles de jouer un rôle dans la conservation des espèces végétales. Pourtant, leur statut de milieux humides leur confère un potentiel d'habitat intéressant, même si toutes les espèces impactées par la disparition des zones humides ne sont pas capables de supporter les conditions spécifiques que l'on y retrouve (fort taux de nutriments, perturbations...). Ce rôle est d'autant plus important que le territoire considéré est fragmenté, et que les habitats relictuels sont peu nombreux et isolés. Dans ces paysages, maintenir un réseau de fossés dense, bien connecté et sous un régime de gestion permettant de conserver une bonne qualité d'habitat peut permettre la persistance d'une flore diversifiée, et notamment de certaines espèces patrimoniales. L'intégration des fossés dans les Trames Vertes et Bleues peut ainsi contribuer au maintien de la biodiversité dans ces paysages agricoles.

De plus, ces réseaux permettent également de conserver une certaine perméabilité des paysages agricoles vis-à-vis de la dispersion des espèces végétales, plutôt que de constituer des barrières infranchissables. Les fossés peuvent ainsi notamment

contribuer à connecter ou reconnecter des zones semi-naturelles riches en espèces isolées les unes des autres au sein de la matrice agricole.

Nos résultats montrent cependant que la connectivité du réseau de fossés est une variable complexe, et qu'elle ne dépend pas uniquement de la présence ou de la quantité de linéaire connecté, mais également de divers autres éléments constitutifs du réseau, ainsi que de ses caractéristiques, notamment la présence ou l'absence de courant. La perméabilité du réseau à la dispersion des graines dépend donc d'une combinaison de facteurs, à la fois paysagers et locaux, qu'il est nécessaire de prendre en compte dans la planification et la gestion de ces corridors.



Bibliographie

- Aavik T, Augenstein I, Bailey D *et al.* (2008) What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? *Applied Vegetation Science*, **11**, 375–386.
- Aavik T, Holderegger R, Bolliger J (2014) The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity*, **112**, 471–8.
- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, **9**, 968–980.
- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *Automatic Control, IEEE Transactions on*, **19**, 716–723.
- Alados CL, Navarro T, Komac B *et al.* (2009) Do vegetation patch spatial patterns disrupt the spatial organization of plant species? *Ecological Complexity*, **6**, 197–207.
- Alados CL, Navarro T, Komac B, Pascual V, Rietkerk M (2010) Dispersal abilities and spatial patterns in fragmented landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 935–947.
- Albert CH (2015) Intraspecific trait variability matters. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 7–8.
- Algar AC, Kerr JT, Currie DJ (2011) Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. *Ecology*, **92**, 903–914.
- Alignier A, Bretagnolle V, Petit S (2012) Spatial patterns of weeds along a gradient of landscape complexity. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 328–337.
- Allee WC (1951) *The social life of animals*. Beacon, Boston.
- Amarasekare P (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, **6**, 1109–1122.
- Andersson E, Nilsson C, Johansson ME (2000) Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. *Journal of Biogeography*, **27**, 1095–1106.
- Andreasen C, Stryhn H, Streibig J (1996) Decline of the Flora in Danish Arable Fields. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 619–626.
- Armitage PD, Szoszkiewicz K, Blackburn JH, Nesbitt I (2003) Ditch communities: a major contributor to floodplain biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, 165–185.
- Auestad I, Rydgren K, Jongejans E, de Kroon H (2010) *Pimpinella saxifraga* is maintained in road verges by mosaic management. *Biological Conservation*, **143**, 899–907.

- Auffret AG (2011) Can seed dispersal by human activity play a useful role for the conservation of European grasslands? *Applied Vegetation Science*, **14**, 291–303.
- Auffret AG, Berg J, Cousins SAO (2014) The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions*, **20**, 1450–1456.
- Auffret AG, Cousins SAO (2013a) Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography*, **36**, 1150–1157.
- Auffret AG, Cousins SAO (2013b) Humans as long-distance dispersers of rural plant communities. *PloS One*, **8**, e62763.
- Baessler C, Klotz S (2006) Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **115**, 43–50.
- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart SN (Eds.) (2004) *2004 IUCN red list of threatened species. A global species assessment*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Bakker JP, Berendse F (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 63–68.
- Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, Bekker RM, Thompson K (1996) Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, **45**, 461–490.
- Barrett SCH, Husband BC (1997) Ecology and Genetics of Ephemeral Plant Populations : *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) in Northeast Brazil. *Journal of Heredity*, **88**, 277–284.
- Baudry J, Bunce RG., Burel F (2000) Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management*, **60**, 7–22.
- Baudry J, Merriam HG (1988) Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. In: *Connectivity in landscape ecology* , pp. 23–28.
- Baum KA, Haynes KJ, Dilleuth FP, Cronin JT (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology and Evolution*, **85**, 2671–2676.
- Beerli P, Palczewski M (2010) Unified framework to evaluate panmixia and migration direction among multiple sampling locations. *Genetics*, **185**, 313–326.
- Beier P, Noss RF (1998) Do Habitat Corridors Provide Connectivity ? *Conservation Biology*, **12**, 1241–1252.
- De Bello F (2012) The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 312–317.
- De Bello F, Leps J, Sebastia M-T (2006) Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, **29**, 801–810.

- Bennett a, Radford J, Haslem a (2006) Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, **133**, 250–264.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Berg RY (1983) Plant distribution as seen from plant dispersal : general principles and basic modes of plant dispersal. In: *Dispersal and Distributions* (ed Kubitzki K), pp. 13–36. Paul Parey.
- Bernard-Verdier M, Navas M-L, Vellend M *et al.* (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, **100**, 1422–1433.
- Berry O, Tocher MD, Gleeson DM, Sarre SD (2005) Effect of vegetation matrix on animal dispersal : genetic evidence from a study of endangered skinks. *Conservation Biology*, **19**, 855–864.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M *et al.* (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–354.
- Biggs J, Williams P, Whitfield M *et al.* (2007) The freshwater biota of British agricultural landscapes and their sensitivity to pesticides. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **122**, 137–148.
- Billeter R, Liira J, Bailey D *et al.* (2008) Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 141–150.
- Blann KL, Anderson JL, Sands GR, Vondracek B (2009) Effects of Agricultural drainage on aquatic ecosystems : a review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, **39**, 909–1001.
- Blomqvist MM, Bekker RM, Vos P (2003a) Restoration of ditch bank plant species richness : The potential of the soil seed bank. *Applied Vegetation Science*, **6**, 179–188.
- Blomqvist MM, Tamis WLM, Bakker JP, van der Meijden E (2006) Seed and (micro)site limitation in ditch banks: Germination, establishment and survival under different management regimes. *Journal for Nature Conservation*, **14**, 16–33.
- Blomqvist MM, Tamis WLM, de Snoo GR (2009) No improvement of plant biodiversity in ditch banks after a decade of agri-environment schemes. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 368–378.
- Blomqvist M., Vos P, Klinkhamer PG., ter Keurs W. (2003b) Declining plant species richness of grassland ditch banks—a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation*, **109**, 391–406.

- Boatman N (Ed.) (1994) *Field margins: integrating agriculture and conservation*. British Crop Protection Council.
- Boatman ND, Rew LJ, Theaker AJ, Froud-Williams RJ (1994) The impact of nitrogen fertilisers on margin flora. In: *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation* (ed Boatman ND), pp. 209–214.
- Boedeltje G, Bakker JP, Bekker RM, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2003) Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology*, **91**, 855–866.
- Boedeltje G, Ozinga WA, Prinzing A (2008) The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous propagule pressure. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 50–58.
- Boitani L, Falcucci A, Maiorano L, Rondinini C (2007) Ecological networks as conceptual frameworks or operational tools in conservation. *Conservation Biology*, **21**, 1414–1422.
- Ter Braak CJF (1987) The analysis of vegetation-environment relationship by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, **69**, 69–77.
- Brederveld RJ, Jähnig SC, Lorenz AW, Brunzel S, Soons MB (2011) Dispersal as a limiting factor in the colonization of restored mountain streams by plants and macroinvertebrates. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1241–1250.
- Brochet a. L, Guillemain M, Fritz H, Gauthier-Clerc M, Green a. J (2010) Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology*, **55**, 1262–1273.
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology*, **58**, 445–449.
- Brückmann S V., Krauss J, Steffan-Dewenter I (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 799–809.
- Brudvig LA, Damschen EI, Tewksbury JJ, Haddad NM, Levey DJ (2009) Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 9328–9332.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 119–125.
- Bruun HH, Fritzboeger B (2002) The past impact of livestock husbandry in dispersal of plant seeds in the landscape of Denmark. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **31**, 425–431.

- Bunn AG, Urban DL, Keitt TH (2000) Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, **59**, 265–278.
- Burel F (2014) *Projet Agriconnect - Rapport final*.
- Burel F, Baudry J, Butet A *et al.* (1998) Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, **19**, 47–60.
- Burgman MA, Lindenmayer DB, Elith J (2005) Managing landscapes for conservation under uncertainty. *Ecology*, **86**, 2007–2017.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach, 2nd edition* (Springer, Ed.). New York.
- Byers DL, Waller DM (1999) Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **30**, 479–513.
- Cadotte MW (2006) Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist*, **167**, 913–924.
- Calçada EA, Closset-Kopp D, Gallet-Moron E *et al.* (2013) Streams are efficient corridors for plant species in forest metacommunities. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 1152–1160.
- Campagne P, Affre L, Baumel A, Roche P, Tatoni T (2009) Fine-scale response to landscape structure in *Primula vulgaris* Huds.: does hedgerow network connectedness ensure connectivity through gene flow? *Population Ecology*, **51**, 209–219.
- Carvell C, Roy DB, Smart SM *et al.* (2006) Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation*, **132**, 481–489.
- De Cauwer I, Dufay M, Cuguen J, Arnaud J-F (2010) Effects of fine-scale genetic structure on male mating success in gynodioecious *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. *Molecular Ecology*, **19**, 1540–58.
- Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique de Bailleul (2005) *Plantes protégées et menacées de la région Nord/Pas de Calais*.
- Chambert S, James CS (2009) Sorting of Seeds by Hydrochory. *River Research and Applications*, **61**, 48–61.
- Chang ER, Veeneklaas RM, Buitenwerf R, Bakker JP, Bouma TJ (2008) To move or not to move: determinants of seed retention in a tidal marsh. *Functional Ecology*, **22**, 720–727.
- Charalambidou I, Santamaría L (2002) Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecologica*, **23**, 165–176.

- Cheptou P-O, Carrue O, Rouifed S, Cantarel A (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 3796–3799.
- Chester ET, Robson BJ (2013) Anthropogenic refuges for freshwater biodiversity: Their ecological characteristics and management. *Biological Conservation*, **166**, 64–75.
- Chetkiewicz C-LB, St. Clair CC, Boyce MS (2006) Corridors for Conservation: Integrating Pattern and Process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 317–342.
- Choo J, Juenger TE, Simpson BB (2012) Consequences of frugivore-mediated seed dispersal for the spatial and genetic structures of a neotropical palm. *Molecular Ecology*, **21**, 1019–31.
- Clausen P, Nolet B a., Fox a. D, Klaassen M (2002) Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe—a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica*, **23**, 191–203.
- Le Coeur D, Baudry J, Burel F (1997) Field margins plant assemblages : variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning*, **37**, 57–71.
- Le Coeur D, Baudry J, Burel F, Thenail C (2002) Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Environment*, **89**, 23–40.
- Concepción ED, Fernández-González F, Díaz M (2012) Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications*, **22**, 972–81.
- Conseil de l'Europe (2014) http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/econetworks/default_fr.asp.
- Cooper A, Mccann T, Davidson R, Foster GN (2005) Vegetation , water beetles and habitat isolation in abandoned lowland bog drains and peat pits. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**, 175–188.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E *et al.* (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell WK, Grubb PJ (2003) Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*, **100**, 417–428.
- Costello MJ, May RM, Stork NE (2013) Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, **339**, 413–416.
- Cousins SAO (2006) Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation*, **127**, 500–509.

- Cousins SAO, Vanhoenacker D (2011) Detection of extinction debt depends on scale and specialisation. *Biological Conservation*, **144**, 782–787.
- Couvreux M, Christiaen B, Verheyen K, Hermy M (2004) Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science*, **7**, 229–236.
- Cranmer L, McCollin D, Ollerton J (2012) Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*, **121**, 562–568.
- Crist TO, Veech J a. (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: Unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters*, **9**, 923–932.
- Crist TO, Veech JA, Gering JC, Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American Naturalist*, **162**, 734–743.
- Dale MRT, Fortin M-J (2010) From Graphs to Spatial Graphs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 21–38.
- Damschen EI, Baker D V., Bohrer G *et al.* (2014) How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 3484–3489.
- Damschen EI, Brudvig LA, Haddad NM *et al.* (2008) The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19078–19083.
- Damschen EI, Haddad NM, Orrock JL, Tewksbury JJ, Levey DJ (2006) Corridors increase plant species richness at large scales. *Science*, **313**, 1284–1286.
- Davies B, Biggs J, Williams P *et al.* (2008) Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **125**, 1–8.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**, 528–534.
- Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, **14**, 342–355.
- Dennis B (2002) Allee effects in stochastic populations. *Oikos*, **96**, 389–401.
- Diaz S, Lavorel S, McIntyre S *et al.* (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, **13**, 313–341.

- Van Dijk WFA, van Ruijven J, Berendse F, de Snoo GR (2014) The effectiveness of ditch banks as dispersal corridor for plants in agricultural landscapes depends on species' dispersal traits. *Biological Conservation*, **171**, 91–98.
- Van Dijk WFA, Schaffers AP, Leewis L, Berendse F, Snoo GR De (2013) Temporal effects of agri-environment schemes on ditch bank plant species. *Basic and Applied Ecology*, **14**, 289–297.
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, **28**, 137–167.
- Donald PF, Green RE, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*, **268**, 25–29.
- Dormann CF, Schweiger O, Augenstein I *et al.* (2007) Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 774–787.
- Dornier A, Cheptou P-O (2012) Determinants of extinction in fragmented plant populations: *Crepis sancta* (Asteraceae) in urban environments. *Oecologia*, **169**, 703–12.
- Van Dorp D, van den Hoek WPM, Dalebout C (1996) Seed dispersal capacity of six perennial grassland species measured in a wind tunnel at varying wind speed and height. *Canadian Journal of Botany*, **74**, 1956–1963.
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-Inertia Analysis and the Linking of Ecological Data Tables. *Ecology*, **84**, 3078–3089.
- Duflot R, Georges R, Ernoult A, Aviron S, Burel F (2014) Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, **56**, 19–26.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA *et al.* (2010) Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 35–43.
- Ehrlén J, Eriksson O (2000) Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, **81**, 1667–1674.
- Ellstrand NC (1992) Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos*, **63**, 77–86.
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **24**, 217–242.
- Ennos RA (1994) Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, **72**, 250–259.
- Eriksson O (1992) Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos*, **63**, 439–448.

- Eriksson O (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, **77**, 248–259.
- Eriksson O (1997) Colonization dynamics and relative abundance of three plant species (*Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* and *Hypochaeris maculata*) in dry semi-natural grasslands. *Ecography*, **20**, 559–568.
- Eriksson O, Jakobsson A (1998) Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology*, **86**, 922–933.
- Eriksson OVE, Jakobsson A (1999) Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*, **13**, 411–423.
- Ernault A, Alard D (2011) Species richness of hedgerow habitats in changing agricultural landscapes: are α and γ diversity shaped by the same factors? *Landscape Ecology*, **26**, 683–696.
- Ernault a, Tremauville Y, Cellier D *et al.* (2006) Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation*, **127**, 1–17.
- Erős T, Olden JD, Schick RS, Schmera D, Fortin M-J (2011a) Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology*, **27**, 303–317.
- Erős T, Schmera D, Schick RS (2011b) Network thinking in riverscape conservation – A graph-based approach. *Biological Conservation*, **144**, 184–192.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611–20.
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Fahrig L, Merriam G (1994) Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology*, **8**, 50–59.
- Farwig N, Berens DG (2012) Imagine a world without seed dispersers : A review of threats , consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 109–115.
- Favre-Bac L, Ernault A, Mony C *et al.* (2014) Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure. *Acta Oecologica*, **61**, 57–64.
- Fenner M, Thompson K (2005) *The Ecology of seeds*. Cambridge University press, Cambridge, UK.
- Fenster CB, Dudash MR (2001) Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica*. *Ecology*, **82**, 844–851.
- Le Féon V (2010) Le déclin des pollinisateurs - Preuves, causes et conséquences : Analyse bibliographique. In: *Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-*

échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles (PhD Thesis)

- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 265–280.
- Fischer M, Matthies D (1998) RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*, **85**, 811–819.
- Fischer SF, Poschlod P, Beinlich B (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1206–1222.
- Forman RTT, Alexander LE (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **29**, 207–231.
- Fortuna MA, Albaladejo RG, Fernández L, Aparicio A, Bascompte J (2009) Networks of spatial genetic variation across species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19044–19049.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2010) *Introduction to Conservation Genetics*, 2nd edition. Cambridge University press, Cambridge, UK.
- Fraterrigo JM, Pearson SM, Turner MG (2009) Joint effects of habitat configuration and temporal stochasticity on population dynamics. *Landscape Ecology*, **24**, 863–877.
- Freemark KE, Boutin C, Keddy CJ (2002) Importance of farmland habitats for conservation of plant species. *Conservation Biology*, **16**, 399–412.
- Gabriel D, Sait SM, Hodgson JA *et al.* (2010) Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters*, **13**, 858–869.
- Galpern P, Manseau M, Fall A (2011) Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, **144**, 44–55.
- Van Geert A, Van Rossum F, Triest L (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology*, **98**, 178–187.
- Geertsema W (2005) Spatial dynamics of plant species in an agricultural landscape in the Netherlands. *Plant Ecology*, **178**, 237–247.
- Geertsema W, Opdam P, Kropff MJ (2002) Plant strategies and agricultural landscapes: survival in spatially and temporally fragmented habitat. *Landscape Ecology*, **17**, 263–279.
- Geertsema W, Sprangers JTCM (2002) Plant distribution patterns related to species characteristics and spatial and temporal habitat heterogeneity in a network of ditch banks. *Plant Ecology*, **162**, 91–108.

- Gilpin ME, Diamond JM (1980) Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature*, **285**, 267–268.
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091 – 2096.
- Goudet J (1995) Fstat version 1.2: a computer program to calculate Fstatistics. *Journal of Heredity*, **86**, 485–486.
- Goudet J, Raymond M, De Meeüs T, Rousset F (1996) Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*, **144**, 1933–1940.
- Gregory RD, Noble DG, Cranswick PA *et al.* (2001) *The state of the UK's birds 2000*. Sandy.
- Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- Groom MJ (1998) Allee effects limit population viability of an annual plant. *The American Naturalist*, **151**, 487–496.
- Gurnell A, Thompson K, Goodson J, Moggridge H (2008) Propagule deposition along river margins : linking hydrology and ecology. *Journal of Ecology*, **96**, 553–565.
- Haddad NM, Browne DR, Cunningham A *et al.* (2003) Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, **84**, 609–615.
- Hamrick JL, Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **351**, 1291–1298.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Trends in Ecology & Evolution*, **396**, 41–49.
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDi : a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 618–620.
- Hartl DL, Clark AG (1997) *Principles of Population Genetics*, 3rd edition. (I Sinauer Associates, Ed.). Sunderland, MA.
- Helm A, Hanski I, Pärtel M (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, **9**, 72–77.
- Helsen K, Ceulemans T, Stevens CJ, Honnay O (2014) Increasing soil nutrient loads of European semi-natural grasslands strongly alter plant functional diversity independently of species loss. *Ecosystems*, **17**, 169–181.
- Hendrix SD, Kyhl JF (2001) Population size and reproduction in *Phlox pilosa*. *Conservation Biology*, **14**, 304–313.

- Herben T, Münzbergová Z, Mildén M *et al.* (2006) Long-term spatial dynamics of *Succisa pratensis* in a changing rural landscape : linking dynamical modelling with historical maps. *Journal of Ecology*, **94**, 131–143.
- Hernández Á, Zaldívar P (2013) Epizoochory in a hedgerow habitat: seasonal variation and selective diaspore adhesion. *Ecological Research*, **28**, 283–295.
- Herrera CM (1998) Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us ? *Oikos*, **82**, 612–616.
- Herzon I, Helenius J (2008) Agricultural drainage ditches, their biological importance and functioning. *Biological Conservation*, **141**, 1171–1183.
- Heschel MS, Paige KN (1995) Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology*, **9**, 126–133.
- Heywood JS (1991) Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **22**, 335–355.
- Hobbs RJ, Yates CJ (2003) Impact of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, **51**, 471–488.
- Honnay O, Jacquemyn H (2007) Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, **21**, 823–831.
- Honnay O, Jacquemyn H, Nackaerts K, Breyne P, Van Looy K (2010) Patterns of population genetic diversity in riparian and aquatic plant species along rivers. *Journal of Biogeography*, **37**, 1730–1739.
- Horvath TG, Lamberti GA (1997) Drifting macrophytes as a mechanism for Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of lake-outlet streams. *American Midland Naturalist*, **138**, 29–36.
- Houard X, Jaulin S, Dupont P, Merlet F (2012) *Définition des listes d'insectes pour la cohérence nationale de la TVB - Odonates, Orthoptères et Rhopalocères.*
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hughes L, Dunlop M, French K *et al.* (1994) Predicting dispersal spectra: A minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, **82**, 933–950.
- Hurvich CM, Tsai C-L (1989) Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, **76**, 297–307.
- Husband BC, Barrett SCH (1998) Spatial and temporal variation in population size of *Eichhornia paniculata* in ephemeral habitats] implications for metapopulation dynamics. *Journal of Ecology*, **86**, 1021–1031.

- Imbert E (2002) Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **5**, 13–36.
- Imbert E, Ronce O (2001) Phenotypic plasticity for dispersal ability in the seed heteromorphic *Crepis sancta* (Asteraceae). *Oikos*, **93**, 126–134.
- Ims RA, Andreassen HP (2000) Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature*, **408**, 194–196.
- International Union for the Conservation of Nature (2014) <http://www.iucnredlist.org>.
- Iravani M, Schütz M, Edwards PJ *et al.* (2011) Seed dispersal in red deer (*Cervus elaphus* L.) dung and its potential importance for vegetation dynamics in subalpine grasslands. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 505–515.
- Jacquemyn H, Butaye J, Hermy M (2003) Impacts of restored patch density and distance from natural forests on colonization success. *Restoration Ecology*, **11**, 417–423.
- Jacquemyn H, Honnay O, Galbusera P, Roldan-Ruiz I (2004) Genetic structure of the forest herb *Primula elatior* in a changing landscape. *Molecular Ecology*, **13**, 211–219.
- Jacquemyn H, De Meester L, Jongejans E, Honnay O (2012) Evolutionary changes in plant reproductive traits following habitat fragmentation and their consequences for population fitness. *Journal of Ecology*, **100**, 76–87.
- Jakobsson A, Eriksson O (2000) A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, **88**, 494–502.
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, **23**, 1801–1806.
- Jansson R, Zinko U, Merritt DM, Nilsson C (2005) Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river. *Journal of Ecology*, **93**, 1094–1103.
- Johansson ME, Nilsson C, Nilsson E (1996) Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science*, **7**, 593–598.
- Johst K, Brandl R, Eber S (2002) Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos*, **98**, 263–270.
- Jombart T (2008) Adegnet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, **24**, 1403–1405.
- Jombart T, Devillard S, Dufour a-B, Pontier D (2008) Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity*, **101**, 92–103.

- Jones AG, Ardren WR (2003) Methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology*, **12**, 2511–2523.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, **98**, 1134–1140.
- Kappes H, Tackenberg O, Haase P (2013) Differences in dispersal- and colonization-related traits between taxa from the freshwater and the terrestrial realm. *Aquatic Ecology*, **48**, 73–83.
- Kawecki TJ (2008) Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 321–342.
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 83–112.
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 230–241.
- Kimberley A, Blackburn GA, Whyatt JD, Smart SM (2014) Traits of plant communities in fragmented forests: The relative influence of habitat spatial configuration and local abiotic conditions. *Journal of Ecology*, **102**, 632–640.
- Kindlmann P, Burel F (2008) Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, **23**, 879–890.
- Kitamoto N, Honjo M, Ueno S *et al.* (2005) Spatial genetic structure among and within populations of *Primula sieboldii* growing beside separate streams. *Molecular Ecology*, **14**, 149–157.
- Kiviniemi K (2008) Effects of fragment size and isolation on the occurrence of four short-lived plants in semi-natural grasslands. *Acta Oecologica*, **33**, 56–65.
- Kleijn D, Berendse F, Smit R, Gilissen N (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*, **413**, 723–5.
- Kleijn D, Kohler F, Báldi A *et al.* (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*, **276**, 903–9.
- Kleijn D, Verbeek M (2000) Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 256–266.
- Van Kleunen M, Fischer M, Schmid B (2002) Experimental life-history evolution: selection on the allocation to sexual reproduction and its plasticity in a clonal plant. *Evolution*, **56**, 2168–2177.

- Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC (2008) The LEDA Traitbase : a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 1266–1274.
- Klimeš L, Klimešová J (1999) CLO-PLA2 - a database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology*, **141**, 9–19.
- Knappová J, Hemrová L, Münzbergová Z (2012) Colonization of central European abandoned fields by dry grassland species depends on the species richness of the source habitats: A new approach for measuring habitat isolation. *Landscape Ecology*, **27**, 97–108.
- Kneitel JM, Chase JM (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, **7**, 69–80.
- Kohler F, Verhulst J, Van Klink R, Kleijn D (2008) At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? *Journal of Applied Ecology*, **45**, 753–762.
- Kolb A, Diekmann M (2005) Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, **19**, 929–938.
- Krauss J, Bommarco R, Guardiola M *et al.* (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, **13**, 597–605.
- Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ *et al.* (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology letters*, **15**, 378–392.
- Kudoh H, Whigham DF (1997) Microgeographic genetic structure and gene flow in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae) populations. *American Journal of Botany*, **84**, 1285–1293.
- Kühn I, Durka W, Klotz S (2004) BiolFlor — a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **10**, 363–365.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK *et al.* (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 564–571.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Laliberté E, Wells JA, DeClerck F *et al.* (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, **13**, 76–86.
- Lambin X, Aars J, Piertney SB (2001) Interspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of empirical evidence. In: *Dispersal* (eds Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD), pp. 110–122. Oxford University Press.
- Landres PB, Verner J, Thomas JW (1988) Ecological use of vertebrate indicator species: A critique. *Conservation Biology*, **2**, 316–328.

- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TD a (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474–478.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Leng X, Musters CJM, de Snoo GR (2009) Restoration of plant diversity on ditch banks: Seed and site limitation in response to agri-environment schemes. *Biological Conservation*, **142**, 1340–1349.
- Leng X, Musters CJM, de Snoo GR (2010a) Synergy between nature reserves and agri-environmental schemes in enhancing ditch bank target species plant diversity. *Biological Conservation*, **143**, 1470–1476.
- Leng X, Musters CJM, De Snoo GR (2010b) Spatial variation in ditch bank plant species composition at the regional level: the role of environment and dispersal. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 868–875.
- Leng X, Musters CJM, de Snoo GR (2011) Spatiotemporal variation of plant diversity on ditch banks under different management regimes. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 38–46.
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 549–574.
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15**, 237–240.
- Leys M, Petit EJ, El-Bahloul Y *et al.* (2014) Spatial genetic structure in *Beta vulgaris* subsp. *maritima* and *Beta macrocarpa* reveals the effect of contrasting mating system, influence of marine currents, and footprints of postglacial recolonization routes. *Ecology and Evolution*, **4**, 1828–1852.
- Liira J, Lõhmus K, Tuisk E (2012) Old manor parks as potential habitats for forest flora in agricultural landscapes of Estonia. *Biological Conservation*, **146**, 144–154.
- Liira J, Paal T (2013) Do forest-dwelling plant species disperse along landscape corridors? *Plant Ecology*, **214**, 455–470.
- Liira J, Schmidt T, Aavik T *et al.* (2008) Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 3–14.

- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, **85**, 1840–1845.
- Lindborg R, Helm A, Bommarco R *et al.* (2012) Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, **356**, 356–363.
- Lindborg R, Plue J, Andersson K, Cousins SAO (2014) Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biological Conservation*, **169**, 206–213.
- Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB (2000) Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management. *Conservation Biology*, **14**, 941–950.
- Von der Lippe M, Bullock JM, Kowarik I, Knopp T, Wichmann M (2013) Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PloS One*, **8**, e52733.
- Von der Lippe M, Kowarik I (2007) Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, **21**, 986–996.
- Von der Lippe M, Kowarik I (2012) Interactions between propagule pressure and seed traits shape human-mediated seed dispersal along roads. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 123–130.
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 482–91.
- Lõhmus K, Paal T, Liira J (2014) Long-term colonization ecology of forest-dwelling species in a fragmented rural landscape - dispersal versus establishment. *Ecology and Evolution*, **4**, 3113–3126.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P *et al.* (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Love HM, Maggs CA, Murray TE, Provan J (2013) Genetic evidence for predominantly hydrochoric gene flow in the invasive riparian plant *Impatiens glandulifera* (Himalayan balsam). *Annals of Botany*, **112**, 1743–1750.
- Lundqvist E, Andersson E (2001) Genetic diversity in populations of plants with different breeding and dispersal strategies in a free-flowing boreal river system. *Hereditas*, **135**, 75–83.
- Luoto M, Rekolainen S, Aakkula J, Pykälä J (2003) Loss of plant species richness and habitat connectivity in grasslands associated with agricultural change in Finland. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **32**, 447–52.
- MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377–385.

- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Manzano P, Malo JE (2006) Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 244–248.
- Marini L, Bruun HH, Heikkinen RK *et al.* (2012) Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions*, **18**, 898–908.
- Marshall EJ., Moonen A. (2002) Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **89**, 5–21.
- Mason NWH, de Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 794–806.
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Wilson JB, Argillier C (2008) Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 661–669.
- Matsumura C, Washitani I (2000) Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research*, **15**, 307–322.
- Matthies D, Bräuer I, Maibom W, Tschardt T (2004) Population size and the risk of extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos*, **105**, 481–488.
- Matthysen E (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28**, 403–416.
- Matthysen E (2012) Multicausality of dispersal : a review. In: *Dispersal Ecology and Evolution* (eds Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM), pp. 3–18. Oxford University Press, Oxford, UK.
- May RM (2000) The dimensions of life on earth. In: *Nature and human society: The quest for a sustainable world* (eds Raven PH, Williams T), pp. 30–45. Natl. Acad., Washington.
- May F, Giladi I, Ziv Y, Jeltsch F (2012) Dispersal and diversity - unifying scale-dependent relationships within the neutral theory. *Oikos*, **121**, 942–951.
- May RM, Lawton JH, Stork NE (1995) Assessing extinction rates. In: *Extinction rates* (eds Lawton JH, May RM), pp. 1–24. Oxford University Press, Oxford.
- Mayfield MM, Ackerly D, Daily GC (2006) The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology*, **94**, 522–536.

- Mayfield MM, Bonser SP, Morgan JW *et al.* (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.
- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT *et al.* (2012) Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation*, **146**, 1–13.
- McEvoy PB, Cox CS (1987) Wind dispersal distances in dimorphic achenes of Ragwort, *Senecio jacobae*. *Ecology*, **68**, 2006–2015.
- McRae BH (2006) Isolation by resistance. *Evolution*, **60**, 1551–1561.
- McRae BH, Beier P (2007) Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 19885–19890.
- McRae BH, Dickson BG, Keitt TH, Shah VB (2008) Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, **89**, 2712–2724.
- MEDDE (2014a) <http://www.developpement-durable.gouv.fr/>.
- MEDDE (2014b) <http://www.trameverteetbleue.fr/>.
- Meeus JHA (1993) The transformation of agricultural landscapes in Western Europe. *The Science of the Total Environment*, **129**, 171–190.
- Merritt DM, Nilsson C, Jansson R (2010) Consequences of propagule dispersal and river fragmentation for riparian plant community diversity and turnover. *Ecological Monographs*, **80**, 609–626.
- Meynard CN, Lavergne S, Boulangeat I *et al.* (2013) Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, **40**, 1560–1571.
- Milsom TP, Sherwood a. J, Rose SC, Town SJ, Runham SR (2004) Dynamics and management of plant communities in ditches bordering arable fenland in eastern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **103**, 85–99.
- Moles AT, Westoby M (2006) Seed size and plant strategy across the whole life cycle. , **1**.
- Montoya D, Zavala MA, Rodriguez MA, Purves DW (2008) Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science*, **320**, 1502–1504.
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology*, **9**, e1001127.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867–876.

- Mouquet N, Loreau M (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, **162**, 544–57.
- Mouquet N, Miller TE, Daufresne T, Kneitel JM (2006) Consequences of varying regional heterogeneity in source sink metacommunities. *Oikos*, **113**, 481–488.
- Münzbergová Z, Cousins SAO, Herben T *et al.* (2013) Historical habitat connectivity affects current genetic structure in a grassland species. *Plant Biology*, **15**, 195–202.
- Murphy HT, Lovett-Doust J (2004) Context and connectivity in plant metapopulations: does the matrix matter ? *Oikos*, **105**, 3–14.
- Musters CJM, van Alebeek F, Geers RHEM *et al.* (2009) Development of biodiversity in field margins recently taken out of production and adjacent ditch banks in arable areas. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **129**, 131–139.
- Myers J a, Harms KE (2009) Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, **12**, 1250–60.
- Nathan R, Katul GG, Horn HS *et al.* (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, **418**, 409–413.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278–285.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O *et al.* (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 638–647.
- Nationaux F des CB (2011) *Trame verte et bleue - Réflexion et essai méthodologique de définition de listes d'espèces végétales pour la cohérence nationale de la Trame Verte et Bleue*.
- De Nettancourt D (2001) *Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Newman D, Tallmon DA (2001) Experimental evidence for beneficial fitness effects of gene flow in recently isolated populations. *Conservation Biology*, **15**, 1054–1063.
- Niemi GJ, Hanowski JM, Lima AR, Nicholls T, Weiland N (1997) A critical analysis of the use of indicator species in management. *The Journal of Wildlife Management*, **61**, 1240–1252.
- Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 837–858.
- Nilsson C, Svedmark M (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Changing Water Regimes: Riparian Plant Communities. *Environmental Management*, **30**, 468–480.
- Di Nitto D, Erftemeijer PLA, van Beek JKL *et al.* (2013) Modelling drivers of mangrove propagule dispersal and restoration of abandoned shrimp farms. *Biogeosciences*, **10**, 5095–5113.

- Noël F, Machon N, Robert A (2013) Integrating demographic and genetic effects of connections on the viability of an endangered plant in a highly fragmented habitat. *Biological Conservation*, **158**, 167–174.
- Noordijk J, Musters CJM, Dijk J, Snoo GR (2010) Vegetation development in sown field margins and on adjacent ditch banks. *Plant Ecology*, **212**, 157–167.
- Nybom H (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology*, **13**, 1143–1155.
- O'Connell JL, Johnson L a., Beas BJ *et al.* (2013) Predicting dispersal-limitation in plants: Optimizing planting decisions for isolated wetland restoration in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, **159**, 343–354.
- O'Hare JM, O'Hare MT, Gurnell A *et al.* (2012) Influence of an ecosystem engineer, the emergent macrophyte *Sparganium erectum*, on seed trapping in lowland rivers and consequences for landform colonisation. *Freshwater Biology*, **57**, 104–115.
- Observatoire régional de la biodiversité (2010a) *L'Observatoire de la Biodiversité en Nord - Pas de Calais - Analyse des indicateurs 2010*.
- Observatoire régional de la biodiversité (2010b) <http://www.observatoire-biodiversite-npdc.fr>.
- Oostermeijer JGB, van Eijck MW, van Leeuwen NC, den Nijs JCM (1995) Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Journal of Evolutionary Biology*, **8**, 739–759.
- Ouborg NJ, Vergeer P, Mix C (2006) The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology*, **94**, 1233–1248.
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminée JHJ, Van Groenendael JM (2004) Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, **92**, 767–777.
- Ozinga W a, Römermann C, Bekker RM *et al.* (2009) Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters*, **12**, 66–74.
- Pacala SW (1997) Dynamics of plant communities. In: *Plant Ecology* (ed Crawley M), pp. 532–555. Blackwell.
- Pacala SW, Tilman D (1994) Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogenous environments. *The American Naturalist*, **143**, 222–257.
- Parolin P (2006) Ombrohydrochory: Rain-operated seed dispersal in plants - With special regards to jet-action dispersal in Aizoaceae. *Flora*, **201**, 511–518.
- Petit RJ, Duminil J, Fineschi S *et al.* (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, **14**, 689–701.

- Petit S, Griffiths L, Smart SS *et al.* (2004) Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology*, **19**, 463–472.
- Piessens K, Honnay O, Hermy M (2005) The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation*, **122**, 61–69.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R *et al.* (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, **344**, 987–996.
- Poggio SL, Chaneton EJ, Ghera CM (2010) Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation*, **143**, 2477–2486.
- Pollux BJA, Luteijn A, van Groenendael JM, Ouborg NJ (2009) Gene flow and genetic structure of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. *Freshwater Biology*, **54**, 64–76.
- Prentice HC, Lönn M, Rosquist G, Ihse M, Kindström M (2006) Gene diversity in a fragmented population of *Briza media* : grassland continuity in a landscape context. *Journal of Ecology*, **94**, 87–97.
- Prentis PJ, Mather PB (2007) Micro-geographic landscape features demarcate seedling genetic structure in the stream lily, *Helmholtzia glaberrima*. *Aquatic Botany*, **87**, 111–115.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945–959.
- Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 345–353.
- Pulliam HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652–661.
- Purschke O, Sykes MT, Poschlod P *et al.* (2014) Interactive effects of landscape history and current management on dispersal trait diversity in grassland plant communities. *Journal of Ecology*, **102**, 437–446.
- Puth LM, Wilson KA (2001) Boundaries and corridors as a continuum of ecological flow control: lessons from rivers and streams. *Conservation Biology*, **15**, 21–30.
- Ramankutty N, Evan AT, Monfreda C, Foley JA (2008) Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biochemical Cycles*, **22**.
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients - a unified approach. *Theoretical Population Biology*, **21**, 24–43.

- Rautiainen P, Koivula K, Hyvärinen M (2004) The effect of within-genet and between-genet competition on sexual reproduction and vegetative spread in *Potentilla anserina* ssp . *egedii*. *Journal of Ecology*, **92**, 505–511.
- Ray C, Collinge SD (2014) Quantifying the dominance of local control and the sources of regional control in the assembly of a metacommunity. *Ecology*, **95**, 2096–2108.
- Rees M (1995) Community structure in sand dune annuals: is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology*, **83**, 857–863.
- Région Nord - Pas de Calais (2014) *Schéma régional de cohérence écologique Trame verte et bleue du Nord - Pas de Calais*.
- Reitalu T, Sykes MT, Johansson LJ *et al.* (2009) Small-scale plant species richness and evenness in semi-natural grasslands respond differently to habitat fragmentation. *Biological Conservation*, **142**, 899–908.
- Renofält BM, Nilsson C, Jansson R (2005) Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography*, **32**, 2025–2037.
- Richards CM (2000) Inbreeding depression and genetic rescue in a plant metapopulation. *The American Naturalist*, **155**, 383–394.
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, **158**, 87–99.
- Rico Y, Boehmer HJ, Wagner HH (2012) Determinants of actual functional connectivity for calcareous grassland communities linked by rotational sheep grazing. *Landscape Ecology*, **27**, 199–209.
- Ricotta C (2005) A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 479–486.
- Ries L, Fletcher RJJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.
- Ritland K (1989) Genetic differentiation, diversity, and inbreeding in the mountain monkeyflower (*Mimulus caespitosus*) of the Washington Cascades. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 2017–2024.
- Roff DA, Fairbairn DJ (2001) The genetic basis of dispersal and migration and its consequences for the evolution of correlated traits. In: *Dispersal Ecology and Evolution* (eds Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM), pp. 191–202. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Rolstad J, Gjerde I, Gundersen VS, Sætersdal M (2002) Use of Indicator Species to Assess Forest Continuity : a Critique. *Conservation Biology*, **16**, 253–257.

- Ronce O (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 231–253.
- Rosenberg NA (2003) Distruct: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 137–138.
- Rosenberg MS, Anderson CD (2011) PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 229–232.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Van Rossum F, Triest L (2012) Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments. *Plant Ecology and Evolution*, **145**, 332–340.
- Rozenfeld AF, Arnaud-Haond S, Hernández-García E *et al.* (2008) Network analysis identifies weak and strong links in a metapopulation system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 18824–18829.
- Saar L, Takkis K, Partel M, Helm A (2012) Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions*, **18**, 808–817.
- Sala OE, Chapin FSI, Armesto JJ *et al.* (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Sarneel JM (2013) The dispersal capacity of vegetative propagules of riparian fen species. *Hydrobiologia*, **710**, 219–225.
- Sarneel JM, Beltman B, Buijze A, Groen R, Soons MB (2013) The role of wind in the dispersal of floating seeds in slow-flowing or stagnant water bodies. *Journal of Vegetation Science*, 1–13.
- Säumel I, Kowarik I (2013) Propagule morphology and river characteristics shape secondary water dispersal in tree species. *Plant Ecology*, **214**, 1257–1272.
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 595–619.
- Scheffers BR, Joppa LN, Pimm SL, Laurance WF (2012) What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 501–510.
- Schleicher A, Biedermann R, Kleyer M (2011) Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology*, **26**, 529–540.
- Schmidt T, Arens P, Smulders MJM *et al.* (2009) Effects of landscape structure on genetic diversity of *Geum urbanum* L. populations in agricultural landscapes. *Flora*, **204**, 549–559.
- Schmidt K, Jensen K (2000) Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. *American Journal of Botany*, **87**, 678–689.

- Schmucki R, Reimark J, Lindborg R, Cousins SAO (2012) Landscape context and management regime structure plant diversity in grassland communities. *Journal of Ecology*, **100**, 1164–1173.
- Schneider RL, Sharitz RR (1988) Hydrochory and retention in a bald cypress-water tupelo swamp forest. *Ecology*, **69**, 1055–1063.
- Shaffer M (1987) Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: *Viable populations for conservation* (ed Soulé ME), pp. 69–86. Cambridge University press, Cambridge.
- Shah VB, McRae BH (2008) Circuitscape: a tool for landscape ecology. In: *Proceedings of the 7th Python in Science Conference (SciPy 2008)*, pp. 62–65.
- Slatkin M (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **16**, 393–430.
- Smart SM, Bunce RGH, Firbank LG, Coward P (2002a) Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscapes in Britain? *Environment*, **91**, 73–87.
- Smart SM, Bunce RGH, Firbank LG, Coward P (2002b) Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscapes in Britain? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **91**, 73–87.
- Smart SM, Bunce RGH, Marrs R *et al.* (2005) Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: tests of hypothesised changes in trait representation. *Biological Conservation*, **124**, 355–371.
- Smart SM, Marrs RH, Le Duc MG *et al.* (2006) Spatial relationships between intensive land cover and residual plant species diversity in temperate farmed landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1128–1137.
- Soomers H, Karssenberg D, Soons MB *et al.* (2013a) Wind and water dispersal of wetland plants across fragmented landscapes. *Ecosystems*, **16**, 434–451.
- Soomers H, Karssenberg D, Verhoeven JTA, Verweij PA, Wassen MJ (2013b) The effect of habitat fragmentation and abiotic factors on fen plant occurrence. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 405–424.
- Soomers H, Winkel DN, Du Y, Wassen MJ (2010) The dispersal and deposition of hydrochorous plant seeds in drainage ditches. *Freshwater Biology*, **55**, 2032–2046.
- Soons MB (2006) Wind dispersal in freshwater wetlands: Knowledge for conservation and restoration. *Applied Vegetation Science*, **9**, 271–278.

- Soons MB, Ozinga WA (2005) How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species ? *Diversity and Distributions*, **11**, 165–172.
- Sordello R, Comolet-Tirman J, De Massary JC *et al.* (2011) *Trame verte et bleue - Critères nationaux de cohérence - Contribution à la définition du critère sur les espèces.*
- Soulé ME (1980) Yhresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective* (eds Soulé ME, Wilcox BA), pp. 151–169. Sinauer, Sunderland, MA.
- Stamp NE, Lucas JR (1983) Ecological correlates of explosive seed dispersal. *Oecologia*, **59**, 272–278.
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ (2004) Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, **303**, 1876–1879.
- Stiles EW (2000) Animals as seed dispersers. In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (ed Fenner M), pp. 111–124. CABI, Wallingford.
- Stoate C, Boatman N., Borralho R. *et al.* (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, **63**, 337–365.
- Van der Stocken T, De Ryck DJR, Balke T *et al.* (2013) The role of wind in hydrochorous mangrove propagule dispersal. *Biogeosciences Discussions*, **10**, 895–925.
- Stöcklin J, Winkler E (2004) Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: a simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evolutionary Ecology*, **18**, 563–584.
- Van Strien AJ, Van der Linden J, Melman TCP, Noordervliet MAW (1989) Factors affecting the vegetation of ditch banks in peat areas in the Western Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, **26**, 989–1004.
- Strykstra RJ, Verweij GL, Bakker JP (1997) Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica*, **46**, 387–401.
- Sutherland S, Vickery RK (1988) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*, **76**, 330–335.
- Sutton FM, Morgan JW (2009) Functional traits and prior abundance explain native plant extirpation in a fragmented woodland landscape. *Journal of Ecology*, **97**, 718–727.
- Tackenberg O (2003) Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs*, **73**, 173–189.
- Tackenberg O, Poschlod P, Bonn S (2003) Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs*, **73**, 191–205.

- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**, 571–573.
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM *et al.* (2002) Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 12923–12926.
- Thompson K, Rickard LC, Hodgkinson DJ, Rees M (2002) Seed dispersal: the search for trade-offs. In: *Dispersal Ecology* (eds Bullock JM, Kenward RE, Hails RS). Blackwell, Oxford.
- Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, **99**, 1299–1307.
- Tilman D, Cassman KG, Matson P a, Naylor R, Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**, 671–7.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000a) How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, **15**, 633–641.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000b) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, **90**, 7–19.
- Trakhtenbrot A, Nathan R, Perry G, Richardson DM (2005) The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, **11**, 173–181.
- Tremlová K, Münzbergová Z (2007) Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology*, **88**, 965–977.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity -ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857–874.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand T a *et al.* (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 661–85.
- Twisk W, Noordervliet MAW, ter Keurs WJ (2003) The nature value of the ditch vegetation in peat areas in relation to farm management. *Aquatic Ecology*, **37**, 191–209.
- UNESCO (2014) www.unesco.org/new/fr/natural-sciences/environment/ecological-sciences/biosphere-reserves/.
- Urban D, Keitt TH (2001) Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, **82**, 1205–1218.
- Valdés A, García D (2011) Direct and indirect effects of landscape change on the reproduction of a temperate perennial herb. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1422–1431.

- Valdés A, García D, García MB, Ehrlén J (2013) Contrasting effects of different landscape characteristics on population growth of a perennial forest herb. *Ecography*, **37**, 230–240.
- Van der Valk AG (1981) Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, **62**, 688–696.
- Valverde T, Silvertown J (1995) Spatial variation in the seed ecology of a woodland herb (*Primula vulgaris*) in relation to light environment. *Functional Ecology*, **9**, 942–950.
- Vandvik V, Goldberg DE (2006) Sources of diversity in a grassland metacommunity: quantifying the contribution of dispersal to species richness. *The American Naturalist*, **168**, 157–167.
- Vekemans X, Hardy OJ (2004) New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology*, **13**, 921–935.
- Vellend M, Verheyen K, Jacquemyn H *et al.* (2006) Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, **87**, 542–548.
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996) Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 494–497.
- Villard M-A, Metzger JP (2014) Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters (S Saura, Ed.). *Journal of Applied Ecology*, **51**, 309–318.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ *et al.* (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 244–252.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo J (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.
- Vittoz P, Engler R (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, **117**, 109–124.
- Wagner HH, Wildi O, Ewald KC (2000) Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, **15**, 219–227.
- Waser NM, Chittka L, Price M V., Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- Watson MA (1984) Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *The American Naturalist*, **123**, 411–426.
- Wehling S, Diekmann M (2009) Importance of hedgerows as habitat corridors for forest plants in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, **142**, 2522–2530.
- Weihner E, Keddy PA (1995) The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, **73**, 323–335.

- Westoby M, Leishman M, Lord J, Poorter H, Schoen DJ (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **351**, 1309–1318.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 280–338.
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wichmann MC, Alexander MJ, Soons MB *et al.* (2009) Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*, **276**, 523–532.
- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation Biology* (ed Soulé ME), pp. 237–256. Sinauer, Sunderland, MA.
- Willson MF (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **108**, 261–280.
- Willson MF, Rice BL, Westoby M (1990) Seed dispersal spectra : a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 547–562.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000.
- Wilson JB (1999) Assembly rules in plant communities. In: *Ecological assembly rules - Perspectives, advances, retreats* (eds Weiher E, Keddy P), pp. 130–164. Cambridge University press, Cambridge, UK.
- Wilson G a, Rannala B (2003) Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics*, **163**, 1177–91.
- Wirth R, Meyer ST, Leal IR, Tabarelli M (2008) Plant herbivore interactions at the forest edge. In: *Progress in Botany 69*, pp. 423–448. Springer, Berlin Heidelberg.
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 413–418.
- Young AG, Pickup M (2010) Low S-allele numbers limit mate availability, reduce seed set and skew fitness in small populations of a self-incompatible plant. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 541–548.
- Zalewska-Gałosz J, Nowak A, Dajdok Z (2012) Ecological variation between marginal and central populations of *Potamogeton polygonifolius*, a rare and endangered species in Central Europe. *Journal for Nature Conservation*, **20**, 76–84.
- Zedler JB, Kercher S (2005) Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources*, **30**, 39–74.

- Zobel M, Moora M, Herben T (2010) Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: What do we need to know next? *Oikos*, **119**, 802–806.
- Van Zuidam JP, Raaphorst EP, Peeters ETHM (2012) The role of propagule banks from drainage ditches dominated by free-floating or submerged plants in vegetation restoration. *Restoration Ecology*, **20**, 416–425.

Annexe 1 : Liste des productions scientifiques

Communications orales

Colloques scientifiques

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Rantier, Y., Nabucet, J. & Burel, F. (2013) Ditches as corridors for plant species in agricultural landscapes. 56th International Association for Vegetation Science Symposium, Tartu, Estonia, 26-30th June 2013.

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Rantier, Y., Nabucet, J. & Burel, F. (2013) Les fossés, des corridors écologiques pour les espèces végétales dans les paysages agricoles ? 5^{èmes} journées françaises d'écologie du paysage, Rennes, 11-14 juin 2013.

Comités de pilotage

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Arnaud, J.-F. & Burel, F. (2014) Les fossés, des corridors écologiques pour les espèces végétales dans les paysages agricoles ? Comité de pilotage corridors de l'association Lestrem Nature, Vieille-Chapelle, 10 avril 2014.

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Arnaud, J.-F. & Burel, F. (2013) CorEcol : Les fossés, habitats et/ou corridors pour les espèces végétales dans les paysages agricoles du nord de la France ? Comité de pilotage corridors de l'association Lestrem Nature, Lestrem, 19 mars 2013.

Posters

Colloque scientifique

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Rantier, Y., Nabucet, J. & Burel, F. (2012) Influence of landscape context on ditch bank plant diversity in an agricultural area. British Ecological Society Annual Meeting, 17-20th December 2012.

Evènement grand public

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Arnaud, J.-F. & Burel, F. (2013) Série de 4 posters destinés à présenter le projet CorEcol au grand public lors du 24^{ème} Marché du mieux-vivre, Lestrem, 13 octobre 2013

Résumé

La mise en place de réseaux écologiques est considérée comme l'un des moyens de pallier aux effets néfastes de la fragmentation sur la biodiversité. Dans les paysages agricoles, les éléments linéaires non cultivés peuvent constituer de larges réseaux, et jouer un rôle d'habitat-refuge et/ou de corridor de dispersion pour les espèces végétales. L'objectif de cette thèse est de comprendre quel rôle un réseau dense de fossés de drainage peut jouer dans le maintien et la dispersion d'espèces végétales dans un paysage agricole intensif du nord de la France. Nous avons également cherché à savoir dans quelle mesure les caractéristiques du paysage, la connectivité du réseau et les traits d'histoire de vie des espèces végétales impactent la dispersion des propagules au sein du réseau de fossés.

Nos résultats montrent que les fossés jouent bien un rôle de corridor écologique pour les espèces végétales. En ciblant plus précisément les espèces hydrochores, nous avons démontré qu'elles dépendaient essentiellement de la composition et de la connectivité du réseau de fossés et des éléments immédiatement adjacents aux berges. Le réseau détermine également la structuration des flux de gènes chez deux espèces végétales de berges de fossés. Enfin, nos résultats montrent que la réponse des espèces à un gradient de connectivité du réseau dépend d'une combinaison de traits de dispersion, et qu'une diminution de cette connectivité entraîne une convergence fonctionnelle de ces traits à l'échelle de la métacommunauté.

L'ensemble de ces résultats permet de mieux comprendre le rôle de corridor des fossés pour les espèces végétales, afin de permettre leur intégration au sein des projets de continuités écologiques dans les paysages agricoles.

Mots-clés : Dispersion, fragmentation, connectivité du paysage, plantes, fossés, hydrochorie, traits, diversité fonctionnelle, flux de gènes, métacommunautés

Abstract

The establishment of ecological networks is considered as one of the solutions to mitigate the negative effects of fragmentation on biodiversity. In agricultural landscapes, non-crop linear elements may form large networks, and constitute refuge habitats and/or dispersal corridors for plant species. The objective of this study is to understand which role may a dense drainage ditch network play for the maintenance and dispersal of plant species in an intensive agricultural landscape located in northern France. In addition, we also investigated the impact of landscape characteristics, network connectivity and plant species life-history traits on propagule dispersal within the ditch network.

Our results indicate that ditches are indeed ecological corridors for plant species. By focusing more specifically on hydrochorous species, we demonstrated that they essentially depend on ditch network composition and connectivity and on elements immediately adjacent to the banks. The network also drives patterns of gene flow for two ditch bank plant species. Finally, our results also indicate that species' response to ditch network connectivity depends on a combination of dispersal traits, and that connectivity reduction leads to functional convergence of those traits at the metacommunity scale.

Together, these results provide a better understanding of the corridor role of ditches for plant species, in order to include these features into ecological network planning in agricultural landscapes.

Keywords : Dispersal, fragmentation, landscape connectivity, plants, ditches, hydrochory, traits, functional diversity, gene flow, metacommunities