

BENJAMIN LELONG

**LA DISSÉMINATION DU ROSEAU COMMUN
(*PHRAGMITES AUSTRALIS*) DANS LE PAYSAGE
QUÉBÉCOIS : UNE ANALYSE SPATIO-
TEMPORELLE**

Thèse présentée
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de doctorat en Aménagement du territoire
et développement régional
pour l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

ÉCOLE SUPÉRIEURE D'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE
ET DE DÉVELOPPEMENT RÉGIONAL
FACULTÉ D'AMÉNAGEMENT, D'ARCHITECTURE ET DES ARTS VISUELS
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

Octobre 2008

« Il eût connu des jours filés d'or et de soie
Sans ses proches voisins, les pires gens qui soient ;
Des roseaux mal pensant, pas même des bambous,
S'amusant à le mettre à bout.

(...)

Grand chên', viens chez nous, tu trouveras la paix,
Nos roseaux savent vivre et n'ont aucun toupet,
Tu feras dans nos murs un aimable séjour,
Arrosé quatre fois par jour. »

Georges Brassens, *Le grand chène* (1966)

Résumé

En Amérique du Nord, les populations de roseau commun (*Phragmites australis*) ont connu une grande expansion depuis une centaine d'années, à la suite de l'introduction d'un génotype eurasiatique très compétitif. Cette invasion biologique constitue un problème environnemental important, car les marais envahis par le roseau deviennent peu propices à la survie d'une flore et d'une faune diversifiées. Malgré le fait que le roseau ait été beaucoup étudié en Amérique du Nord, on ne sait pas vraiment de quelle manière cette plante envahissante se propage sur de vastes territoires. L'objectif principal de cette thèse est donc de mieux comprendre les processus d'envahissement à différentes échelles de cette espèce à fort pouvoir de dissémination. On émet notamment l'hypothèse que le développement d'un réseau routier engendre tout un lot de ressources favorables à l'implantation et la propagation du roseau. Dans un premier temps, une analyse génétique historique a montré que le génotype eurasiatique de roseau est présent au Québec depuis au moins 1916, mais qu'il était rare avant les années 1970. C'est le développement du réseau autoroutier au cours des années 1960 et 1970 qui a probablement contribué à l'expansion du génotype dans le paysage québécois. Dans un deuxième temps, l'analyse statistique de données de terrain régionales assistée par un système d'information géographique a permis de montrer que l'importance d'une route (largeur, trouée lumineuse, entretien, trafic routier) est associée de manière positive à la probabilité d'y trouver du roseau sur ses berges ou dans ses fossés de drainage, surtout si la route repose sur des dépôts de surface mal drainés. Dans un troisième temps, un système d'information géographique et des ensembles de photographies aériennes historiques ont permis de cartographier les populations de roseau présentes dans des marais adjacents au réseau autoroutier du Québec. Malgré le fait que le processus d'invasion du roseau débute, dans tous les cas analysés, après la construction de l'autoroute, on a pu constater que la plante ne se propage pas toujours des fossés de drainage de l'autoroute vers le marais adjacent. Parfois, c'est le phénomène inverse qui se produit. En somme, cette thèse présente un portrait spatio-temporel de la situation du roseau eurasiatique au Québec. Elle a permis, par une approche

multi-échelle, d'établir une relation entre la dissémination d'une plante envahissante et l'expansion du réseau routier. Elle a aussi permis de proposer certaines recommandations au niveau de l'aménagement du territoire afin de prévenir l'envahissement ou de contrôler la propagation de la plante.

Avant-propos

Le corps de la thèse comporte trois chapitres ayant la forme d'articles scientifiques, dont un rédigé en anglais (Chapitre II). Ce chapitre, qui traite d'une reconstitution historique de l'expansion du roseau commun au Québec, a été publié en 2007 dans la revue *Diversity and Distributions*. Mon directeur de recherche, M. Claude Lavoie (professeur titulaire à l'École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional de l'Université Laval), est co-auteur du Chapitre II, ainsi que MM. Yvon Jodoin (professionnel de recherche au Centre de recherche en aménagement et développement de l'Université Laval) et François Belzile (professeur titulaire au Département de phytologie de l'Université Laval). Cela dit, j'atteste être le principal responsable de l'élaboration du protocole de recherche, du traitement et de l'analyse des données et de la rédaction de ce manuscrit.

Remerciements

Ces quatre années de recherche intensive n'auraient jamais vu le jour sans la participation de certaines personnes que je tiens fortement à remercier.

Je remercie d'abord mon directeur de thèse, M. Claude Lavoie (professeur titulaire à l'École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional de l'Université Laval – ÉSAD), qui m'a ouvert les portes de son laboratoire, financé et chaleureusement accueilli au Québec avec sa famille, jusque dans sa maison. Grâce à son expérience en recherche et sa disponibilité, il m'a aidé à établir le fil conducteur de cette thèse et m'a toujours justement conseillé lorsque je m'en écartais.

Je remercie aussi M. François Belzile (professeur titulaire au Département de phytologie de l'Université Laval), qui m'a généreusement accueilli dans son laboratoire de génétique, et sans lequel le deuxième chapitre de cette thèse n'aurait jamais été ce qu'il est aujourd'hui. Ses conseils avisés ont toujours été d'un grand secours. Merci également à toute l'équipe de généticiens qui a répondu avec patience à mes innombrables questions, et particulièrement à M. Julien Beaulieu et Mme Martine Jean.

Monsieur Marius Thériault (professeur titulaire à l'ÉSAD) m'a consacré un temps incroyable en conseils, explications techniques, vérifications, corrections et commentaires en ce qui concerne les statistiques et la modélisation solaire du troisième chapitre de cette thèse. Par son intervention, il a nettement amélioré ce chapitre. Je lui suis très reconnaissant pour son travail.

Mesdames Sylvie de Blois (professeure agrégée à la School of Environment et au Department of Plant Science de la McGill University) et Line Lapointe (professeure titulaire au Département de biologie de l'Université Laval), deux autres membres de mon comité de supervision, ont donné des conseils judicieux pour ma recherche. Un grand merci également aux membres du groupe *Phragmites*, pour leur écoute et leurs commentaires avisés, et en particulier à M. Martin Jean et

Mme Caroline Savage d'Environnement Canada (pour leurs données de terrain) et M. Jacques Brisson (professeur agrégé au Département des sciences biologiques de l'Université de Montréal).

Mes assistantes de terrain et de laboratoire m'ont toujours épaulé sur le terrain par leur efficacité et leur écoute, et ont fait d'un français fraîchement débarqué dans la belle province un « presque-québécois ». Il s'agit de Mmes Hélène Côté-Poulin, Patricia Gagnon, Julie Labbé, Marie-Claire LeBlanc (à qui j'ai donné la fibre du roseau), Catherine Plasse et Pascale Ropars. Un merci spécial à M. Daniel Lachance et à Mme Annie Saint-Louis pour leur précieuse aide de terrain et de laboratoire.

Pour leur aide et leur patience, je tiens à remercier MM. Francis Rioux (technicien en informatique à l'ÉSAD) et François Théberge (informaticien à l'ÉSAD) pour la partie informatique et toutes les galères que cette (belle) discipline peut apporter, ainsi que mes collègues et ami(e)s de bureau (M. Yvon Jodoin et Mmes Marie-Claire Leblanc, Geneviève Meunier et Isabelle Simard). Un merci spécial à Yvon pour ses conseils techniques, sa bonne humeur et son écoute. Un merci également à tous les membres étudiants du Centre de recherche en aménagement et développement que je ne peux pas tous nommer mais qui se reconnaîtront (j'en suis sûr) ; merci pour tous ces moments inoubliables passés ensemble.

Un merci tout spécial à M. Martin Lavoie (professeur agrégé au Département de géographie de l'Université Laval) qui le premier a cru en mes capacités alors que je n'étais encore qu'un néophyte outre-Atlantique et qui m'a ouvert les portes de cette aventure.

Cette thèse de doctorat a été financée (subvention et contrat de recherche à Claude Lavoie) par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et par le Ministère des Transports du Québec (MTQ). Je tiens d'ailleurs à remercier MM. Yves Bédard et Martin Lafrance du MTQ pour leurs commentaires

avisés. L'ÉSAD a aussi, par le biais de son fonds de soutien au doctorat, fourni un soutien financier très apprécié.

Table des matières

RÉSUMÉ.....	III
AVANT-PROPOS.....	V
REMERCIEMENTS.....	VI
TABLE DES MATIÈRES	IX
LISTE DES TABLEAUX.....	XII
LISTE DES FIGURES.....	XIII
CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Références.....	12
CHAPITRE II : EXPANSION PATHWAYS OF THE EXOTIC COMMON REED (<i>PHRAGMITES AUSTRALIS</i>): A HISTORICAL AND GENETIC ANALYSIS	19
Abstract.....	20
Résumé.....	20
2.1 Introduction	21
2.2 Methods	23
2.3 Results	27
2.4 Discussion.....	32
2.5 Conclusion	34
2.6 Acknowledgements	35
2.7 References.....	35
CHAPITRE III : QUELS SONT LES FACTEURS QUI FACILITENT L'IMPLANTATION DU ROSEAU COMMUN (<i>PHRAGMITES AUSTRALIS</i>) EXOTIQUE LE LONG DES ROUTES DU SUD DU QUÉBEC ?.....	40
Résumé.....	41

3.1 Introduction	42
3.2 Matériel et méthodes.....	44
3.2.1 Aire d'étude.....	44
3.2.2 Cartographie du roseau commun.....	46
3.2.3 Variables pouvant expliquer la présence du roseau commun.....	48
3.2.4 Analyse statistique des données.....	49
3.2.5 Modélisation du rayonnement solaire direct journalier sur un plan normal	53
3.3 Résultats	58
3.3.1 Présence-absence du roseau commun dans la région du Haut-Saint-Laurent	58
3.3.2 Présence-absence du roseau commun en milieu ouvert	60
3.3.3 Présence-absence du roseau commun en milieu fermé	61
3.3.4 Rayonnement solaire direct journalier	64
3.4 Discussion.....	65
3.5 Remerciements.....	69
3.6 Références.....	70
CHAPITRE IV : L'HAPLOTYPE M DU ROSEAU COMMUN (<i>PHRAGMITES AUSTRALIS</i>) ENVAHIT-IL LES MARAIS ADJACENTS AUX ROUTES ?	75
Résumé.....	76
4.1 Introduction	77
4.2 Matériel et méthodes.....	79
4.2.1 Aire d'étude.....	79
4.2.2 Échantillonnage des marais et du roseau commun sur le terrain et analyses génétiques en laboratoire.....	80

4.2.3 Reconstitution historique de l’envahissement des marais par le roseau commun.....	83
4.3 Résultats	84
4.3.1 Caractéristiques physicochimiques et état de l’envahissement par le roseau commun des marais situés en bordure des autoroutes	84
4.3.2 Historique de l’envahissement des marais par le roseau commun	88
4.4 Discussion.....	91
4.5 Remerciements	94
4.6 Références.....	94
CHAPITRE V : CONCLUSION GÉNÉRALE	99
5.1 Références.....	104

Liste des tableaux

Tableau 3.1 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada)	59
Tableau 3.2 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) traversant des milieux ouverts.....	61
Tableau 3.3 Rapports de cote combinés de la présence de roseau commun le long des routes des milieux ouverts de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada), en fonction du drainage des dépôts de surface, du niveau hiérarchique de la route et de son orientation ..	62
Tableau 3.4 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) traversant des milieux fermés	63
Tableau 3.5 Rapports de cote combinés de la présence de roseau commun le long des routes des milieux fermés de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) en fonction du drainage des dépôts de surface, du niveau hiérarchique de la route et de son orientation ..	64
Tableau 3.6 Rayonnements solaires directs par beau temps (moyenne pour les journées du 15 mai, du 15 juin, du 15 juillet et du 15 août) le long de certaines routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada)	65
Tableau 4.1 Caractéristiques physicochimiques des 14 marais situés à proximité d'autoroutes du sud du Québec qui ont été échantillonnés en 2005	85

Liste des figures

- Figure 2.1** Spatial distribution of herbarium and modern common reed (*Phragmites australis*) specimens used to reconstruct the spread of the species in Quebec (Canada)..... 24
- Figure 2.2** Common reed (*Phragmites australis*) colonies in Quebec (Canada) 26
- Figure 2.3** Location of common reed (*Phragmites australis*) specimens collected in Quebec (Canada) before 1950, from 1950 to 1959, from 1960 to 1969, from 1970 to 1979, from 1980 to 1989, and from 1990 to 2005, respectively 28
- Figure 2.4** Proportion of common reed (*Phragmites australis*) specimens with the native or exotic genotype sampled in Quebec (Canada) before 1950, from 1950 to 1959, from 1960 to 1969, from 1970 to 1979, from 1980 to 1989, and from 1990 to 2005, respectively 29
- Figure 2.5** Invasion curves of the exotic genotype (haployppte M) of common reed (*Phragmites australis*) in Quebec (Canada)..... 31
- Figure 2.6** Length of the highway network constructed each year in Quebec (Canada) since the beginning of the construction program..... 34
- Figure 3.1** Carte de l'aire d'étude, qui correspond à peu près au territoire couvert par la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada)..... 45
- Figure 3.2** Carte des dépôts de surface de l'aire d'étude située dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) ... 46
- Figure 3.3** Corrélogrammes d'autocorrélation spatiale présentant les valeurs de l'indice I de Moran par intervalle de distance 51
- Figure 3.4** Schéma illustrant, dans les trois dimensions, un tronçon de route situé en milieu boisé..... 57
- Figure 4.1** Carte de la grande région de Montréal (Québec, Canada) illustrant l'emplacement des marais situés en bordure des autoroutes qui ont été échantillonnés en 2005 81
- Figure 4.2** Proportion des points d'échantillonnage prélevés en août 2005 dans 14 marais situés à proximité d'autoroutes du sud du Québec en fonction de la position de la nappe phréatique qui leur était associée et de la présence ou de l'absence du roseau commun..... 86

- Figure 4.3** Mesures (points d'échantillonnage) de la position de la nappe phréatique par rapport à la surface du sol et de la salinité au sein d'un marais situé à proximité d'une autoroute du sud du Québec 87
- Figure 4.4** Répartition en pourcentage des points d'échantillonnage prélevés au sein d'un marais situé à proximité d'une autoroute du sud du Québec, en fonction de la position de la nappe phréatique par rapport à la surface du sol 88
- Figure 4.5** Évolution de la superficie des colonies de roseau commun présentes au sein et à proximité immédiate (distance inférieure à 100 m) de trois marais adjacents aux autoroutes du sud du Québec en fonction du temps 89
- Figure 4.6** Reconstitution historique de l'envahissement par le roseau commun de trois marais situés à proximité d'autoroutes du sud du Québec..... 90

Chapitre I

Introduction générale

1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

Définir ce qu'est une espèce envahissante constitue un problème sémantique qui n'est pas encore tout à fait résolu. Cette définition dépend en grande partie du point de vue scientifique avec lequel on aborde le problème. On peut, par exemple, aborder la question des espèces envahissantes avec une approche biogéographique, écologique ou encore économique (Rejmánek, 2000, Valéry *et al.*, sous presse). Plusieurs chercheurs ont tenté de définir l'expression *espèce envahissante* en utilisant des approches biogéographique ou économique (Davis & Thompson, 2000, Richardson *et al.*, 2000, Colautti & MacIsaac, 2004, Pyšek *et al.*, 2004, Hierro *et al.*, 2005). Chaque groupe propose sa propre définition, ce qui complexifie encore davantage le vocabulaire associé aux invasions biologiques. Valéry et collaborateurs (sous presse) montrent par exemple que si l'on opte pour l'approche biogéographique, cela implique forcément qu'une espèce envahissante soit une espèce exotique qui a franchi une barrière géographique ou une grande distance avant de s'installer. Or, il arrive que des espèces soient envahissantes (ou considérées comme telles) non seulement dans leur aire d'introduction, mais aussi dans leur contrée d'origine. L'approche économique est, pour sa part, très subjective, car elle essaie de définir une invasion en fonction des impacts qu'elle engendre (Davis & Thompson, 2000). Or, la notion d'impact peut différer beaucoup selon les critères socio-économiques considérés. Pour ma part, je considère que le point de vue écologique est celui qui est le plus pertinent, car il permet de prendre en considération la nature écologique du phénomène – le mécanisme lui-même – sans tenir nécessairement compte de ses causes ou de ses conséquences (Valéry *et al.*, sous presse). Ainsi, j'ai opté, pour cette thèse, pour la définition d'espèce envahissante suivante proposée par Valéry et collaborateurs (sous presse) :

« une espèce envahissante est une espèce qui acquière un avantage compétitif à la suite de la levée d'obstacles naturels à sa prolifération, ce qui lui permet de s'étendre rapidement et de conquérir de nouveaux territoires, plus particulièrement au sein d'écosystèmes-hôtes où elle forme une population dominante » [ma traduction].

Lorsqu'elle est située dans une nouvelle région (ou aire d'introduction), une espèce est alors dite exotique (par opposition à espèce indigène). Pour passer du statut d'espèce exotique à celui d'espèce transformatrice du milieu (qui a un impact sur les écosystèmes), une plante ou un animal doit emprunter un chemin où se dressent différents filtres biotiques et abiotiques qui doivent être franchis (Richardson *et al.*, 2000). Le premier filtre à franchir est l'environnement local. Les individus d'une espèce nouvellement introduite doivent s'implanter et s'adapter – et donc survivre – aux conditions écologiques de la région réceptrice. Les individus doivent ensuite affronter le filtre de la reproduction. S'ils ne peuvent se reproduire, ils ne pourront établir des populations qui se perpétueront dans le temps et l'espace. Le temps requis par l'espèce pour franchir ces premiers filtres explique dans bien des cas le phénomène de latence souvent observé au début d'une invasion biologique (Richardson *et al.*, 2000, Sakai *et al.*, 2001, Crooks, 2005). Une espèce bien implantée et qui se reproduit avec succès peut ensuite tenter de franchir le filtre de la dissémination (plante) ou de la dispersion (animaux). Si elle se propage en peu de temps sur de vastes territoires, l'espèce pourra alors être considérée comme envahissante. Une espèce envahissante n'a toutefois pas toujours un impact positif ou négatif sur les écosystèmes. Ces impacts ne sont que l'apanage des espèces transformatrices du milieu, qui ne représenteraient qu'environ 10 % des espèces envahissantes selon Williamson et Fitter (1996). Les espèces transformatrices sont celles qui perturbent véritablement l'intégrité des écosystèmes, aussi bien au niveau du biotope que de la biocénose (Richardson *et al.*, 2000). De telles espèces modifient les cycles biogéochimiques, accaparent des ressources au détriment d'autres plantes ou d'animaux, modifient certains maillons des chaînes alimentaires et influencent parfois fortement les régimes de perturbations naturelles (Vitousek *et al.*, 1997, Richardson *et al.*, 2000, Mooney & Cleland, 2001, Hoffmeister *et al.*, 2005, McKinney, 2005). Les espèces transformatrices ont souvent pour effet de changer la composition et la structure des écosystèmes envahis et de diminuer leur biodiversité.

Depuis quelques décennies, les flux croissants d'échanges commerciaux entre les différents continents ont favorisé l'introduction massive d'espèces exotiques qui

peuvent par la suite devenir des espèces envahissantes (ou même transformatrices) selon leur potentiel d'expansion géographique. L'espèce humaine a ainsi permis à un nombre considérable de plantes et d'animaux de s'affranchir des processus naturels de dissémination et de dispersion en apportant avec elle lors de ses déplacements tout un lot d'espèces accompagnatrices (di Castri, 1989, Vitousek *et al.*, 1997, Mack *et al.*, 2000). Cela n'est pas sans conséquence pour les écosystèmes et certaines activités économiques. Les espèces envahissantes peuvent nuire à l'agriculture, l'élevage, la foresterie et les pêcheries (pertes de rendement), miner la santé publique, constituer des entraves au transport des personnes et des marchandises et menacer l'intégrité écologique de certains espaces naturels. Aux États-Unis seulement, on trouve pas moins de 50 000 espèces exotiques. Elles causent des pertes économiques totalisant plus de 120 milliards de dollars par année. On y perd notamment tous les ans 33 milliards de dollars à cause de la prolifération des mauvaises herbes exotiques dans les champs agricoles, neuf milliards en raison de l'introduction de parasites et de pathogènes affectant le bétail et deux milliards à la suite de l'action d'organismes pathogènes non indigènes dans les forêts. On dépense aussi chaque année plus de sept milliards de dollars en soins pour contrer les effets néfastes sur la santé publique de l'introduction de plusieurs espèces (Pimentel *et al.*, 2005). Les écologistes estiment pour leur part qu'environ 400 des 958 espèces ayant le statut d'espèce menacée ou en danger de disparition aux États-Unis le sont à cause de la prédation ou de la compétition directe des espèces exotiques (Pimentel *et al.*, 2000).

L'étude des espèces envahissantes végétales est de toute première importance parce qu'elles ont des impacts sur des sujets aussi variés que l'agriculture, la foresterie, le tourisme, la santé publique, le transport fluvial, la conservation des milieux naturels et la biodiversité (Nentwig, 2007). Elles sont aussi particulièrement nombreuses ; par exemple, 25 % des quelques 5 800 espèces végétales du Canada sont exotiques, et 120 à 160 de ces espèces sont considérées comme envahissantes (Haber, 2002). Tous les écosystèmes sont affectés par les invasions biologiques associées aux plantes. Les écosystèmes insulaires sont

cependant plus envahis que ceux des masses continentales et ceux des zones tempérées davantage que ceux des zones tropicales. Les milieux humides sont plus sujets aux invasions de plantes que les écosystèmes plus arides, et il en est de même pour les écosystèmes perturbés par rapport aux écosystèmes intacts (Henderson *et al.*, 2006).

Circonscrire les caractéristiques morphologiques et reproductrices propres aux espèces végétales envahissantes n'est pas chose aisée. Il n'y a en effet pas de caractéristique commune à toutes les espèces envahissantes (Pyšek & Richardson, 2007). Les recherches sur le sujet mettent néanmoins en relief le fait que les plantes envahissantes sont en général des espèces à croissance rapide qui ont une longue période de floraison et qui produisent de nombreuses petites graines facilement disséminées par le vent ou l'eau. Ce sont aussi des espèces très compétitives qui tolèrent bien les régimes de stress et de perturbations fréquentes (di Castri, 1989, Lozon & MacIsaac, 1997, Rejmánek, 2000, Sakai *et al.*, 2001, Myers & Bazely, 2003, Sutherland, 2004, Hill *et al.*, 2005).

Pour tenter de comprendre comment une plante peut devenir aussi compétitive (et donc envahissante) dans un milieu qui n'est pas le sien, les scientifiques ont émis plusieurs hypothèses, dont les deux principales sont l'absence d'ennemi naturel (*enemy release hypothesis*) et la présence d'une nouvelle ressource qui devient soudainement accessible à l'envahisseur (*fluctuating resources hypothesis*). L'hypothèse de l'ennemi part du constat qu'une plante, au sein de son aire d'origine, est mangée ou parasitée par toute une cohorte de phytophages ou de phytopathogènes (insectes, champignons, bactéries, virus) qui lui est plus ou moins spécifique (Keane & Crawley, 2002, Vilà *et al.*, 2005). Une fois introduite dans une nouvelle contrée, cette même plante risque moins d'être broutée ou parasitée car elle sera alors à l'abri des ennemis naturels qui n'auront pas voyagé avec elle. Elle aura donc un avantage compétitif par rapport aux plantes indigènes qui, elles, sont broutées ou parasitées par leurs ennemis (Keane & Crawley, 2002). Blossey et Nötzold (1995) ont raffiné l'hypothèse de l'ennemi pour prendre en compte la notion d'évolution (*evolution of increased competition ability hypothesis*).

Selon eux, le fait d'être à l'abri des ennemis naturels induirait peu à peu chez la plante un changement de stratégie dans l'allocation de ses ressources. Les génotypes de la plante qui attribueraient dans leur nouvel environnement la totalité de leurs ressources à la croissance et à la reproduction, plutôt qu'à des mécanismes de défense contre des phytophages ou des phytopathogènes inexistant, augmenteraient d'autant leur productivité et leur compétitivité. Ils produiraient donc davantage de descendants que les génotypes qui auraient conservé leurs modes de défense traditionnels.

L'hypothèse de l'ennemi est populaire chez les chercheurs qui s'intéressent aux envahisseurs végétaux (Liu *et al.*, 2007). Cela dit, et malgré le fait que certaines études contribuent à en faire la démonstration (Maron & Vilà, 2001, Mitchell & Power, 2003, Reinhart *et al.*, 2003, Callaway *et al.*, 2004, Vilà *et al.*, 2005), elle est loin de faire l'unanimité (Colautti *et al.*, 2004, Liu & Stiling, 2006, Zhang & Jiang, 2006). Cette hypothèse est en effet souvent démontrée de manière indirecte par le biais de travaux de contrôle biologique et les conclusions des recherches expérimentales sont encore équivoques (Keane & Crawley, 2002, Zhang & Jiang, 2006). Selon Liu et Stiling (2006), l'hypothèse de l'ennemi ne sera pas confirmée tant et aussi longtemps que l'on n'effectuera pas de comparaisons des niveaux de broutement ou de parasitisme entre les trois statuts potentiels que peuvent avoir les espèces d'un même genre au sein d'une même aire géographique (indigène, exotique envahissant et exotique non envahissant). Des études récentes tenant compte de ces considérations ont montré que les espèces exotiques sont effectivement moins attaquées par leurs ennemis que les espèces indigènes (au sein d'un même genre). Néanmoins, on n'a pas encore trouvé de différences significatives entre les attaques contre les espèces exotiques envahissantes et celles affligeant les espèces exotiques non envahissantes (Liu *et al.*, 2007, Parker & Gilbert, 2007). Ainsi, le fait d'échapper aux ennemis n'initie pas forcément le phénomène d'envahissement chez une espèce exotique.

L'hypothèse des ressources a, pour sa part, été émise principalement par Davis et collaborateurs (2000). Ces chercheurs croient qu'une espèce envahissante aura

un succès d'autant plus grand que la compétition avec les espèces indigènes pour les ressources disponibles (lumière, eau, nutriments) sera peu intense. L'intensité de la compétition est en effet inversement corrélée avec la quantité de ressources non utilisées (Davis *et al.*, 1998). Selon l'hypothèse des ressources, une communauté végétale deviendrait plus sujette à envahissement s'il y a une augmentation soudaine de la quantité des ressources disponibles (James *et al.*, 2006). Cette augmentation peut résulter d'une chute du niveau d'utilisation des ressources par les espèces végétales indigènes, comme à la suite d'une perturbation les ayant détruites. Ces espèces ne peuvent plus accaparer les ressources disponibles, qui peuvent alors être utilisées par des envahisseurs. Il peut y avoir aussi plus de ressources disponibles grâce à un apport extérieur tellement significatif qu'il ne peut être absorbé dans sa totalité par les espèces indigènes en présence. Cela peut se produire lorsque, par exemple, une inondation fournit soudainement beaucoup d'eau, l'établissement d'un élevage porcin ajoute beaucoup d'éléments nutritifs sur le sol ou une coupe forestière crée d'importantes trouées lumineuses. Une augmentation dans la disponibilité des ressources peut minimiser le phénomène de compétition entre les espèces, ce qui augmente par voie de conséquence la capacité du milieu à être envahi. Ainsi, la vulnérabilité aux invasions d'une communauté végétale n'est pas une propriété inhérente à celle-ci ; elle va fluctuer dans le temps et l'espace, en fonction de la quantité des ressources disponibles pour les espèces envahissantes.

L'hypothèse des ressources a été confirmée par de nombreuses études (Davis & Pelsor, 2001, Shea & Chesson, 2002, Seabloom *et al.*, 2003, Hill *et al.*, 2005, James *et al.*, 2006, Pausas *et al.*, 2006, Cascorbi, 2007, Meiners, 2007). Ces études (la plupart expérimentales) suggèrent en effet que les changements dans la disponibilité des ressources affectent la capacité de compétition des espèces au sein des communautés et par voie de conséquences, la susceptibilité de celles-ci à être envahies. Maron et Marler (2007) précisent toutefois que la diversité spécifique indigène d'une communauté végétale influence aussi beaucoup le degré de vulnérabilité aux invasions, puisqu'une forte diversité se traduit souvent

par une résistance élevée aux invasions, même en présence d'abondantes ressources.

Malgré les efforts considérables qui ont été déployés ces dernières années pour lutter contre les espèces envahissantes, la prévention demeure la meilleure solution pour en minimiser les impacts (Myers *et al.*, 2000, Simberloff, 2001). Cette prévention passe souvent par la connaissance des vecteurs d'introduction et de propagation des envahisseurs (McCullough *et al.*, 2006). À cet égard, même si le corridor routier est reconnu pour être un vecteur de propagation important pour les espèces envahissantes (Greenberg *et al.*, 1997, Gelbard & Belnap, 2003, Myers & Bazely, 2003), il n'a pas encore fait l'objet de beaucoup d'attention. Or, le réseau routier forme des corridors de toute première importance pour la dissémination des végétaux exotiques, car il s'étend sur des distances considérables (6,3 millions de kilomètres aux États-Unis seulement ; Riitters & Wickham, 2003). Il engendre aussi des impacts écologiques sur une portion non négligeable du territoire (15 à 20 % de la superficie des États-Unis ; Forman & Alexander, 1998). Puisque la construction, l'utilisation et l'entretien d'un réseau routier engendrent de fortes fluctuations des ressources dans les écosystèmes que les routes traversent, l'impact du réseau routier dans le succès des espèces envahissantes peut être étudié à la lumière de l'hypothèse des ressources (Davis *et al.*, 2000). Par exemple, une route qui traversera un boisé créera une ouverture linéaire qui favorisera une plus grande pénétration de la lumière (une ressource), ce qui sera favorable aux espèces héliophiles. La construction d'une route se traduira aussi par la création de fossés de drainage qui seront comblés d'eau (une ressource), ce qui sera favorable aux espèces héliophiles. Les fossés et les berges seront dégagés de la végétation arbustive ou arborescente qui les encombre, et seront fréquemment perturbés par la fauche ou le creusage, ce qui maintiendra la succession végétale à un stade (une ressource) habituellement favorable aux espèces envahissantes. Enfin, dans les régions froides, on épandra beaucoup de sel (une ressource) sur les routes l'hiver pour les déglacer. Comme ce sel sera lessivé vers les canaux de drainage, on en trouvera davantage qu'en temps normal, ce qui sera favorable aux espèces halophiles.

Le roseau commun (*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. ; Poaceae) est l'une des espèces végétales envahissantes les plus communes le long des emprises des réseaux routiers de l'Amérique du Nord (Jodoin *et al.*, 2008). Le roseau est probablement une des plantes vasculaires les plus répandues dans le monde (Mal & Narine, 2004). Il s'agit d'une espèce hydrophile qui se trouve naturellement dans les milieux humides ou les plaines inondables, comme les marais d'eau douce ou saumâtre (Meyerson *et al.*, 2000) et les rives des fleuves, des rivières et des lacs (Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005). Le roseau se dissémine soit de manière sexuée, soit par propagation végétative (Mal & Narine, 2004). Une colonie de roseau s'implante généralement dans un nouveau site par le biais de la germination d'une graine disséminée par le vent ou l'eau (Alvarez *et al.*, 2005), ou par l'enracinement d'un fragment de tige ou de rhizome (Bart & Hartman, 2003, Hudon *et al.*, 2005). Une fois implantée, une colonie s'étend par propagation végétative à l'aide d'un réseau de rhizomes et de stolons (Haslam, 1972, Mal & Narine, 2004). Une colonie peut ainsi former en peu de temps des peuplements monospécifiques (roselières) pouvant couvrir plusieurs dizaines d'hectares (White *et al.*, 2004, Hudon *et al.*, 2005).

Les populations de roseau commun présentent un fort taux de polyploïdie qui se manifeste par une grande variabilité génétique (Gorenflot, 1976), ainsi que par l'existence de nombreux génotypes à travers le monde (Saltonstall, 2002). La dynamique des populations de roseau n'est pas partout la même au sein de son aire de répartition. Les populations européennes de roseau sont souvent en déclin, du fait de la destruction des habitats et de l'eutrophisation des milieux humides (van der Putten, 1997, Koppitz, 1999, Fogli *et al.*, 2002), alors que les populations nord-américaines sont, de leur côté, en pleine expansion (Rice *et al.*, 2000, Saltonstall, 2002, Burdick & Konisky, 2003, Chambers *et al.*, 2003). Saltonstall (2002) a montré que l'expansion du roseau au sein des marais nord-américains coïncide avec l'introduction d'un génotype eurasiatique de l'espèce (haplotype M). La date et le lieu d'introduction n'ont pas encore été clairement identifiés, mais il semblerait que ce génotype ait été introduit au cours des 200 dernières années dans un ou plusieurs ports de la côte Atlantique (Saltonstall, 2002). Les marais

salés côtiers sont les plus touchés par l'invasion du roseau en Amérique du Nord, notamment le long de la côte est des États-Unis et celle du golfe du Mexique, et plus précisément dans la région du delta du Mississippi (White *et al.*, 2004), dans la baie de Chesapeake (Rice *et al.*, 2000) et au New Jersey (Bart & Hartman, 2000). Au Canada, le roseau prolifère dans le sud de l'Ontario et du Québec, particulièrement dans la région de Montréal et le long de la vallée du fleuve Saint-Laurent (Delisle *et al.*, 2003, Lavoie *et al.*, 2003, Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005).

Au Québec, on trouvait du roseau commun un peu partout (de l'Abitibi jusqu'en Gaspésie) avant les années 1960, mais les colonies étaient plutôt clairsemées et n'occupaient pas de grandes superficies (Marie-Victorin, 1995, Delisle *et al.*, 2003). Ce serait au cours des décennies 1960, 1970 et 1980 que le roseau aurait connu une phase d'expansion rapide dans la province (Delisle *et al.*, 2003). Si le roseau se dissémine facilement le long de corridors linéaires naturels comme les rivières (Hudon *et al.*, 2005), il peut aussi emprunter des corridors artificiels comme les canaux de drainage bordant les terres agricoles (Maheu-Giroux & de Blois, 2007) ou les axes routiers (Delisle *et al.*, 2003, Jodoin *et al.*, 2008).

Le roseau commun a été beaucoup étudié en Amérique du Nord, mais on ne sait pas vraiment de quelle manière cette plante envahissante se propage sur de vastes territoires. On ne connaît pas, en outre, le rôle précis du réseau routier dans la dissémination du roseau exotique, même si plusieurs indices suggèrent qu'il aurait une importance considérable en la matière (Delisle *et al.*, 2003, Jodoin *et al.*, 2008). Par exemple, on ignore le rôle que joue le réseau routier dans l'invasion du roseau exotique à l'échelle d'un très grand territoire, comme celui de la province du Québec. À une échelle plus régionale, on ignore si (et de quelle manière) le réseau routier facilite la pénétration du roseau dans le paysage et s'il existe des facteurs qui favorisent de façon particulière (ou qui limitent) sa propagation. À une échelle locale, on ne sait pas si les routes constituent de réelles voies de pénétration pour le roseau dans les marais qui sont traversés par celles-ci. L'objectif principal de cette thèse est donc de mieux comprendre les processus d'envahissement à

différentes échelles d'une espèce à fort pouvoir de dissémination, en utilisant comme hypothèse de travail générale l'hypothèse des ressources.

De manière plus spécifique, les hypothèses qui seront testées dans cette thèse sont les suivantes :

- 1) le génotype exotique du roseau commun s'est répandu au Québec à la faveur du développement massif du réseau autoroutier, ainsi que du développement et du pavage à grande échelle du réseau routier secondaire qui s'est effectué à partir des années 1960 ;
- 2) les routes d'un paysage sont d'autant plus envahies par le roseau exotique qu'on trouve dans ce paysage abondance de structures favorisant un grand ensoleillement, le roseau tolérant très peu l'ombre ;
- 3) les routes constituent des voies de pénétration pour le roseau exotique au sein de marais.

En somme, je testerai l'hypothèse que le développement du réseau routier au Québec a fourni au roseau commun exotique des corridors de dissémination et des ressources (un habitat lumineux où la compétition est faible) qui ont permis à la plante de se disséminer très rapidement sur un vaste territoire.

Pour tester ces hypothèses, je vais reconstituer en premier lieu, à l'échelle de la partie sud du Québec (partie fortement habitée ; 250 000 km²), l'historique de la propagation du roseau commun exotique. Ensuite, je vais identifier les structures du paysage qui influencent la dissémination du roseau à une échelle régionale (1 400 km²). Enfin je vais déterminer si, à une échelle locale (quelques hectares), les routes constituent bel et bien des voies de pénétration pour cette plante au sein des marais adjacents. Toutes ces hypothèses seront testées grâce à une abondante récolte de données sur le terrain. Ces données seront analysées à l'aide d'outils historiques, génétiques et statistiques, le tout avec l'assistance de systèmes d'information géographique.

1.1 RÉFÉRENCES

- Alvarez, M.G., Tron, F. & Mauchamp, A. (2005) Sexual versus asexual colonization by *Phragmites australis*: 25-year reed dynamics in a Mediterranean marsh, Southern France. *Wetlands*, **25**, 639-647.
- Bart, D. & Hartman, J.M. (2000) Environmental determinants of *Phragmites australis* expansion in a New Jersey salt marsh: an experimental approach. *Oikos*, **89**, 59-69.
- Bart, D. & Hartman, J.M. (2003) The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: new links to human activities. *Estuaries*, **26**, 436-443.
- Blossey, B. & Nötzold, R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887-889.
- Burdick, D.M. & Konisky, R.A. (2003) Determinants of expansion for *Phragmites australis*, common reed, in natural and impacted coastal marshes. *Estuaries*, **26**, 407-416.
- Callaway, R.M., Thelen, G.C., Rodriguez, A. & Holben, W.E. (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427**, 731-733.
- Cascorbi, U. (2007) Integration of invasion ecology theories into the analysis of designed plant communities: a case study in Southern Germany. *Landscape Ecology*, **22**, 1371-1381.
- Chambers, R.M., Osgood, D.T., Bart, D.J. & Montalto, F. (2003) *Phragmites australis* invasion and expansion in tidal wetlands: interactions among salinity, sulfide, and hydrology. *Estuaries*, **26**, 398-406.
- Colautti, R.I. & Maclsaac, H.J. (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, **10**, 135-141.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & Maclsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.
- Crooks, J.A. (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, **12**, 316-329.

- Davis, A.M., Wrage, K.J. & Reich, P.B. (1998) Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, **86**, 652-661.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**, 528-534.
- Davis, M.A. & Pelsor, M. (2001) Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecology Letters*, **4**, 421-428.
- Davis, M.A. & Thompson, K. (2000) Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **81**, 226-230.
- Delisle, F., Lavoie, C., Jean, M. & Lachance, D. (2003) Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, **30**, 1033-1042.
- di Castri, F. (1989) History of biological invasions with special emphasis on the Old World. Dans Drake, J.A., di Castri, F., Groves, R., Kruger, F., Mooney, H.A., Rejmánek, M. & Williamson, M. (rédacteurs). *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, New York, p. 1-30.
- Fogli, S., Marchesini, R. & Gerdol, R. (2002) Reed (*Phragmites australis*) decline in a brackish wetland in Italy. *Marine Environmental Research*, **53**, 465-479.
- Forman, R.T.T. & Alexander, L.E. (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 207-231.
- Gelbard, J.L. & Belnap, J. (2003) Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, **17**, 420-432.
- Gorenflot, R. (1976) Le complexe polyploïde du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (= *P. communis* Trin.). *Bulletin de la Société botanique de France*, **123**, 261-271.
- Greenberg, C.H., Crownover, S.H. & Gordon, D.R. (1997) Roadside soils: a corridor for invasion of xeric scrub by nonindigenous plants. *Natural Areas Journal*, **17**, 99-109.
- Haber, E. (2002) Propagation et impact des plantes exotiques dans les paysages du Canada. Dans Claudi, R., Nantel, P. & Muckle-Jeffs, E. (rédacteurs). *Envahisseurs exotiques des eaux, milieux humides et forêts du Canada*.

Service canadien des forêts, Ressources Naturelles Canada, Ottawa, p. 43-58.

- Haslam, S.M. (1972) *Phragmites communis* Trin. (*Arundo phragmites* L., ? *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). *Journal of Ecology*, **60**, 585-610.
- Henderson, S., Dawson, T.P. & Whittaker, R.J. (2006) Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography*, **30**, 25-46.
- Hierro, J.L., Maron, J.L. & Callaway, R.M. (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**, 5-15.
- Hill, S.J., Tung, P.J. & Leishman, M.R. (2005) Relationships between anthropogenic disturbance, soil properties and plant invasion in endangered Cumberland Plain Woodland, Australia. *Austral Ecology*, **30**, 775-788.
- Hoffmeister, T.S., Vet, L.E.M., Biere, A., Holsinger, K. & Filser, J. (2005) Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. *Ecosystems*, **8**, 657-667.
- Hudon, C., Gagnon, P. & Jean, M. (2005) Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, **12**, 347-357.
- James, J.J., Caird, M.A., Drenovsky, R.E. & Sheley, R.L. (2006) Influence of resource pulses and perennial neighbors on the establishment of an invasive annual grass in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments*, **67**, 528-534.
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Thériault, M., Beaulieu, J. & Belzile, F. (2008) Highways as corridors and habitats for the invasive common reed *Phragmites australis* in Quebec, Canada. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 459-466.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 164-170.
- Koppitz, H. (1999) Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* world-wide. *Aquatic Botany*, **64**, 209-221.

- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F. & Létourneau, G. (2003) Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, **30**, 537-549.
- Liu, H. & Stiling, P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, **8**, 1535-1545.
- Liu, H., Stiling, P. & Pemberton, R.W. (2007) Does enemy release matter for invasive plants? Evidence from a comparison of insect herbivore damage among invasive, non-invasive and native congeners. *Biological Invasions*, **9**, 773-781.
- Lozon, J.D. & MacIsaac, H.J. (1997) Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, **5**, 131-144.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710.
- Maheu-Giroux, M. & de Blois, S. (2007) Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology*, **22**, 285-301.
- Mal, T.K. & Narine, L. (2004) The biology of Canadian weeds. 129. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 365-396.
- Marie-Victorin, F. (1995) *Flore laurentienne*. Troisième édition. Presse de l'Université de Montréal, Montréal.
- Maron, J. & Marler, M. (2007) Native plant diversity resists invasion at both low and high resource levels. *Ecology*, **88**, 2651-2661.
- Maron, J.L. & Vilà, M. (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**, 361-373.
- McCullough, D.G., Work, T.T., Cavey, J.F., Liebhold, A.M. & Marshall, D. (2006) Interceptions of nonindigenous plant pests at US ports of entry and border crossings over a 17-year period. *Biological Invasions*, **8**, 611-630.
- McKinney, M.L. (2005) Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA. *Diversity and Distributions*, **11**, 367-374.

- Meiners, S.J. (2007) Native and exotic plant species exhibit similar population dynamics during succession. *Ecology*, **88**, 1098-1104.
- Meyerson, L.A., Saltonstall, K., Windham, L., Kiviat, E. & Findlay, S. (2000) A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 89-103.
- Mitchell, C.E. & Power, A.G. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421**, 625-627.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5446-5451.
- Myers, J.H. & Bazely, D.R. (2003) *Ecology and control of introduced plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M. & Carey, J.R. (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 316-320.
- Nentwig, W. (2007) Biological invasions: why it matters. *Dans Nentwig, W. (rédacteur). Biological invasions*. Springer, Berlin, p. 1-6.
- Parker, I.M. & Gilbert, G.S. (2007) When there is no escape: the effects of natural enemies on native, invasive, and noninvasive plants. *Ecology*, **88**, 1210-1224.
- Pausas, J.G., Lloret, F. & Vilà, M. (2006) Simulating the effects of different disturbance regimes on *Cortaderia selloana* invasion. *Biological Conservation*, **128**, 128-135.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53-65.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, **52**, 273-288.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M. & Kirschner, J. (2004) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, **53**, 131-143.

- Pyšek, P. & Richardson, D.M (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? *Dans* Nentwig, W. (rédacteur). *Biological invasions*. Springer, Berlin, p. 97-125.
- Reinhart, K.O., Packer, A., van der Putten, W.H. & Clay, K. (2003) Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters*, **6**, 1046-1050.
- Rejmánek, M. (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, **25**, 497-506.
- Rice, D., Rooth, J. & Stevenson, J.C. (2000) Colonization and expansion of *Phragmites australis* in upper Chesapeake Bay tidal marshes. *Wetlands*, **20**, 280-299.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**, 93-107.
- Riitters, K.H. & Wickham, J.D. (2003) How far to the nearest road? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 125-129.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Saltonstall, K. (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Seabloom, E.W., Borer, E.T., Boucher, V.L., Burton, R.S., Cottingham, K.L., Goldwasser, L., Gram, W.K., Kendall, B.E. & Micheli, F. (2003) Competition, seed limitation, disturbance, and reestablishment of California native annual forbs. *Ecological Applications*, **13**, 575-592.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 170-176.
- Simberloff, D. (2001) Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 273-274.
- Sutherland, S. (2004) What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, **141**, 24-39.

- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J-C. & Simberloff, D. (sous presse) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*.
- van der Putten, W.H. (1997) Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European Research Programme on Reed Die-back and Progression (1993-1994). *Aquatic Botany*, **59**, 263-275.
- Vilà, M., Maron, J.L. & Marco, L. (2005) Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. *Oecologia*, **142**, 474-479.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- White, D.A., Hauber, D.P. & Hood, C.S. (2004) Clonal differences in *Phragmites australis* from the Mississippi River Delta. *Southeastern Naturalist*, **3**, 531-544.
- Wilcox, K.L., Petrie, S.A., Maynard, L.A. & Meyer, S.W. (2003) Historical distribution and abundance of *Phragmites australis* at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, **29**, 664-680.
- Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, **77**, 1661-1666.
- Zhang, D.Y. & Jiang, X.H. (2006) Interactive effects of habitat productivity and herbivore pressure on the evolution of anti-herbivore defense in invasive plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, **242**, 935-940.

Chapitre II

Expansion pathways of the exotic common reed (*Phragmites australis*): a historical and genetic analysis¹

¹ Ce manuscrit a fait l'objet de la publication scientifique suivante : Lelong, B., Lavoie, C., Jodoin, Y. & Belzile, F. (2007) Expansion pathways of the exotic common reed (*Phragmites australis*): a historical and genetic analysis. *Diversity and Distributions*, **13**, 430-437.

2 EXPANSION PATHWAYS OF THE EXOTIC COMMON REED (*PHRAGMITES AUSTRALIS*): A HISTORICAL AND GENETIC ANALYSIS

ABSTRACT

Using 779 herbarium and modern specimens, we reconstructed the spread of the common reed (*Phragmites australis*) in Quebec (Canada), where large-scale invasion of this plant species has been reported since the 1960's. All specimens were genetically differentiated using molecular tools to identify the genotype (native or exotic). The exotic genotype (haplotype M) has been present in Quebec since at least 1916, but it was rare prior to the 1970's and was almost exclusively restricted to the shores of the St. Lawrence River. The exotic genotype spread inland only after the beginning of the 1970's. In less than 20 years, a complete shift occurred, from the dominance of native genotypes to the dominance of the exotic genotype. Today, more than 95 % of common reed colonies found in Quebec are dominated by the haplotype M. It is especially abundant along roads, but colonies present in marshes are also dominated by the exotic genotype. This study provides evidence that, in Quebec, the development of the highway network in the 1960's and 1970's strongly contributed to the inland expansion of the exotic genotype. Moreover, it shows the usefulness of molecular techniques for reconstructing the spread of an invader. Without the use of molecular tools, the reconstruction of invasions of exotic taxa would be impossible due to the lack of clear phenotypic differences between genotypes.

RÉSUMÉ

En utilisant 779 spécimens de plante (en provenance de collections d'herbier ou récoltés sur le terrain), nous avons reconstitué l'historique de l'expansion du roseau commun (*Phragmites australis*) au Québec (Canada), où une invasion à grande échelle par cette espèce végétale a été observée depuis les années 1960. Tous les spécimens ont été distingués grâce à des outils moléculaires pour

identifier le génotype en présence (indigène ou exotique). Le génotype exotique (haplotype M) est présent au Québec depuis au moins 1916, mais il était rare avant les années 1970 et presque exclusivement confiné aux berges du fleuve Saint-Laurent. Le génotype exotique a pénétré à l'intérieur des terres seulement après le début des années 1970. Les populations de roseau étaient à l'origine constituées presque uniquement du génotype indigène. De nos jours, plus de 95 % des populations trouvées au Québec sont constituées de l'haplotype M. Ce génotype est particulièrement abondant le long des routes, mais les populations présentes dans les marais sont également dominées par ce roseau exotique. Cette étude met en relief le fait que le développement du réseau autoroutier au cours des années 1960 et 1970 a probablement fortement contribué à l'expansion du génotype exotique dans le paysage québécois. Cette étude montre aussi l'importance des outils moléculaires en ce qui concerne la reconstitution de l'expansion d'une espèce envahissante. Sans ces outils, de telles reconstitutions seraient parfois impossibles à faire à cause de l'absence de différence phénotypique entre les génotypes.

2.1 INTRODUCTION

Until recently, biogeographical studies relied on classical means (field data, museum specimens) to describe and analyse the distribution of species around the globe. During the last 20 years, genetics has opened additional avenues to ecologists and biogeographers. These avenues could not be explored without the resolution provided by sophisticated molecular tools. Recent developments in the field of molecular ecology have been particularly useful to biologists studying invasive species. Several questions may not be adequately answered without the use of molecular tools: what is the area of origin of the invader? (Downie, 2002, Genton *et al.*, 2005); which expansion pathways are used by the invader? (Scotti *et al.*, 2000, Bryan *et al.*, 2005, Wüster *et al.*, 2005); how quickly are new regions occupied by the invader? (Saltonstall, 2002, Wüster *et al.*, 2005). Molecular tools are especially useful to discriminate between native and exotic populations of invaders that cannot otherwise be differentiated based on morphological traits

(McIvor *et al.*, 2001, Saltonstall, 2002). This aspect is particularly important because native and exotic populations often behave differently; the exotic genotypes may be expanding (and should be controlled) while the native ones become rare (and should be the object of conservation plans).

Common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud; Poaceae) is one of these invasive species that, in North America, has both native and exotic populations. Until the beginning of the 20th century, this aquatic plant species, although widespread on the continent, was not particularly common in wetlands (Orson *et al.*, 1987, Chambers *et al.*, 1999, Orson, 1999). However, during the last 50 years, the number and size of common reed colonies have markedly expanded in the freshwater (Meyerson *et al.*, 2000, Rice *et al.*, 2000, Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005), brackish (Meyerson *et al.*, 2000, Rice *et al.*, 2000, Lathrop *et al.*, 2003) and salt (Bertness *et al.*, 2002) marshes of Canada and the United States. Common reed invasions often have severe consequences for plant and animal diversity and may alter the ecological functions of wetlands (Keller, 2000, Meyerson *et al.*, 2000, Lathrop *et al.*, 2003, Rooth *et al.*, 2003, Windham & Meyerson, 2003, Mal & Narine, 2004, Silliman & Bertness, 2004, Minchinton *et al.*, 2006).

Several ecologists and biogeographers (Chambers *et al.*, 1999, Galatowitsch *et al.*, 1999, Rice *et al.*, 2000, Bertness *et al.*, 2002, Minchinton, 2002, Delisle *et al.*, 2003, Minchinton & Bertness, 2003, Hudon *et al.*, 2005) have attempted to understand why this species, present in North America for thousands of years (Orson *et al.*, 1987, Orson, 1999, Pederson *et al.*, 2005), has suddenly adopted an invasive behaviour allowing it to form dense monospecific stands covering hundreds of hectares. Several hypotheses have been raised (altered hydrology, anthropogenic disturbances, eutrophication, changing salinity levels), but they have so far failed to provide answers that are entirely satisfactory. On the other hand, using DNA sequencing, Saltonstall (2002) showed that the North American invasion by the common reed coincided with the introduction of an exotic genotype

(haplotype M) along the eastern coast of North America. In some regions, the exotic genotype has completely replaced the native ones in less than 60 years.

The introduction of an exotic genotype (associated with anthropogenic disturbances) is considered to be the leading explanation for the rapid expansion of common reed observed in the 20th century. Field and experimental studies have already shown that haplotype M produces more shoots and has a higher growth rate than native haplotypes in both freshwater and saline environments (Vasquez *et al.*, 2005). It also grows taller, exhibits greater fresh biomass, and produces more leaf and stem biomass than its native counterparts (League *et al.*, 2006). Unfortunately, these studies do not shed light on the pathways used by the exotic common reed genotype in its spread. How has this genotype spread over such large areas? What are the main dispersal vectors? Are there any factors triggering invasions? A highly detailed biogeographical study can answer these questions. In this study, we used herbarium and modern specimens to reconstruct the spread of common reed in the province of Quebec (Canada), where a large-scale invasion has been reported since the 1960's (Delisle *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005). All specimens were genetically differentiated using molecular tools to identify the genotype (native or exotic). Since the common reed is mainly found along roads in Quebec (Jodoin, 2006), we hypothesized that the large-scale development of the provincial road network in the 1960's and 1970's was responsible for the rapid expansion of the exotic genotype.

2.2 METHODS

To reconstruct the spread of common reed in Québec, we used all the herbarium specimens that were stored in the four main herbaria of Québec (MT, QFA, QUE, SFS) and in the two herbaria of the Canadian Government (CAN, DAO). Each herbarium specimen was checked for possible misidentification, and the specimen number, sampling location, year of sampling, habitat characteristics and name(s) of collector(s) were recorded. Only specimens collected in Quebec were examined (Fig. 2.1). Geographic coordinates (latitude, longitude) of sampling sites were identified as precisely as possible using the *Topos sur le web* database

(Commission de toponymie du Québec, 2005). Any duplicates and specimens lacking precise information regarding the sampling location or date were discarded. A small leaf fragment was also taken from the specimens for genetic analyses.

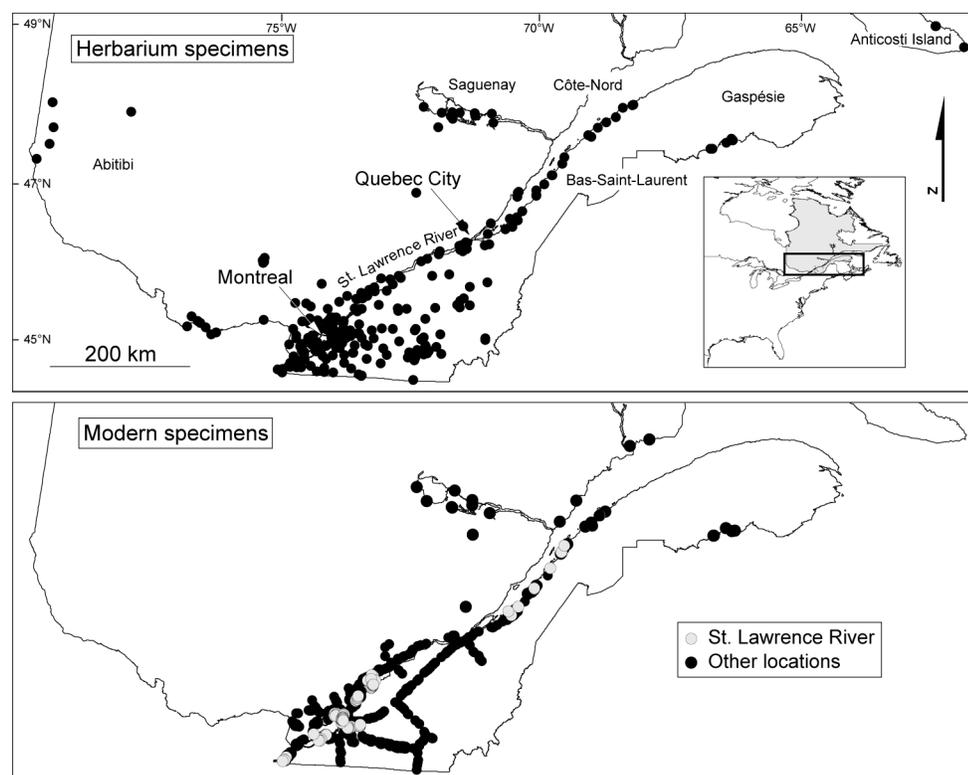


Figure 2.1 Spatial distribution of herbarium and modern common reed (*Phragmites australis*) specimens used to reconstruct the spread of the species in Quebec (Canada). Modern specimens sampled along the St. Lawrence River or in other locations (i.e., mainly along roads, some of these roads being located near the St. Lawrence River) are differentiated. Place names cited in the text are indicated.

To obtain a recent picture of the spatial distribution of common reed genotypes in Quebec, we sampled common reed colonies present in two habitat types, i.e., along roads and in marshes (Fig. 2.1 and 2.2). A colony located in a marsh adjacent to a road (i.e., beyond the drainage ditch of the road) was classified as a marsh population. In 2000 and 2001, all common reed colonies present along the St. Lawrence River – where most marshes in the province are located – were recorded with a global positioning system (Lavoie *et al.*, 2003). These colonies, and newly established ones (Hudon *et al.*, 2005), were revisited in the summers of

2004 and 2005, and a small leaf fragment was taken from individuals located at the centre of each colony for genetic analysis. For common reed along roads, we focused our study on colonies located near the 13 limited-access highways of the province (total length: 2800 km). During the summer of 2003, the presence of colonies between each kilometre marker was noted. Once the survey was completed, a total of 260 kilometres were randomly selected for sampling from the kilometre segments containing at least one common reed colony. In the field, the first common reed colony found after crossing the kilometre marker that was selected was sampled (small leaf fragment) and recorded using a global positioning system.

According to the herbarium specimen database, some regions located far from the highway network of the province (Bas-Saint-Laurent, Côte-Nord, Gaspésie, Saguenay) contained few common reed colonies (Fig. 2.1). We hypothesized that these regions were less susceptible to invasion by the exotic genotype of common reed because of their remoteness from the highway network. To test this hypothesis, we revisited all historical common reed colonies identified in these regions during the summer of 2005. Once found, each colony was recorded with a global positioning system and sampled (small leaf fragment). It should be noted that considering the lack of precision of most herbarium specimen labels, we cannot be sure that the colony sampled in the field was exactly the same as that sampled several decades ago.

All leaf fragments (from herbarium or modern specimens) were kept in a freezer ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) prior to analysis. Total DNA was extracted as suggested by Edwards *et al.* (1991), and two non-coding regions of the chloroplast genome (*trnT* (UGU) – *trnL* (UAA) and *rbcL* – *psaI*) were amplified by polymerase chain reaction as described in Saltonstall (2003). Restriction site polymorphism was detected by digesting the amplicons with *RsaI* for *trnT* (UGU) – *trnL* (UAA) and *HhaI* for *rbcL* – *psaI*. This procedure allowed the rapid identification of native or exotic (haplotype M) genotypes of common reed (Saltonstall, 2003).



Figure 2.2 Common reed (*Phragmites australis*) colonies in Quebec (Canada); native genotype in a marsh near Restigouche (a); exotic genotype in a marsh at Lake Saint-François (b); exotic genotype along a highway near Montreal (c). Photographs: B. Lelong and C. Savage.

All data were incorporated into a geographical information system, ArcGIS™ (ESRI, 2005). Maps indicating the spatial distribution of common reed genotypes during six time periods (before 1950, 1950 – 1959, 1960 – 1969, 1970 – 1979, 1980 – 1989, and after 1989) were produced. Furthermore, using the geographical information system, we superimposed a 10 × 10-km grid on a map of Quebec. The earliest mention of an exotic herbarium specimen of common reed (haplotype M) was recorded in each 100-km² cell. The cumulative number of occupied 100-km² cells was then plotted against time to construct an invasion curve (*sensu* Pyšek & Prach, 1993). Invasion curves were constructed using raw and square-root transformed data to detect any significant lag in the dispersal of the species (Crooks, 2005).

2.3 RESULTS

A database incorporating 282 herbarium specimens and 529 modern specimens was created for this study (Fig. 2.1). We were able to identify the genotype (exotic or native) of all specimens, except 32 of the 282 herbarium specimens (11 %) that were too badly preserved to extract DNA. Few specimens (39) were collected before 1950, but they nevertheless indicate that the species was probably well established at that time in the Montreal region and in some remote areas like Abitibi, Anticosti, Gaspésie and Saguenay (Fig. 2.3). The oldest native common reed specimen was collected on the shore of a river in Restigouche (Gaspésie) in 1882. The oldest exotic (haplotype M) common reed specimen was collected at L'Islet, near Quebec City, in 1916. However, more than 92 % of the common reed specimens sampled before 1950 were native (Fig. 2.4).

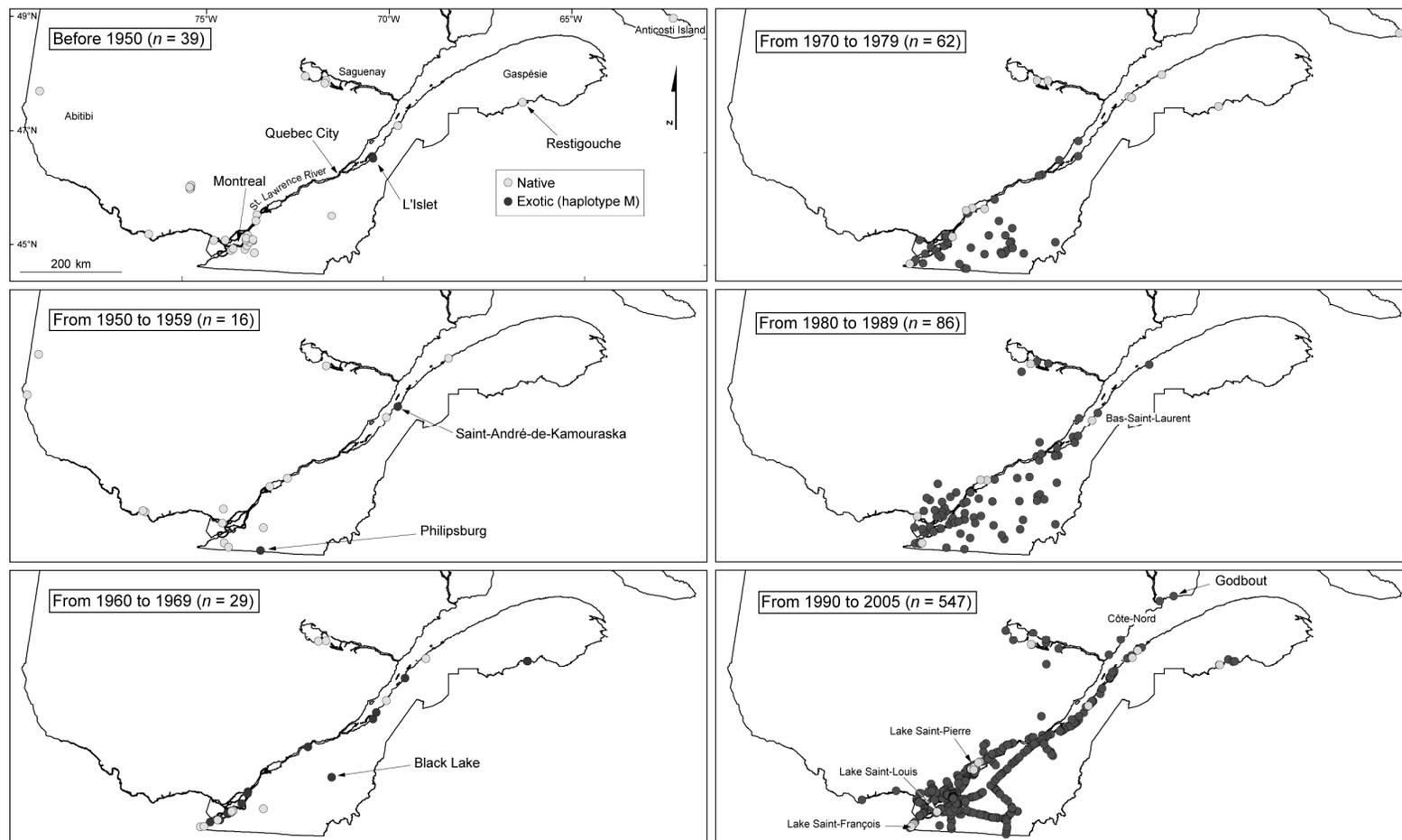


Figure 2.3 Location of common reed (*Phragmites australis*) specimens collected in Quebec (Canada) before 1950, from 1950 to 1959, from 1960 to 1969, from 1970 to 1979, from 1980 to 1989, and from 1990 to 2005, respectively. Genotypes (native or exotic) are differentiated. Place names cited in the text are indicated.

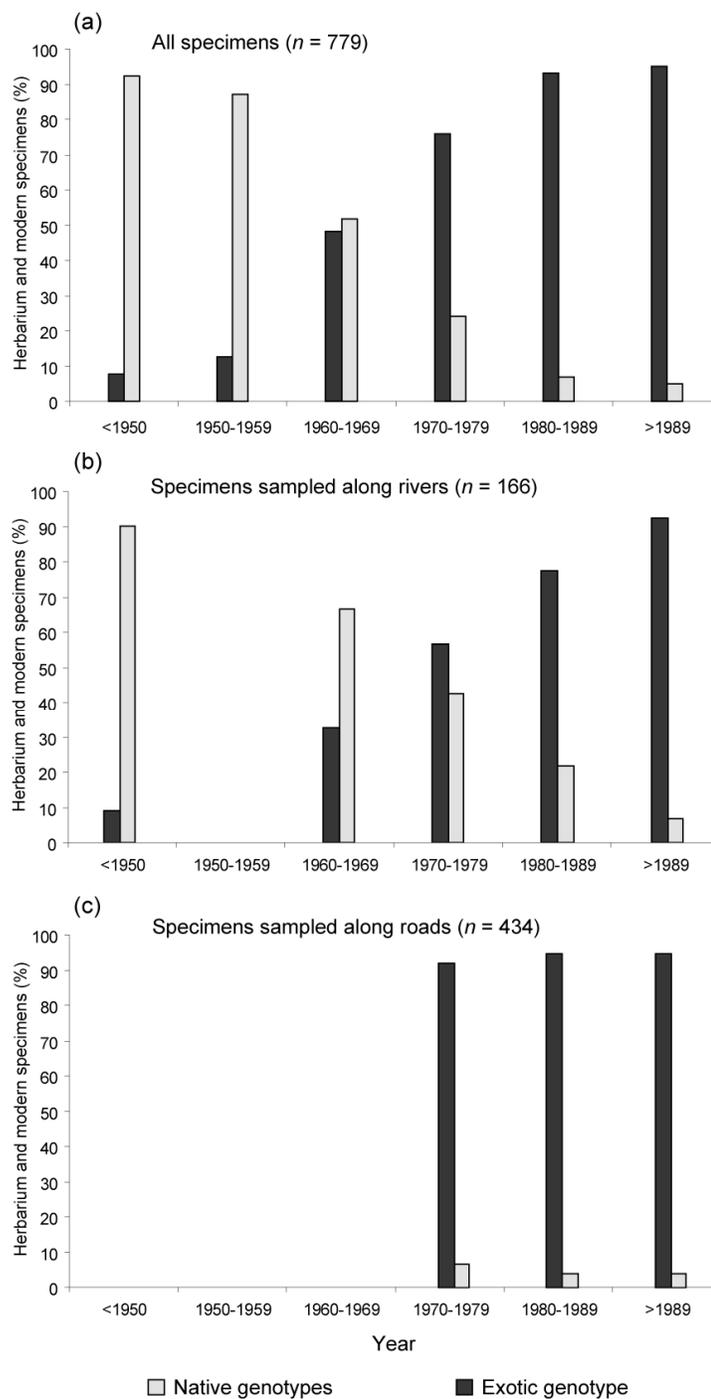


Figure 2.4 Proportion of common reed (*Phragmites australis*) specimens with the native or exotic genotype sampled in Quebec (Canada) before 1950, from 1950 to 1959, from 1960 to 1969, from 1970 to 1979, from 1980 to 1989, and from 1990 to 2005, respectively; all specimens sampled (a); specimens sampled only along rivers (b); specimens sampled only along roads (c). Two few specimens were collected along rivers in the 1950's (3) and along roads before the 1970's (5) to calculate reliable proportions.

From 1950 to 1959, few changes occurred in the spatial distribution of common reed in Quebec. Only two additional exotic colonies were sampled during this period, one at Philipsburg, near the United States border, in 1952, and the other along a road near L'Islet (Saint-André-de-Kamouraska) in 1955. The native genotype still dominated common reed colonies during this decade. This situation changed during the 1960's. Several new exotic colonies appeared, although almost exclusively along the St. Lawrence River. Only one exotic colony became established inland (Black Lake) in 1965. Approximately half of the common reed colonies sampled from 1960 to 1969 were exotic. However, the native genotype still dominated colonies established along rivers. The exotic common reed genotype spread inland mainly from the beginning of the 1970's. The specimens that were not collected along major water bodies were only found along roads, and were almost exclusively (93 %) exotic. Along rivers, the proportion of exotic colonies exceeded that of native colonies for the first time. The exotic common reed established in marshes of the St. Lawrence River with a salinity range extending from 0 to 24 ‰ (Bourget, 1997). The spread of the exotic genotype continued from 1980 to 2005. For the first time, the exotic common reed colonies were sampled in the Saguenay (1985) and Bas-Saint-Laurent (1987) regions. The northernmost exotic common reed colony found in Quebec was sampled at Godbout (Côte-Nord) along a road in 2004. From 1990 to 2005, 95 % of common reed colonies sampled (including the modern specimens collected for this study) were exotic. This proportion was almost as high for colonies sampled along rivers (93 %) as along roads (96 %). Only 26 native common reed colonies have been sampled since 2000 in Quebec: some in regions that are far from the provincial highway network (Bas-Saint-Laurent, Gaspésie, Saguenay), and others along the St. Lawrence River (Lake Saint-François, Lake Saint-Louis, Lake Saint-Pierre) in the southern part of the province. The invasion curve produced with all the exotic common reed herbarium specimens (Fig. 2.5) suggests a long lag (1916 – 1961) between the introduction of the exotic genotype and its spread through the province of Quebec. This lag may not be real, especially if the growth of the exotic common reed population increases exponentially (Crooks, 2005). However, the lag

remained even after a square-root transformation of data (the curve is still concave, and does not form a straight line), which strongly suggests that the prolonged lag is real, and not merely the representation of an inherent lag arising from dynamics early in the invasion process, when population sizes and occupied area are small (Crooks, 2005). It should be noted that the abrupt rise in the invasion curve (arithmetic scale) observed in 1985 is the result of the collection of a large number of common reed herbarium specimens to study chromosome numbers and reproductive aspects of several Quebec populations (Gervais *et al.*, 1993).

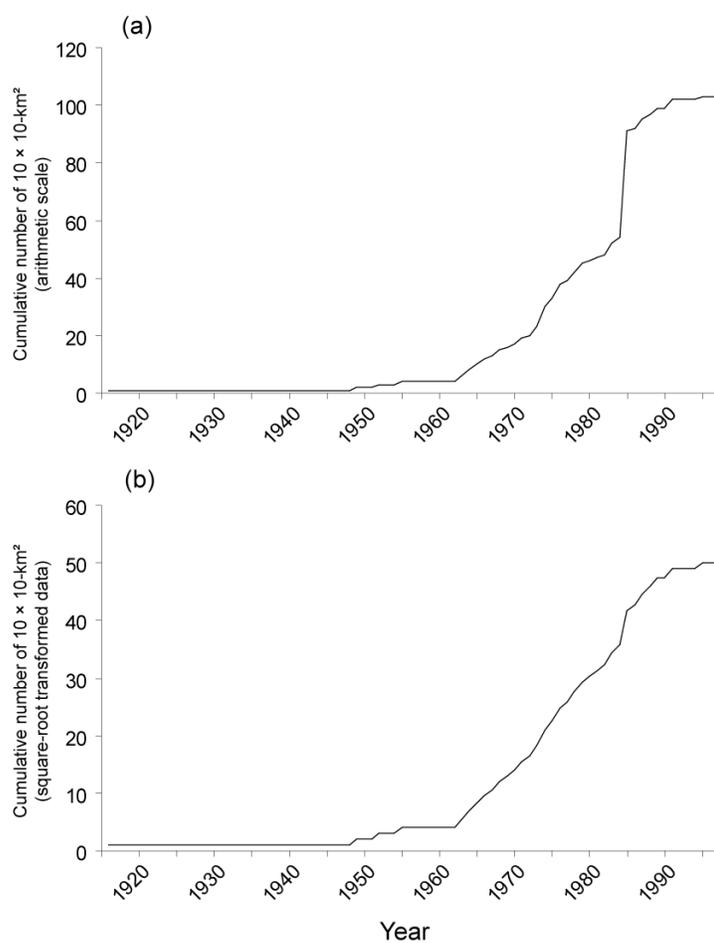


Figure 2.5 Invasion curves (*sensu* Pyšek & Prach 1993) of the exotic genotype (haplotype M) of common reed (*Phragmites australis*) in Quebec (Canada). Results are expressed as the cumulative number of 100-km² cells occupied by at least one herbarium specimen over time; arithmetic scale (a); square-root transformed data (b).

2.4 DISCUSSION

The exotic common reed genotype (haplotype M) has been present in Quebec since at least 1916, but it was rare prior to the 1970's and was almost exclusively restricted to the shores of the St. Lawrence River. The exotic genotype spread inland only after the beginning of the 1970's. In less than 20 years, a complete shift occurred, from the dominance of native genotypes to the dominance of the exotic genotype (haplotype M). Today, more than 95 % of common reed colonies found in Quebec are dominated by the haplotype M. It is especially abundant along roads, but colonies present in the marshes located along the St. Lawrence River are also dominated by the exotic genotype. Some native colonies still persist in regions located far from the highway network. However, the exotic common reed exists even there.

As with many other exotic plant species (Delisle *et al.*, 2003), the St. Lawrence River contributed to the spread of the exotic common reed genotype. However, there was a long lag (45 years: 1916 – 1961) between the first mention of the exotic common reed in Quebec and the spread of the genotype. This lag cannot be attributed to low levels of herbarium specimen collection because in Quebec the most intense collection periods of the 20th century were recorded between 1930 and 1940 and from 1950 to 1985 (Delisle *et al.*, 2003). Which factors triggered the spread of the genotype along the St. Lawrence River and, later, inland? Recent studies conducted in the wetlands of the St. Lawrence River have shown that low water levels greatly facilitate the establishment and growth of new common reed colonies in marshes (Hudon *et al.*, 2005). Common reed exhibits a wide tolerance to water level fluctuations, giving this species a competitive advantage over most other aquatic plant species (Chambers *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005, Pagter *et al.*, 2005). The water level of the St. Lawrence River was exceptionally low at the beginning of the 1960's. For instance, at Lake Saint-Pierre, the river flow was only about $6\,000 - 6\,100\text{ m}^3\text{s}^{-1}$, compared to a maximum of $20\,343\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ in 1976. Such low values were only reached twice from 1932 to 2001, i.e., in the mid-1930's and in the 1960's (Cantin & Bouchard, 2002). It is thus likely that the low water levels of

the 1960's contributed to the spread and establishment of common reed. Wetland disturbances may also be responsible for this phenomenon. From 1945 to 1976, more than 3 649 ha of wetlands were disturbed (drainage, dredged deposit, excavation, landfill) along the St. Lawrence River for agriculture, housing and road construction, and to create the St. Lawrence Seaway (Centre Saint-Laurent, 1996). Such disturbances may have contributed to the establishment of common reed colonies by spreading rhizome fragments and eliminating competition by other wetland plants. However, the link between local disturbance and common reed establishment or expansion in wetlands remains to be substantiated (Rice *et al.*, 2000, Bart & Hartman, 2003, Silliman & Bertness, 2004, Hudon *et al.*, 2005).

There is a striking coincidence between the inland expansion of the exotic genotype of common reed (initiated about 1965) and the development of the highway network in Quebec. Most highways of the province were built between 1964 and 1979 (Fig. 2.6). Today, the roadsides of these highways are highly invaded by the exotic genotype, especially in the Montreal area where common reed forms hedges several kilometres long (Jodoin, 2006). The creation of highly interconnected linear wetlands (road ditches) that extend over hundreds of kilometres, and the maintenance of the highway network (ditch digging, roadside mowing) probably contributed to the spread of common reed and to the improvement of growth conditions (more light, less competition) for the species (Maheu-Giroux & de Blois, 2005, 2007, Jodoin, 2006). Moreover, more than 700 000 tons of deicing salt are spread over Quebec roads every winter (Jodoin, 2006). High sodium levels may be observed up to 9 m from the highways (DiTommaso, 2004). The high salt tolerance of the haplotype M (Vasquez *et al.*, 2005) likely gives it a strong competitive advantage over other plants present in road ditches, such as cattails (*Typha* spp.).

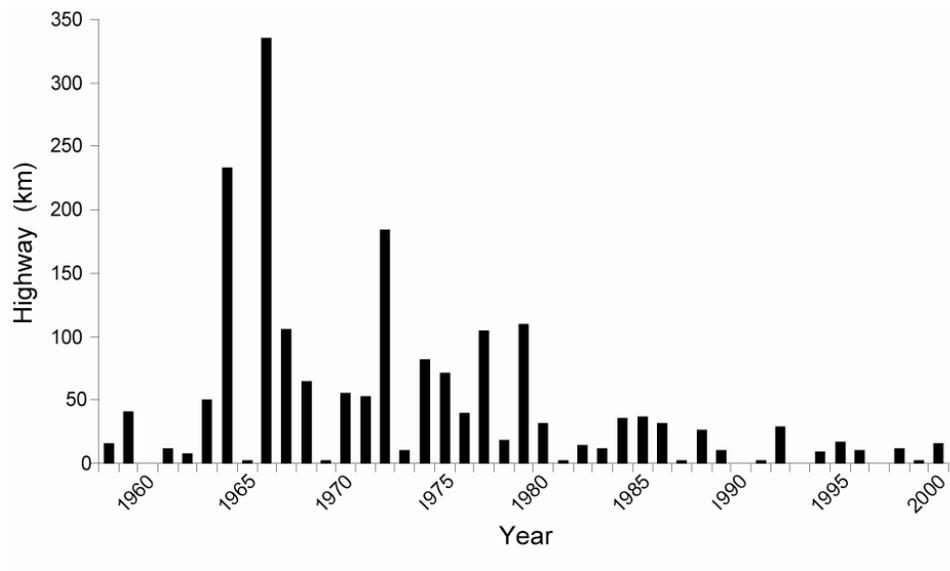


Figure 2.6 Length of the highway network constructed each year in Quebec (Canada) since the beginning of the construction program. Data (updated) from Ministère des Transports du Québec (1983).

2.5 CONCLUSION

The invasion history of the exotic common reed genotype in Quebec is a good example of a 'sleeper weed' phenomenon. A sleeper weed is an invasive plant that arrives in a region, naturalizes, and remains localized for some periods of time before the population suddenly increases and starts to spread and become seriously invasive (Groves, 2006). Our study provides evidence that in Quebec, the development of the highway network strongly contributed to the spread of the exotic genotype from populations established in riparian habitats. The case of the common reed in Quebec corroborates the fluctuating resource hypothesis of invasibility proposed by Davis *et al.* (2000), i.e., most plant invasions are caused by a change in the availability of a resource. In this case, the resource is a habitat (highways) forming long corridors, which suddenly became available to a plant species that was particularly well adapted to the harsh growth conditions characterizing roadsides. Our study highlights the increasing importance of roads for invasive plants, not only as conduits, but also as habitats (Pyšek & Prach, 1993, Gelbard & Belnap, 2003, Christen & Matlack, 2006, Wangen & Webster, 2006).

Moreover, it shows the usefulness of molecular techniques for reconstructing the spread of an invader. Without these techniques, the reconstruction of the invasions of exotic taxa would be impossible due to the lack of clear phenotypic differences between genotypes.

2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financially supported (grants to C. Lavoie and F. Belzile) by Environment Canada, the Ministère des Transports du Québec and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. We are grateful to Julien Beaulieu, Caroline Dufresne, Patricia Gagnon, Daniel Lachance and Annie Saint-Louis for field and laboratory assistance. Common reed leaf fragments from St. Lawrence River wetlands were kindly provided by Environment Canada (Martin Jean and Caroline Savage).

2.7 REFERENCES

- Bart, D. & Hartman, J.M. (2003) The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: new links to human activities. *Estuaries*, **26**, 436-443.
- Bertness, M.D., Ewanchuk, P.J. & Silliman, B.D. (2002) Anthropogenic modification of New England salt marsh landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 1395-1398.
- Bourget, E. (1997) *Les animaux littoraux du Saint-Laurent*. Presses de l'Université Laval, Quebec City.
- Bryan, M.B., Zalinski, D., Filcek, K.B., Libants, S., Li, W. & Scribner, K.T. (2005) Patterns of invasion and colonization of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in North America as revealed by microsatellite genotypes. *Molecular Ecology*, **14**, 3757-3773.
- Cantin, J.-F. & Bouchard, A. (2002) *L'évolution des niveaux et débits du fleuve. Suivi de l'état du Saint-Laurent*, Saint-Laurent Vision 2000, Sainte-Foy.
- Centre Saint-Laurent (1996) *Rapport-synthèse sur l'état du Saint-Laurent. Volume 2. L'état du Saint-Laurent*. Environnement Canada and Éditions Multimondes, Montreal.

- Chambers, R.M., Meyerson, L.A. & Saltonstall, K. (1999) Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetlands of North America. *Aquatic Botany*, **64**, 261-273.
- Chambers, R.M., Osgood, D.T., Bart, D.J. & Montalto, F. (2003) *Phragmites australis* invasion and expansion in tidal wetlands: interactions among salinity, sulfide, and hydrology. *Estuaries*, **26**, 398-406.
- Christen, D. & Matlack, G. (2006) The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology*, **20**, 385-391.
- Commission de toponymie du Québec (2005) *Topos sur le web*. Commission de toponymie du Québec, Québec. <http://www.toponymie.gouv.qc.ca/topos.htm>
- Crooks, J.A. (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, **12**, 316-329.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**, 528-534.
- Delisle, F., Lavoie, C., Jean, M. & Lachance, D. (2003) Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, **30**, 1033-1042.
- DiTommaso, A. (2004) Germination behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Science*, **52**, 1002-1009.
- Downie, D.A. (2002) Locating the sources of an invasive pest, grape phylloxera, using a mitochondrial DNA gene genealogy. *Molecular Ecology*, **11**, 2013-2026.
- Edwards, K., Johnstone, C. & Thompson, C. (1991) A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. *Nucleic Acids Research*, **19**, 1349.
- ESRI (2005) *ArcGIS, version 9.1*. ESRI Inc., Redlands.
- Galatowitsch, S.M., Anderson, N.O. & Ascher, P.D. (1999) Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands*, **19**, 733-755.
- Gelbard, J.L. & Belnap, J. (2003) Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, **17**, 420-432.

- Genton, B.J., Shykoff, J.A. & Giraud, T. (2005) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology*, **14**, 4275-4285.
- Gervais, C., Trahan, R., Moreno, D. & Drolet, A.-M. (1993) Le *Phragmites australis* au Québec: distribution géographique, nombres chromosomiques et reproduction. *Canadian Journal of Botany*, **71**, 1386-1393.
- Groves, R.H. (2006) Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica*, **148**, 111-120.
- Hudon, C., Gagnon, P. & Jean, M. (2005) Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, **12**, 347-357.
- Jodoin, Y. (2006) *Le roseau commun (Phragmites australis) en bordure des autoroutes du Québec: une étude génétique et biogéographique*. M.Sc. Thesis, École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional, Université Laval, Quebec City.
- Keller, B.E.M. (2000) Plant diversity in *Lythrum*, *Phragmites*, and *Typha* marshes, Massachusetts, U.S.A. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 391-401.
- Lathrop, R.G., Windham, L. & Montesano, P. (2003) Does *Phragmites* expansion alter the structure and function of marsh landscapes? Patterns and processes revisited. *Estuaries*, **26**, 423-435.
- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F. & Létourneau, G. (2003) Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, **30**, 537-549.
- League, M.T., Colbert, E.P., Seliskar, D.M. & Gallagher, J.L. (2006) Rhizome growth dynamics of native and exotic haplotypes of *Phragmites australis* (common reed). *Estuaries and Coasts*, **29**, 269-276.
- Maheu-Giroux, M. & de Blois, S. (2005) Mapping the invasive species *Phragmites australis* in linear wetland corridors. *Aquatic Botany*, **83**, 310-320.
- Maheu-Giroux, M. & de Blois, S. (2007) Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology*, **22**, 285-301.
- Mal, T.K. & Narine, L. (2004) The biology of Canadian weeds. 129. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 365-396.

- Mclvor, L., Maggs, C.A., Provan, J. & Stanhope, M.J. (2001) *rbcl* sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology*, **10**, 911-919.
- Meyerson, L.A., Saltonstall, K., Windham, L., Kiviat, E. & Findlay, S. (2000) A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 89-103.
- Minchinton, T.E. (2002) Precipitation during El Niño correlates with increasing spread of *Phragmites australis* in New England, USA, coastal marshes. *Marine Ecology Progress Series*, **242**, 305-309.
- Minchinton, T.E. & Bertness, M.D. (2003) Disturbance-mediated competition and the spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Ecological Applications*, **13**, 1400-1416.
- Minchinton, T.E., Simpson, J.C. & Bertness, M.D. (2006) Mechanisms of exclusion of native coastal marsh plants by an invasive grass. *Journal of Ecology*, **94**, 342-354.
- Ministère des Transports du Québec (1983) *Les autoroutes du Québec. Dates de construction ou de mise en service*. Ministère des Transports du Québec, Quebec City.
- Orson, R.A. (1999) A paleoecological assessment of *Phragmites australis* in New England tidal marshes: changes in plant community structure during the last few millennia. *Biological Invasions*, **1**, 149-158.
- Orson, R.A., Warren, R.S. & Niering, W.A. (1987) Development of a tidal marsh in a New England river valley. *Estuaries*, **10**, 20-27.
- Pagter, M., Bragato, C. & Brix, H. (2005) Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, **81**, 285-299.
- Pederson, D.C., Peteet, D.M., Kurdyla, D. & Guilderson, T. (2005) Medieval Warming, Little Ice Age, and European impact on the environment during the last millennium in the lower Hudson Valley, New York, USA. *Quaternary Research*, **63**, 238-249.
- Pyšek, P. & Prach, K. (1993) Plant invasion and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography*, **20**, 413-420

- Rice, D., Rooth, J. & Stevenson, J.C. (2000) Colonization and expansion of *Phragmites australis* in upper Chesapeake Bay tidal marshes. *Wetlands*, **20**, 280-299.
- Rooth, J.E., Stevenson, J.C. & Cornwell, J.C. (2003) Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: the role of litter. *Estuaries*, **26**, 475-483.
- Saltonstall, K. (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Saltonstall, K. (2003) A rapid method for identifying the origin of North American *Phragmites* populations using RFLP analysis. *Wetlands*, **23**, 1043-1047.
- Scotti, I., Vendramin, G.G., Matteotti, L.S., Scarponi, C., Sari-Gorla, M. & Binelli, G. (2000) Postglacial recolonization routes for *Picea abies* K. in Italy as suggested by the analysis of sequence-characterized amplified region (SCAR) markers. *Molecular Ecology*, **9**, 699-708.
- Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2004) Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes. *Conservation Biology*, **18**, 1424-1434.
- Vasquez, E.A., Glenn, E.P., Brown, J.J., Guntenspergen, G.R. & Nelson, S.G. (2005) Salt tolerance underlies the cryptic invasion of North American salt marshes by an introduced haplotype of the common reed *Phragmites australis* (Poaceae). *Marine Ecology Progress Series*, **298**, 1-8.
- Wangen, S.R. & Webster, C.R. (2006) Potential for multiple lag phases during biotic invasions: reconstructing an invasion of the exotic tree *Acer platanoides*. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 258-268.
- Wilcox, K.L., Petrie, S.A., Maynard, L.A. & Meyer, S.W. (2003) Historical distribution and abundance of *Phragmites australis* at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, **29**, 664-680.
- Windham, L. & Meyerson, L.A. (2003) Effects of common reed (*Phragmites australis*) expansions on nitrogen dynamics of tidal marshes of the Northeastern U.S. *Estuaries*, **26**, 452-464
- Wüster, W., Ferguson, J.E., Quijada-Mascareñas, J.A., Pook, C.E., Salomão, M.D.G. & Thorpe, R.S. (2005) Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology*, **14**, 1095-1108.

Chapitre III

Quels sont les facteurs qui facilitent l'implantation du roseau commun (*Phragmites australis*) exotique le long des routes du sud du Québec ?

3 QUELS SONT LES FACTEURS QUI FACILITENT L'IMPLANTATION DU ROSEAU COMMUN (*PHRAGMITES AUSTRALIS*) EXOTIQUE LE LONG DES ROUTES DU SUD DU QUÉBEC ?

RÉSUMÉ

En Amérique du Nord, les populations de roseau commun (*Phragmites australis*) ont connu une grande expansion depuis une centaine d'années, à la suite de l'introduction d'un génotype exotique (eurasiatique) très compétitif. Cette invasion biologique constitue un problème environnemental important, car les marais envahis par le roseau deviennent peu propices au développement d'une flore et d'une faune diversifiées. Le Québec est affecté par ce phénomène, mais surtout depuis le début des années 1960, c'est-à-dire à partir du moment où la propagation du roseau a été facilitée par l'expansion du réseau routier. Si on connaît relativement bien quels sont les principaux corridors de dissémination qu'utilise le génotype exotique du roseau dans la province (les rivières et, surtout, les routes), on sait peu de choses sur les structures du paysage qui favorisent sa propagation ou son établissement le long du système routier sillonnant une région. Dans ce travail, nous avons recensé les populations de roseau le long des routes d'une grande région du sud du Québec (1 400 km²), puis élaboré des modèles de régression logistique afin de circonscrire les principaux facteurs qui influencent leur répartition. La hiérarchie de la route est la variable la plus influente des modèles, quelque soit le type de paysage considéré (ouvert ou boisé). Les routes qui traversent des dépôts de surface à mauvais drainage (organiques et argileux) sont également plus susceptibles d'héberger du roseau que les routes qui traversent des dépôts à drainage rapide (rocs, tills, sables). Ainsi, plus une route est importante (largeur, entretien, trafic routier), plus la probabilité d'y trouver du roseau sur ses berges ou dans ses fossés de drainage est élevée, particulièrement lorsqu'elle est située sur des dépôts de surface mal drainés. Cette étude montre aussi que l'emprise d'une route large reçoit davantage d'énergie lumineuse, ce qui

favorise d'autant une espèce héliophile comme le roseau. L'influence négative d'un boisé sur le roseau (son ombrage) est donc minimisée lorsqu'il est traversé par une route large. Une stratégie qui pourrait être efficace pour empêcher le roseau de se propager davantage le long des routes serait donc de limiter le plus possible son accès à la lumière, soit en maintenant des lisières boisées en bordure des axes routiers, soit en favorisant la plantation d'arbustes compétitifs près des fossés de drainage.

3.1 INTRODUCTION

Les efforts déployés récemment par les chercheurs dans les domaines de l'écologie du paysage et de l'écologie des invasions ont permis de mieux comprendre les mécanismes de dissémination des espèces envahissantes au sein des écosystèmes (Kolar & Lodge, 2001, With, 2002, Richardson & Pyšek, 2006). Malgré cela, les invasions par des espèces végétales restent difficiles à expliquer étant donné les interactions complexes qui existent, d'une part, entre les espèces envahissantes et leurs compétiteurs ou ennemis potentiels et, d'autre part, entre les envahisseurs et les facteurs abiotiques de l'environnement dans lequel ils prolifèrent. Quelques modèles statistiques récents sont néanmoins parvenus à identifier les facteurs environnementaux qui ont une certaine influence sur la répartition spatiale d'un, voire de plusieurs envahisseurs (Charbonneau & Fahrig, 2004, Foxcroft *et al.*, 2004, Deckers *et al.*, 2005, Stephenson *et al.*, 2006, Jodoin *et al.*, 2008). Cela dit, beaucoup reste à faire dans ce domaine, notamment pour développer des modèles applicables à plusieurs espèces.

Le roseau commun (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud ; Poaceae) est une des espèces végétales pour lesquelles le développement de modèles prédictifs de répartition spatiale serait particulièrement pertinent, car il s'agit de l'une des plantes les plus envahissantes du continent nord-américain. Le roseau est une espèce héliophile qui colonise principalement les milieux humides ou les plaines inondables. Il est cependant plus résistant à la sécheresse que la plupart des autres plantes de marais (Chambers *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005, Pagter *et al.*,

2005), ce qui lui permet de coloniser aussi des milieux plus secs. Le roseau a toujours été présent en Amérique du Nord, mais jusqu'au début du 20^e siècle, il n'était pas particulièrement abondant (Orson, 1999). Ce n'est que par la suite que le roseau s'est rapidement répandu dans les marais d'eau douce (Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005), d'eau saumâtre (Windham & Lathrop, 1999, Meyerson *et al.*, 2000, Minchinton & Bertness, 2003, Philipp & Field, 2005) et d'eau salée (Burdick *et al.*, 2001, Bart & Hartman, 2003). Cette invasion coïncide avec l'introduction d'un génotype eurasiatique de roseau (haplotype M) dans plusieurs ports de l'Atlantique vers le milieu du 19^e siècle, génotype qui s'est par la suite rapidement répandu dans tout le continent (Saltonstall, 2002). Les invasions de l'haplotype M du roseau ont souvent des conséquences négatives sur la diversité des plantes et animaux des marais et peuvent modifier de manière significative les fonctions écologiques des terres humides (Keller, 2000, Meyerson *et al.*, 2000, Rooth *et al.*, 2003, Windham & Meyerson, 2003, Mal & Narine, 2004, Silliman & Bertness, 2004, Minchinton *et al.*, 2006).

L'haplotype M du roseau commun a été introduit au Québec (c'est-à-dire à la limite nord-est de la répartition de l'espèce sur le continent nord-américain) vers 1916 près du fleuve Saint-Laurent. Il s'est ensuite répandu au sein du paysage québécois à partir des années 1960 à la suite du développement et de l'amélioration (pavage) du réseau routier de la province (Lelong *et al.*, 2007). Le réseau routier semble en effet avoir joué un rôle important dans la propagation de l'envahisseur en agissant comme corridor de dissémination et comme habitat propice à l'établissement et à l'expansion des colonies de roseau (Lelong *et al.*, 2007, Maheu-Giroux & de Blois, 2007, Jodoin *et al.*, 2008). Les fossés de drainage bordant les routes forment de véritables milieux humides linéaires propices à la croissance du roseau, d'autant plus qu'au Québec, les fossés reçoivent une grande quantité de sels de déglacage acheminés par les eaux de fonte de la neige et de la glace (Jodoin *et al.*, 2008). Or, l'haplotype M du roseau est particulièrement compétitif en présence de sel (Vasquez *et al.*, 2005).

Si on connaît relativement bien quels sont les principaux corridors de dissémination qu'utilise l'haplotype M du roseau commun (les rivières et, surtout, les routes), on sait peu de choses sur les structures du paysage qui favorisent la propagation ou l'établissement du roseau le long du système routier sillonnant une région. Le roseau est certes très abondant en bordure des routes, mais il n'y en a pas partout ; certains tronçons routiers sont totalement dénués de roseau. En l'occurrence, quels sont les facteurs environnementaux qui facilitent ou freinent la dissémination du roseau le long des fossés bordant les routes ? Dans ce travail, nous testerons l'hypothèse selon laquelle les routes d'un paysage seront d'autant plus envahies par l'haplotype M de roseau qu'on trouvera dans ce paysage abondance de structures favorisant un grand ensoleillement, le roseau tolérant très peu l'ombre (Haslam, 1972). De manière plus précise, le roseau devrait être plus abondant le long des routes d'un paysage déboisé (champs agricoles) que dans celles traversant un paysage forestier. Les routes très larges traversant des boisés devraient aussi être plus envahies par le roseau que les routes étroites, car plus ensoleillées. Par contre, la largeur de la route ou son orientation ne devraient pas avoir une grande influence en milieu agricole puisqu'aucun arbre n'y obstrue la lumière.

3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.2.1 Aire d'étude

L'aire d'étude (Fig. 3.1) qui a été utilisée pour tester les hypothèses de ce travail correspond à la région du Haut-Saint-Laurent et est située au sud-ouest de la province du Québec (Canada), près de Montréal, c'est-à-dire là où une bonne partie des berges et des fossés de drainage des routes est envahie par le roseau commun (Jodoin *et al.*, 2008). Elle est délimitée au sud par la frontière avec l'état de New York (États-Unis), au nord et à l'ouest par le fleuve Saint-Laurent et à l'est par les routes régionales 205 et 219. La superficie totale de l'aire d'étude est de 1 400 km². On trouve dans la plaine bordant le fleuve Saint-Laurent un paysage plus ou moins homogène dominé par l'agriculture, avec ça et là quelques parcelles forestières ou tourbeuses (Bouchard & Domon, 1997). Ces parcelles couvrent

environ 17 % de la superficie de la plaine. Près de la frontière américaine, le paysage est plus hétérogène, plus vallonné et dominé par les boisés (60 % de la superficie). Un important réseau de routes (longueur totale : 1 180 km) est présent au sein de l'aire d'étude. Le réseau routier est particulièrement diversifié : 9 % de la longueur totale du réseau est constitué de routes nationales pavées (routes 132 et 138), 21 % de routes régionales pavées (routes 201, 202, 203, 205, 209, 219 et 236), 64 % de routes locales pavées et 6 % de routes locales non pavées (Fig. 3.1). Environ 18 % de la longueur totale du réseau routier traverse des boisés. Les dépôts de surface (Fig. 3.2) sont assez variés au sein de l'aire d'étude (Tremblay *et al.*, 2005). Les dépôts meubles de l'ancienne mer de Champlain (argiles marines) se trouvent coincés entre des dépôts meubles de l'ancien lac Lampsilis (sédiments fins lacustres et sédiments littoraux plus grossiers) et des dépôts meubles glaciaires (tills bien drainés).

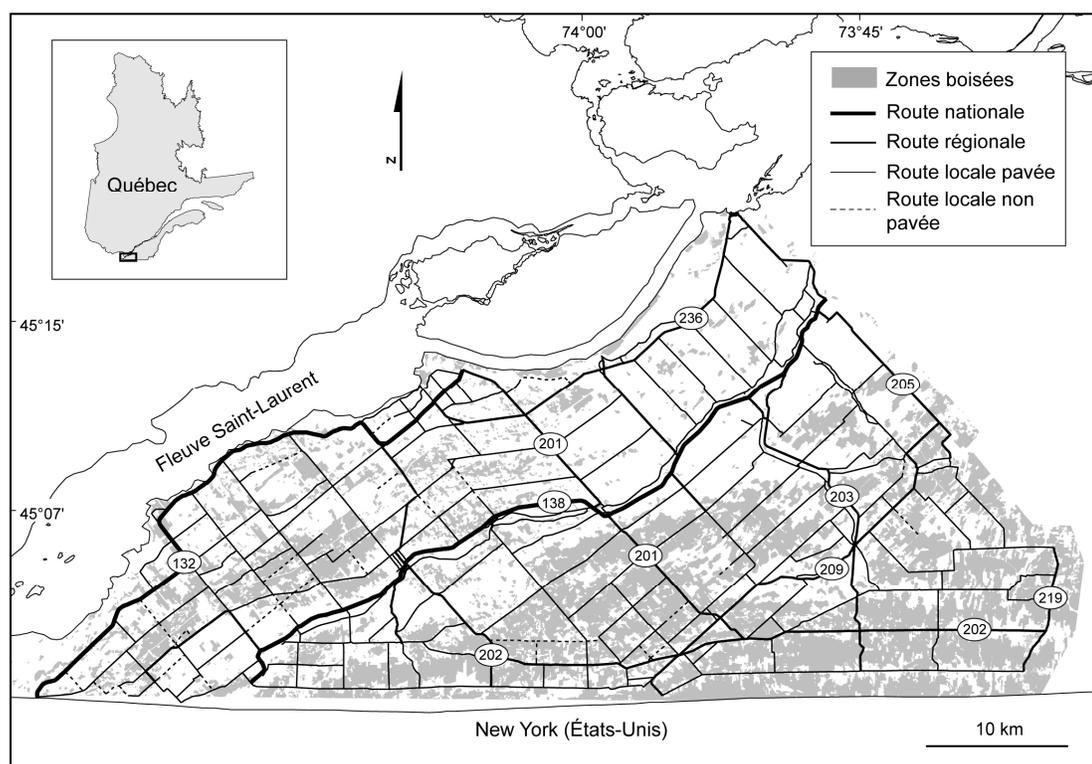


Figure 3.1 Carte de l'aire d'étude, qui correspond à peu près au territoire couvert par la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada). Le type de route est indiqué, ainsi que leur numéro pour les routes nationales et régionales. Les zones boisées sont aussi illustrées.

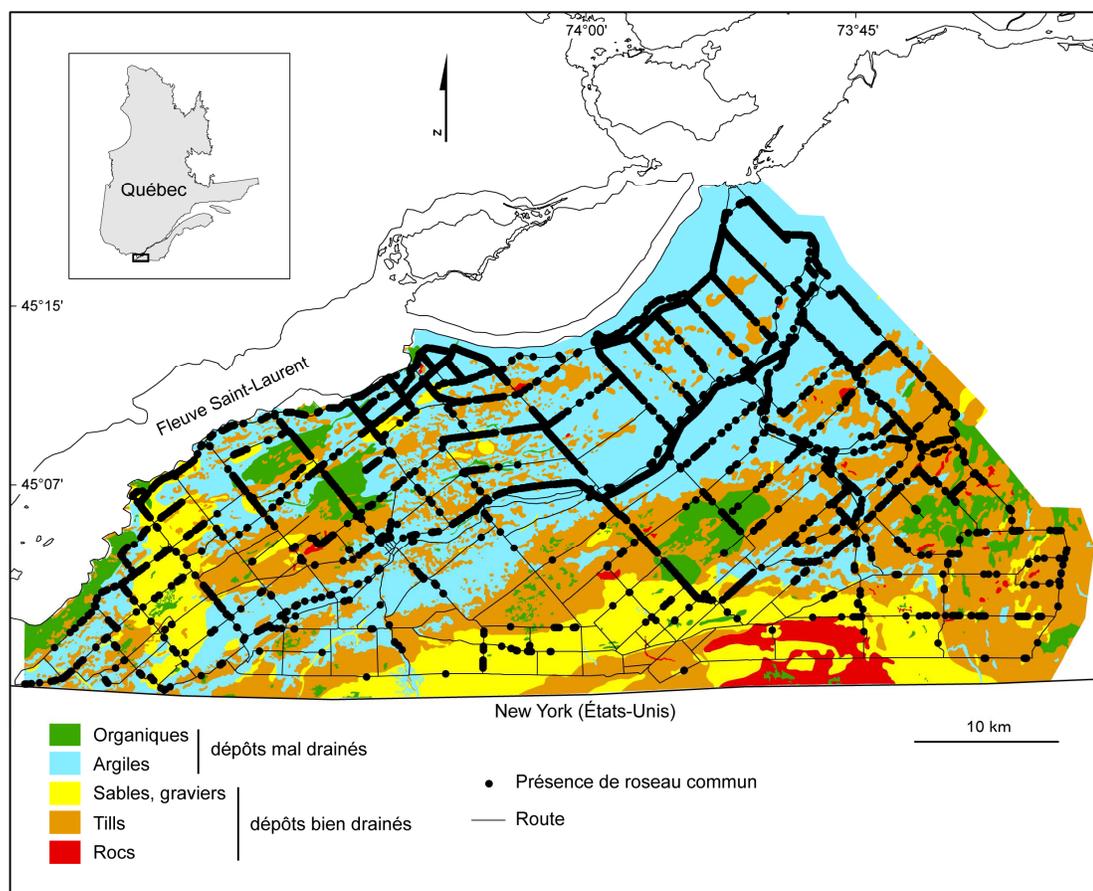


Figure 3.2 Carte des dépôts de surface de l'aire d'étude (adaptée de Tremblay *et al.*, 2005), située dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada). Les points de présence du roseau commun le long des routes sont indiqués.

3.2.2 Cartographie du roseau commun

Nous avons effectué la cartographie des colonies de roseau commun présentes le long de toutes les routes de l'aire d'étude à la fin juillet – début août des étés 2004 et 2005. Sur le territoire québécois, la quasi-totalité (95 – 99 %) des colonies de roseau en bordure des routes est exotique (haplotype M ; Lelong *et al.*, 2007, Jodoin *et al.*, 2008). Les colonies de roseau ont été détectées par une équipe de trois personnes circulant dans un véhicule roulant à une vitesse inférieure à 80 km h^{-1} . La première personne se concentrait uniquement sur la conduite du véhicule. La seconde repérait à l'œil les colonies de roseau des deux côtés de la route et la troisième manipulait le système de positionnement géographique

(SPG²) nécessaire à l'enregistrement des données. Le SPG utilisé avait une précision d'environ 5 m.

Lorsque le véhicule passait devant une colonie, l'observateur signalait à la personne en charge du SPG sa présence. Une coordonnée géographique était alors enregistrée par le SPG. En présence d'une colonie très étendue, la personne en charge du SPG enregistrait une coordonnée à toutes les secondes, et ce, tant et aussi longtemps que le véhicule défilait devant la colonie. La présence de la colonie était donc enregistrée à plusieurs reprises, mais en des endroits distincts, puisque le véhicule était en mouvement. Toutes les coordonnées géographiques de roseau recensées sur le terrain ont été transférées dans un système d'information géographique (SIG), soit dans le logiciel MapInfo Professional® (MapInfo Corporation, 2005).

Puisque le véhicule ne pouvait pas toujours rouler à vitesse constante et que le temps de réaction de l'observateur et de la personne en charge du SPG était variable, nous avons procédé à une uniformisation des coordonnées géographiques enregistrées sur le terrain en créant une base de données à espacement systématique. Pour générer cette base de données, nous avons d'abord calculé la valeur médiane de la distribution des distances entre les points de présence du roseau commun enregistrés sur le terrain (26 m). La médiane a été préférée à la moyenne car cette statistique est moins influencée par les valeurs extrêmes. Par la suite, des points de référence ont été systématiquement générés de manière automatique à tous les 26 m le long de toutes les routes dans le SIG ($N = 45\,299$). Une zone d'influence de 13 m (soit la moitié de la valeur médiane de 26 m) a été créée autour de chaque point de référence et de chaque point de présence du roseau. Lorsqu'il y avait superposition des deux types de zone d'influence, alors une valeur de présence de roseau était attribuée au point de référence. Dans le cas contraire, une valeur d'absence était plutôt attribuée.

² Aussi appelé en anglais *Global Positioning System* (GPS).

3.2.3 Variables pouvant expliquer la présence du roseau commun

Pour développer un modèle expliquant la présence du roseau commun le long des routes, nous avons créé des variables indépendantes dans le SIG à l'aide de cartes topographiques numériques au 1 : 50 000 (Géomatique Canada, 2003) et d'une carte numérique des dépôts de surface au 1 : 100 000 (Tremblay *et al.*, 2005). La première variable créée fut la hiérarchie de la route. Les routes ont été classées par ordre d'importance (route nationale pavée, ou route "100", route régionale pavée, ou route "200", route locale pavée, route locale non pavée) en suivant la classification du Ministère des Transports du Québec (2004). Dans les faits, plus une route est importante, plus son emprise (chaussée, accotements, fossés et berges) est large, et donc ensoleillée. Dans la région d'étude, les emprises des routes nationales ont une largeur moyenne de 34 m. Elle est de 22 m pour les routes régionales et de 17 m pour les routes locales (B. Gagnon, Ministère des Transports du Québec, comm. pers.). Comme la circulation est plus intense sur les routes nationales, on y épand aussi davantage de sels de déglçage en hiver. Par exemple, dans la région d'étude, 26 tonnes de sel par kilomètre sont épandues chaque hiver sur les routes nationales et 16 tonnes sur les routes régionales. Au Québec, l'épandage hivernal de sel est dicté par le débit journalier moyen des véhicules, et peut varier de trois tonnes de sel (par kilomètre) pour les routes où circulent moins de 500 véhicules par jour à 69 tonnes pour les routes avec débit journalier supérieur à 75 000 véhicules (B. Gagnon, Ministère des Transports du Québec, comm. pers.).

La deuxième variable créée fut l'orientation de la route. Tous les segments de route ont été classés en fonction de l'orientation de leur axe, plus ou moins 22,5° (nord – sud, est – ouest, nord-ouest – sud-est et nord-est – sud-ouest). Ce facteur peut avoir une influence sur la luminosité car en milieu boisé, la durée et la quantité de l'ombre portée dépendent principalement de la hauteur de l'écran (les arbres) et de l'orientation de la trouée linéaire formée par la route (Bogren, 1991).

La troisième variable créée fut la variable caractérisant l'ouverture du paysage traversé par la route. Elle comprend trois catégories, soit le paysage 1) ouvert

(route bordée de part et d'autre de champs cultivés, de pâturages ou de jeunes friches), 2) semi-ouvert (route bordée d'un champ cultivé, d'un pâturage ou d'une jeune friche d'un côté et d'un boisé de l'autre) ou 3) fermé (route bordée de boisés de part et d'autre).

Enfin, la quatrième et dernière variable créée fut le drainage des dépôts de surface traversés par les routes. Les dépôts présents dans l'aire d'étude ont été répartis dans deux catégories de drainage (dépôts bien drainés ou mal drainés) en fonction d'une classification proposée par Robitaille & Allard (1996) et Tremblay *et al.* (2005). Les dépôts bien drainés comprennent les dépôts minéraux à texture grossière (sables, graviers), les tills et les rocs. Les dépôts mal drainés comprennent les dépôts organiques et les dépôts minéraux à texture fine (argiles).

3.2.4 Analyse statistique des données

Pour expliquer la répartition du roseau commun le long des routes du Haut-Saint-Laurent, nous avons élaboré des modèles de régression logistique binaire (Hosmer & Lemeshow, 2000). La variable dépendante utilisée dans les modèles est en effet binaire (présence ou absence du roseau). Les variables explicatives sont pour leur part nominales catégorielles (hiérarchie de la route, orientation de la route, ouverture du paysage) ou binaire (drainage des dépôts de surface).

L'autocorrélation spatiale doit être prise en considération dans les modèles de régression afin de vérifier le postulat d'indépendance des observations (Smith, 1994). L'indice I de Moran, un indicateur de l'autocorrélation spatiale, a été calculé à l'aide du module MapStat[®] du SIG MapInfo Professional[®] (Thériault, 2006). L'indice I de Moran a montré un fort degré d'autocorrélation spatiale entre les points de présence ou d'absence de roseau commun dans le Haut-Saint-Laurent (I de Moran moyen de 0,430 ; Fig. 3.3a), ce qui n'étonne guère compte tenu du mode de propagation végétatif (rhizomes, stolons) qui est prépondérant à l'échelle locale chez cette espèce (Mal & Narine, 2004). Afin de minimiser les perturbations associées à l'autocorrélation spatiale lors du test de signification du coefficient de régression logistique, nous nous sommes servis de la technique du *bootstrap*

(Efron, 1979). Nous avons, dans un premier temps, sous-échantillonné la base de données ($N = 45\,299$) en tirant au hasard un échantillon de très petit effectif (5 % des points de la base de données ; $n = 2\,265$). L'autocorrélation spatiale dans ce sous-échantillon est plus faible (I de Moran moyen de 0,396 pour une portée de 500 m ; Fig. 3.3b) car il est moins probable d'y trouver deux points identiques en terme de présence-absence qui se voient, donc qui sont séparés par une distance de 26 m. Dans un deuxième temps, nous avons effectué une régression logistique binaire avec ce sous-échantillon pour circonscrire les variables explicatives. Afin de palier la perte d'information générée par l'utilisation d'un sous-échantillon de taille réduite, la même opération a été répétée 1 000 fois, avec remise du sous-échantillon précédemment utilisé dans la base de données à chaque opération. Cela a notamment permis d'estimer la distribution d'échantillonnage de chaque coefficient de régression logistique.

Dans un troisième temps, nous avons déterminé la distribution d'échantillonnage des données résultant des 1 000 régressions logistiques binaires. Nous avons donc élaboré un premier modèle de régression logistique binaire global avec la méthode du *bootstrap* afin d'obtenir des coefficients de régression logistique (B) avec moindre biais dû à l'autocorrélation spatiale des données locales et pour lesquels l'ajustement selon le test d'Hosmer et Lemeshow (2000) est amélioré. Nous avons également calculé les rapports de cote qui sont en lien direct avec la probabilité d'observer du roseau commun dans la catégorie d'une variable spécifique comparée à une catégorie de référence. Si le rapport de cote est plus grand que 1, la probabilité d'observer du roseau dans la catégorie spécifique est plus élevée que celle associée à la catégorie de référence. Si au contraire le rapport de cote est plus petit que 1, la probabilité associée à la catégorie spécifique est inférieure à celle de la catégorie de référence. Pour identifier la catégorie de référence des variables explicatives nominales de ce modèle, nous avons utilisé la méthode de contraste par déviation car elle permet de déterminer l'effet d'une catégorie particulière par rapport à l'effet global des autres catégories d'une variable explicative, ce qui facilite beaucoup l'interprétation des résultats (Menard, 1995).

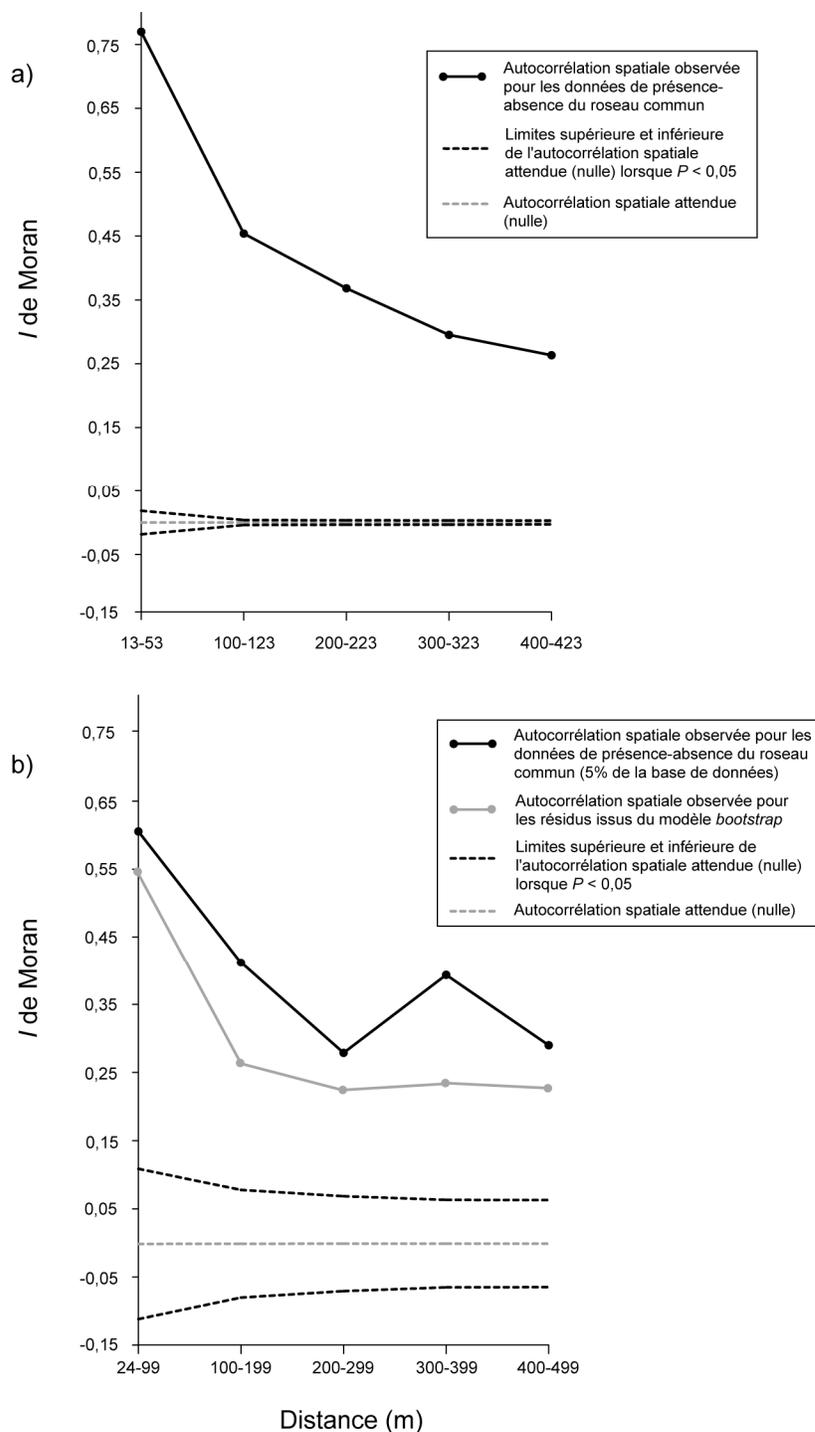


Figure 3.3 Corrélogrammes d'autocorrélation spatiale présentant les valeurs de l'indice I de Moran par intervalle de distance pour a) toutes les observations de présence ou d'absence de roseau commun ($N = 45\ 299$) dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) et pour b) un sous-échantillon de 5 % de la base de données issu du modèle avec *bootstrap* ($n = 2\ 265$), ainsi que pour les résidus centrés-réduits issus du modèle avec *bootstrap*.

Afin de préciser les effets des variables explicatives sur la variable dépendante selon l'ouverture du milieu, nous avons effectué deux autres modèles de régression logistique binaire, l'un ne prenant en compte que les observations situées dans les milieux ouverts et l'autre que les observations situées dans les milieux fermés. Afin de simplifier l'interprétation de ces modèles, les points de présence ou d'absence de roseau commun avec paysage semi-ouvert ont donc été exclus. De plus, toujours dans un souci de simplification, la variable catégorielle *hiérarchie de la route* a été transformée en variable binaire. On a donc formé un groupe avec les routes nationales et régionales, et un autre groupe avec les routes locales pavées et non pavées. Le modèle de présence-absence du roseau dans les milieux ouverts ayant un nombre d'observations très élevé ($n = 33\,546$), nous avons pu utiliser la technique du *bootstrap* pour effectuer les analyses (sous-échantillons avec 5 % de la base de données ; $n = 1\,677$). Le modèle de présence-absence du roseau dans les milieux fermés a pour sa part été élaboré sans *bootstrap*, donc avec la totalité des observations ($n = 3\,379$). Le faible effectif de quelques combinaisons de catégories ne permettait pas, en effet, l'utilisation de cette procédure statistique. Enfin, de manière à mesurer un éventuel effet marginal combiné de la hiérarchie et de l'orientation de la route (deux facteurs qui influencent l'ensoleillement des fossés de drainage en milieu fermé), nous avons ajouté dans le modèle une variable explicative d'interaction obtenue par le produit des deux attributs.

Pour faciliter l'interprétation des résultats, nous nous sommes servis des deux derniers modèles (ceux effectués avec les données issues des milieux ouverts et des milieux fermés) pour construire des tableaux croisés présentant les rapports de cote des différentes combinaisons de catégorie possibles. Pour spécifier la catégorie de référence de chaque variable explicative nominale de ces deux modèles, nous avons utilisé la technique de contraste par indicateur car elle permet de calculer l'effet de chaque catégorie par rapport à l'effet de la catégorie de référence, ce qui facilite la réalisation des tableaux croisés des rapports de cote combinés (Hosmer & Lemeshow, 2000). Tous les modèles de régression logistique ont été effectués à l'aide du logiciel SPSS® (SPSS Inc., 2004).

3.2.5 Modélisation du rayonnement solaire direct journalier sur un plan normal

Pour tester l'hypothèse selon laquelle les routes d'un paysage sont d'autant plus envahies par le roseau commun qu'elles sont ensoleillées, nous avons mesuré non seulement la présence du roseau au sein des fossés de drainage bordant les routes de l'aire d'étude, mais aussi produit un indice d'énergie lumineuse disponible. Cet indice a permis de modéliser l'effet des ombres portées par les arbres d'un boisé bordant une route sur l'énergie lumineuse disponible pour les roseaux situés dans les fossés de drainage adjacents à la route et au boisé. Seules les routes traversant les boisés ont été jugées pertinentes pour cette modélisation puisque le rayonnement solaire ne devrait pas varier beaucoup en milieu ouvert quelque soit le type de route ou son orientation en raison de l'absence d'écran (arbres). La modélisation du rayonnement solaire a été effectuée pour chacun des deux côtés de la route, puisqu'il peut être très différent de part et d'autre du chemin selon l'orientation de ce dernier.

Nous avons modélisé l'effet des ombres portées sur le roseau commun en calculant la quantité d'énergie solaire qui atteint directement la plante (rayonnement solaire direct en $\text{MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) avec un pas de temps de 30 minutes, du lever au coucher du soleil, pour le cas particulier de la région du Haut-Saint-Laurent. La simulation a été effectuée pour le 15 mai, le 15 juin, le 15 juillet et le 15 août, ce qui couvre l'essentiel de la saison de croissance du roseau. Nous avons également considéré que la surface de réception (les feuilles de roseau) était optimale (c'est-à-dire perpendiculaire) aux rayons du soleil, afin d'estimer la capacité de production photosynthétique maximale théorique pour la plante. Le modèle, issu d'une série de formules présentées dans les paragraphes qui suivent, a été constitué à partir de l'ouvrage d'Hufy et Thériault (1983).

À un instant donné, le rayonnement solaire direct atteignant le sol par beau temps (ciel sans nuage) sur une surface normale (perpendiculaire) aux rayons (E_0 : exprimé en W m^{-2}) est fonction de l'énergie reçue au sommet de l'atmosphère (E_s) et de la transmission atmosphérique (θ^m), c'est-à-dire de la proportion

d'énergie qui arrive à traverser l'atmosphère (Équation 1). L'énergie disponible sur la normale au sommet de l'atmosphère (E_s) dépend de deux facteurs astronomiques (Équation 2), soit la distance Terre – Soleil sur le plan de l'écliptique (R : rayon vecteur ; 1,01138 radians pour le 15 mai, 1,01589 radians pour le 15 juin, 1,01632 radians pour le 15 juillet et 1,01237 radians pour le 15 août) et la constante solaire (I_s : 1353 W m⁻²).

$$E_0 = E_s \theta^m \quad [1]$$

$$E_s = I_s R^{-2} \quad [2]$$

Lors de sa traversée de l'atmosphère, le rayonnement solaire direct est affaibli par absorption et diffusion sur les molécules gazeuses et les particules atmosphériques. La transmission atmosphérique totale (θ^m) dépend donc de plusieurs facteurs (Équation 3). Il y a d'abord la masse d'air optique (m), qui correspond au trajet parcouru par les photons avant de parvenir au sol. Ce trajet est plus long au lever ou au coucher du soleil et plus court à midi. La masse d'air varie selon la hauteur du soleil (h , en radians). Elle est établie pour une pression au sol de 1000 mb (niveau de la mer), et il faut la corriger pour une altitude plus élevée (Équation 4). On considère ici que le sol de l'aire d'étude est situé à une altitude moyenne (H) de 100 m. La transmission atmosphérique dépend aussi du facteur total d'extinction (k) d'une atmosphère pure et sèche (Équation 5) pour la masse d'air unitaire (affaiblissement lié aux molécules d'air) et du facteur de turbidité (T) estimé en fonction (Équation 6) du coefficient de trouble (β ; dépend de la quantité de poussière dans l'atmosphère – 0,10 pour le 15 mai, 0,09 pour le 15 juin, 0,08 pour le 15 juillet et 0,07 pour le 15 août – et de l'épaisseur d'eau condensable dans l'atmosphère – W ; 0,8 cm pour le 15 mai, 1,1 cm pour le 15 juin, 1,4 cm pour le 15 juillet et 1,3 cm pour le 15 août). L'effet de ces trois paramètres est fortement dépendant de la hauteur du soleil (h , qui est exprimée en degrés dans l'Équation 6 et en radians ailleurs).

$$\theta^m = e^{-Tkm} \quad [3]$$

$$m = \left(1 - 0,1 \frac{H}{1000}\right) \left\{ \frac{1}{\sin h + 0,15(h + 3,885)^{-1,253}} \right\} \quad [4]$$

$$k = 0,024 + 0,01e^{(-0,0647m+0,7653)} \quad [5]$$

$$T = \left\{ \frac{h + 85}{39,5e^{-W} + 47,4} + 0,1 \right\} + (16 + 0,22W)\beta \quad [6]$$

La hauteur angulaire du soleil (h) au-dessus de l'horizon (Équation 7) est fonction pour sa part de la latitude du lieu (ϕ ; $45,10^\circ$ N pour l'aire d'étude), de la déclinaison du soleil (δ , qui varie selon la date : $18,91^\circ$ pour le 15 mai, $23,08^\circ$ pour le 15 juin, $21,11^\circ$ pour le 15 juillet et $13,57^\circ$ pour le 15 août) et de l'heure solaire (angle horaire : ω ; 15° par heure, 0 à midi).

$$\sin h = \sin \phi \sin \delta + \cos \phi \cos \delta \cos \omega \quad [7]$$

Pour obtenir des valeurs journalières de rayonnement solaire (en $\text{J m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$), il suffit de cumuler les valeurs instantanées calculées depuis le lever jusqu'au coucher du soleil. Comme mentionné auparavant, nous avons calculé les valeurs instantanées par intervalle de 30 minutes (1 800 secondes). L'équation 1 a été utilisée pour calculer une valeur instantanée ($\text{W m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) pour chaque intervalle de 30 minutes. L'énergie reçue pour une période de 30 minutes a été convertie en joules ($1 \text{ J} = 1 \text{ W s}^{-1}$) en multipliant le tout par 1 800 ($\text{J m}^{-2} / 30 \text{ minutes}$). Nous avons ensuite fait la sommation des valeurs des périodes successives pour obtenir le total quotidien ($\text{J m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$).

Le modèle de rayonnement solaire des routes situées en milieu fermé doit tenir compte des effets de masque liés à la présence des arbres. Pour cela, il faut connaître, pour chaque moment de la journée et selon l'orientation de la route, la hauteur angulaire du soleil par rapport à l'horizon (h) et la hauteur angulaire des arbres par rapport à l'horizon (a) en regardant dans la direction du soleil. Ainsi, si le soleil est situé plus haut que les arbres, le rayonnement solaire ne sera pas

masqué par ces derniers et va atteindre le sol ; à l'inverse, si le soleil est situé plus bas que les arbres, le rayonnement solaire sera masqué par le feuillage.

La hauteur angulaire des arbres par rapport à l'horizon (Équation 8) est fonction de la hauteur moyenne des arbres de l'aire d'étude (AB , estimée à 15 m en moyenne pour le Haut-Saint-Laurent ; J. Brisson, Institut de recherche en biologie végétale de l'Université de Montréal, comm. pers.) et de la longueur du segment BC (Équation 9 ; Fig. 3.4). Le segment BC correspond à l'hypoténuse du triangle rectangle BCD qui pointe dans la direction azimutale du soleil (As). Cette hypoténuse diffère en fonction de l'orientation de la route et de la distance perpendiculaire séparant les arbres du roseau commun qui se trouve dans le fossé de drainage (BD).

$$a = \tan^{-1}\left(\frac{AB}{BC}\right) \quad [8]$$

$$BC = \left| \frac{BD}{\sin As} \right| \quad [9]$$

La direction azimutale du soleil varie en fonction de la déclinaison, de la hauteur angulaire du soleil, de l'angle horaire et de la latitude (Équation 10). Comme le résultat est exprimé en angle (en degrés) depuis la direction sud (qui correspond à 0°), on doit l'ajuster par rotation pour tenir compte de l'axe de la route afin de modéliser les ombrages sur les routes nord-est – sud-ouest et sud-est – nord-ouest ($\pm 45^\circ$), ou encore est – ouest ($- 90^\circ$).

$$\cos As = \frac{\cos \delta \cos \omega - \sin h \cos \phi}{\cos h \sin \phi} \quad [10]$$

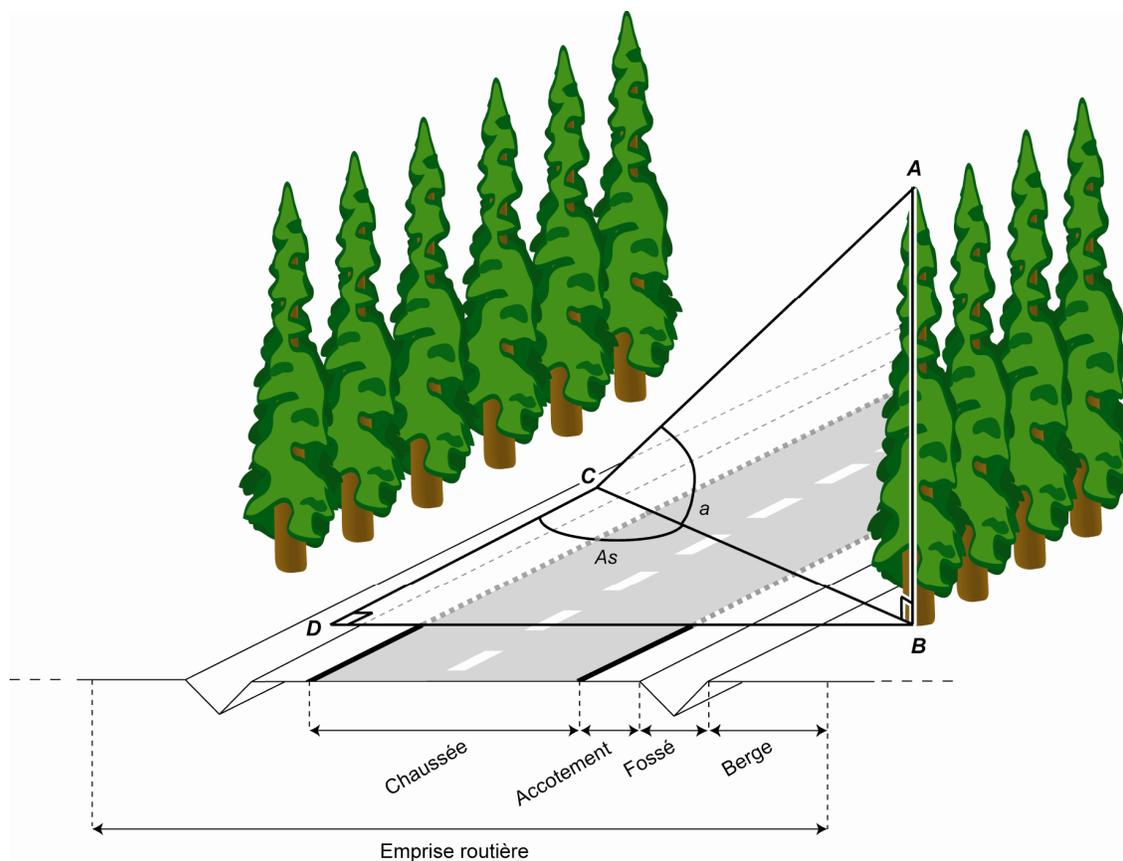


Figure 3.4 Schéma illustrant, dans les trois dimensions, un tronçon de route situé en milieu boisé. Le point C correspond à un endroit précis situé dans un des deux fossés de drainage de la route. L'angle a est la hauteur angulaire des arbres par rapport à l'horizon. L'angle As est la direction azimutale du soleil. Le segment AB correspond à la hauteur des arbres composant la lisière du boisé. Le segment BC correspond à la distance séparant les arbres du fossé où se trouve le point C dans la direction du soleil. Le segment BD correspond pour sa part à la distance perpendiculaire entre le centre du fossé et la lisière du boisé.

Dans les modèles, la distance BD varie en fonction de la largeur de la route (route étroite ou route large) et du côté de la route considéré (exposé ou ombragé). Pour une route étroite (locale), nous considérons une emprise d'une largeur totale de 17 m avec une chaussée de 7 m de large (située au centre). La largeur de l'accotement et celle de chacun des fossés de drainage des routes étroites sont de 1 m. Ainsi, selon le côté considéré (ombragé ou exposé), la distance BD va varier entre 3,5 et 13,5 m, toujours selon la position du soleil, en assumant bien sûr que le roseau commun hypothétique se trouve dans le fond du fossé. Pour une route

large (nationale ou régionale), nous utilisons une emprise de 28 m avec une chaussée de 9 m de large. La largeur de l'accotement et celle de chacun des fossés de drainage des routes larges sont de 2 m. Ainsi, selon les circonstances, la distance BD va varier entre 6,5 et 21,5 m.

3.3 RÉSULTATS

Le roseau commun est très présent le long des routes du Haut-Saint-Laurent (Fig. 3.2). Il est cependant plus abondant dans le nord-ouest de la région, c'est-à-dire dans la plaine bordant le fleuve Saint-Laurent, un secteur dominé par l'agriculture. Dans le sud, c'est-à-dire près de la frontière avec les États-Unis, et donc là où le relief s'accroît et où l'agriculture est moins répandue, les colonies de roseau sont beaucoup moins abondantes.

3.3.1 Présence-absence du roseau commun dans la région du Haut-Saint-Laurent

Le modèle de régression logistique obtenu par la technique du *bootstrap* (Tableau 3.1) est significatif ($P < 0,001$) et explique environ 18 % de la répartition du roseau commun dans la région du Haut-Saint-Laurent (R^2 de Nagelkerke = 0,183). Ce modèle est bien ajusté aux données puisque le test d'Hosmer et Lemeshow (2000) est non significatif ($P = 0,167$). De plus, le corrélogramme (Fig. 3.3b) montre que l'autocorrélation spatiale des résidus centrés-réduits est plus faible que celle de la présence-absence du roseau (I de Moran moyen respectivement de 0,301 et de 0,396 pour une portée de 500 m). Même si la technique du *bootstrap* n'élimine pas totalement l'autocorrélation spatiale et que cette dernière demeure très significative, le modèle réussit tout de même à prendre en compte une partie de l'effet spatial. Trois des quatre variables entrant dans le modèle sont significatives ($P < 0,001$; Tableau 3.1), soit la hiérarchie de la route, l'orientation de la route et le drainage des dépôts de surface. La statistique de Wald montre que la hiérarchie domine dans le modèle, suivi du drainage et de l'orientation.

Tableau 3.1 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada). On trouve dans ce tableau 1) les effectifs de points de présence (n_p) et d'absence (n_a) de roseau, 2) la moyenne et l'écart-type (ET) de la distribution d'échantillonnage des coefficients de régression logistique (B), obtenus par la technique du *bootstrap* avec 5 % de la base de données, 3) la moyenne et l'écart-type de la statistique de Wald, 4) la médiane de la probabilité de signification (P) et 5) les rapports de cote (e^B) qui mesurent la contribution marginale de la catégorie dans la variation (accroissement ou diminution) des chances d'observer du roseau dans chaque cas énoncé. Un rapport de cote supérieur à 1 indique que la catégorie influence de manière positive la présence du roseau. Un rapport de cote inférieur à 1 indique le contraire.

	Présence de roseau (n_p)	Absence de roseau (n_a)	B (moyenne \pm ET)	Wald (moyenne \pm ET)	P	e^B
Niveau hiérarchique de la route						
National	88	105	0,964 \pm 0,148	105,41 \pm 20,23	0,000	2,622
Régional	142	337	0,417 \pm 0,124	44,58 \pm 12,36	0,001	1,518
Local (pavé)	211	1 248	-0,497 \pm 0,109	12,43 \pm 6,41	0,000	0,608
Local (non pavé)	14	115	-0,884 \pm 0,249	24,05 \pm 11,53	0,000	0,413
Dépôt de surface						
Bien drainé	116	1 001	-0,543 \pm 0,067	14,09 \pm 4,81	0,000	0,581
Mal drainé	338	805	0,543 \pm 0,067	65,76 \pm 13,69	0,000	1,721
Orientation de la route						
Est – ouest	84	478	-0,197 \pm 0,109	33,65 \pm 11,09	0,000	0,821
Nord – sud	37	179	-0,308 \pm 0,147	3,96 \pm 3,40	0,075	0,735
Nord-est – sud-ouest	161	709	-0,032 \pm 0,094	4,68 \pm 3,56	0,046	0,968
Nord-ouest – sud-est	172	440	0,537 \pm 0,094	1,04 \pm 1,46	0,506	0,968
Type de paysage						
Ouvert ¹	394	1 279	0,233 \pm 0,131	4,45 \pm 3,23	0,144	1,262
Semi-ouvert ²	47	372	0,051 \pm 0,143	3,81 \pm 3,14	0,073	1,053
Fermé ³	13	155	-0,284 \pm 0,206	0,94 \pm 1,31	0,502	0,753

¹ Route bordée de chaque côté par des champs ou des jeunes friches.

² Route bordée d'un côté par des champs ou des jeunes friches et de l'autre par des boisés.

³ Route bordée de chaque côté par des boisés.

Dans le modèle de régression logistique, tous les niveaux hiérarchiques de route sont significatifs ($P \leq 0,001$; Tableau 3.1). Les rapports de cote suggèrent que les chances d'observer du roseau commun augmentent avec le niveau hiérarchique.

Par exemple, il y a environ 2,6 fois plus de chances de trouver du roseau le long des routes nationales que le long des autres routes. À l’opposé, une route locale non pavée sera rarement bordée d’une colonie de roseau. En effet, son rapport de cote est faible et inférieur à 1, ce qui indique que la probabilité d’y trouver du roseau est bien inférieure à la probabilité d’en trouver le long d’un autre type de route. La probabilité d’observer du roseau est plus élevée sur les dépôts de surface mal drainés que sur les dépôts bien drainés. Enfin, deux orientations de route ont des rapports de cotes très différents des autres (nord-ouest – sud-est et nord – sud). Les rapports de cote indiquent que l’orientation nord-ouest – sud-est est particulièrement favorable à la présence du roseau, au contraire de l’orientation nord-sud.

3.3.2 Présence-absence du roseau commun en milieu ouvert

Le modèle de régression logistique obtenu par la technique du *bootstrap* et expliquant la présence du roseau commun au sein des milieux ouverts (Tableau 3.2) montre que la combinaison de catégories la plus favorable à la présence du roseau est une route nationale ou régionale orientée nord-ouest – sud-est et reposant sur un dépôt de surface mal drainé. Cette combinaison a été choisie comme étant la référence du modèle (rapport de cote égale à 1), c’est-à-dire que toutes les autres combinaisons sont comparées à elle (Tableau 3.3). À titre d’exemple, la combinaison de catégories la moins favorable à la présence du roseau en milieu ouvert est une route locale orientée nord-sud et reposant sur un dépôt de surface bien drainé (rapport de cote de 0,053). Les rapports de cote sont toujours plus élevés pour les dépôts mal drainés que pour les dépôts bien drainés (à conditions égales), ce qui signifie qu’il y a toujours plus de chances de trouver du roseau sur les tourbes et les argiles que sur les autres types de dépôt en milieu ouvert. De plus, les routes nationales et régionales ont toujours un rapport de cote supérieur aux routes locales (à conditions égales), et ce, quelle que soient leur orientation et le type de dépôt qu’elles traversent. Enfin les orientations nord-est – sud-ouest et nord-ouest – sud-est ont toujours les rapports de cote les plus élevés, quelque soit le type de route et le drainage.

Tableau 3.2 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) traversant des milieux ouverts (routes bordées de chaque côté par des champs, des pâturages ou des jeunes friches) et obtenu par la technique du *bootstrap* avec 5 % de la base de données. Les statistiques présentées sont identiques à celles du Tableau 3.1.

	Présence de roseau (n_p)	Absence de roseau (n_a)	<i>B</i> (moyenne ± ET)	Wald (moyenne ± ET)	<i>P</i>	e^B
Niveau hiérarchique de la route						
National ou régional ¹	204	353	0,000			1,000
Local	190	927	-1,094 ± 0,120	78,674 ± 16,640	0,000	0,343
Dépôt de surface						
Bien drainé	78	535	-1,071 ± 0,143	56,059 ± 12,114	0,000	0,343
Mal drainé ¹	316	745	0,000			1,000
Orientation de la route						
Est – ouest	75	326	-0,571 ± 0,167	19,980 ± 8,109	0,001	0,565
Nord – sud	32	124	-0,767 ± 0,222	11,821 ± 6,207	0,001	0,465
Nord-est – sud-ouest	142	500	-0,387 ± 0,141	11,309 ± 5,433	0,007	0,679
Nord-ouest – sud-est ¹	144	331	0,000	8,075 ± 5,307		1,000

¹ Catégorie de référence.

3.3.3 Présence-absence du roseau commun en milieu fermé

Le modèle de régression logistique de la présence du roseau commun au sein des milieux fermés (Tableau 3.4), montre que la hiérarchie de la route est une fois encore la variable la plus influente du modèle, suivie par le drainage des dépôts de surface. Au contraire, l'orientation de la route, dans une situation de milieu fermé, n'est pas significative dans le modèle ($P = 0,058$). Cela dit, comme la probabilité est très proche du seuil de signification ($\alpha = 0,05$), cette variable sera tout de même prise en considération pour la suite de l'analyse. La variable d'interaction du modèle est pour sa part significative, mais la seule interaction particulière significative est celle d'une route locale avec orientation nord – sud.

Tableau 3.3 Rapports de cote combinés de la présence de roseau commun le long des routes des milieux ouverts (route bordée de chaque côté par des champs agricoles, des pâturages ou des jeunes friches) de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada), en fonction du drainage des dépôts de surface, du niveau hiérarchique de la route et de son orientation. Ces rapports de cote combinés sont calculés à partir de chiffres issus du Tableau 3.2. On additionne d'abord les coefficients de régression logistique (B) de chaque catégorie entrant dans une combinaison de catégories particulière. On calcule ensuite l'exposant de cette somme (e^B). La catégorie de référence est la route nationale ou régionale orientée nord-ouest – sud-est et reposant sur un dépôt de surface mal drainé. Il s'agit ici de la catégorie où la probabilité de trouver du roseau est la plus élevée. Les nombres entre parenthèses indiquent les effectifs de points de présence (premier nombre) et d'absence (deuxième nombre) du roseau.

Orientation de la route	Dépôt de surface bien drainé				Dépôt de surface mal drainé			
	Est – ouest	Nord – sud	Nord-est – sud-ouest	Nord-ouest – sud-est	Est – ouest	Nord – sud	Nord-est – sud-ouest	Nord-ouest – sud-est
Route nationale ou régionale	0,194 (10-48)	0,159 (3-21)	0,233 (13-57)	0,343 (11-32)	0,565 (30-38)	0,464 (21-34)	0,679 (61-65)	1,000 (55-58)
Route locale	0,065 (7-119)	0,053 (2-23)	0,078 (19-145)	0,115 (13-91)	0,189 (27-123)	0,156 (7-46)	0,227 (49-232)	0,335 (66-149)

La référence du modèle (rapport de cote égal à 1) qui a été utilisée est une route nationale ou régionale orientée nord-ouest – sud-est et reposant sur un dépôt de surface mal drainé. Toutes les autres combinaisons sont comparées à cette référence (Tableau 3.5). Les rapports de cote sont toujours plus élevés (à conditions égales) pour les dépôts mal drainés que pour les dépôts bien drainés. De plus, les routes nationales et régionales ont toujours un rapport de cote supérieur aux routes locales (à conditions égales), et ce, quelle que soit leur orientation et le drainage du dépôt traversé. Enfin, les routes nationales et régionales avec orientation nord – sud et situées sur des dépôts de surface bien drainés ont des rapports de cote plus élevés que les autres routes de même niveau hiérarchique orientées différemment. Il en est de même pour l'orientation

nord-ouest – sud-est pour les routes locales, et ce, quelque soit le drainage du dépôt de surface.

Tableau 3.4 Modèle de régression logistique binaire de la répartition du roseau commun le long des routes de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) traversant des milieux fermés (routes bordées de chaque côté par des boisés). Le tableau montre aussi l'effet marginal combiné (interaction) du niveau hiérarchique de la route et de son orientation. Les statistiques présentées sont identiques à celles du Tableau 3.1.

	Présence de roseau (n_p)	Absence de roseau (n_a)	<i>B</i> (moyenne \pm ET)	Wald	<i>P</i>	e^B
Niveau hiérarchique de la route						
National ou régional ¹	103	368	0,000			1,000
Local	158	2 750	-1,294 \pm 0,239	29,306	0,000	0,274
Dépôt de surface						
Bien drainé	198	2 741	-0,839 \pm 0,168	24,965	0,000	0,432
Mal drainé ¹	63	377	0,000			1,000
Orientation de la route						
Est – ouest	45	707	-0,507 \pm 0,296	7,474	0,058	0,603
Nord – sud	34	381	0,338 \pm 0,311	2,927	0,087	1,402
Nord-est – sud-ouest	87	1 267	0,093 \pm 0,367	1,178	0,278	1,097
Nord-ouest – sud-est ¹	95	763	0,000	0,064	0,800	1,000
Interaction						
Route locale \times orientation est – ouest	20	555	-0,306 \pm 0,397	8,225	0,042	0,736
Route locale \times orientation nord – sud	9	314	-1,359 \pm 0,478	0,593	0,441	0,257
Route locale \times orientation nord-est – sud-ouest	73	1 223	-0,478 \pm 0,412	8,075	0,004	0,620
Route locale \times orientation nord-ouest – sud-est ¹	56	658	0,000	1,343	0,246	1,000

¹ Catégorie de référence.

Tableau 3.5 Rapports de cote combinés de la présence de roseau commun le long des routes des milieux fermés (route bordée de chaque côté par des boisés) de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) en fonction du drainage des dépôts de surface, du niveau hiérarchique de la route et de son orientation. Ces rapports de cote combinés sont calculés à partir de chiffres issus du Tableau 3.4, avec la même méthode que celle utilisée pour confectionner le Tableau 3.3. La catégorie de référence est la même que celle du Tableau 3.3 (route nationale ou régionale orientée nord-ouest – sud-est et reposant sur un dépôt de surface mal drainé). Les nombres entre parenthèses indiquent les effectifs de points de présence (premier nombre) et d'absence (deuxième nombre) du roseau.

Orientation de la route	Dépôt de surface bien drainé				Dépôt de surface mal drainé			
	Est – ouest	Nord – sud	Nord-est – sud-ouest	Nord-ouest – sud-est	Est – ouest	Nord – sud	Nord-est – sud-ouest	Nord-ouest – sud-est
Route nationale ou régionale	0,260 (21-152)	0,606 (25-67)	0,474 (9-44)	0,432 (22-71)	– ¹ (4-0)	– ¹ (0-0)	– ¹ (5-0)	1,000 (17-34)
Route locale	0,053 (13-511)	0,043 (7-293)	0,081 (67-1020)	0,118 (34-583)	0,122 (7-44)	0,099 (2-21)	0,187 (6-203)	0,274 (22-75)

¹ Rapport de cote non indiqué car le nombre de points d'observation est insuffisant, c'est-à-dire inférieur à 20.

3.3.4 Rayonnement solaire direct journalier

Les valeurs de rayonnement solaire direct par beau temps qui tiennent compte du masque des arbres (moyennes saisonnières des journées du 15 mai, du 15 juin, du 15 juillet et du 15 août), indiquent que les routes nationales ou régionales qui traversent des boisés reçoivent de manière globale (moyenne des deux côtés de route) toujours plus d'énergie lumineuse incidente que les routes locales, quelque soit leur orientation (Tableau 3.6). On remarque également que le fait de se trouver d'un côté ou de l'autre de la route influence la plupart du temps le rayonnement solaire reçu, le côté le plus exposé au soleil en recevant évidemment davantage. Les routes qui reçoivent le plus d'énergie solaire sont les routes orientées est – ouest. Cette orientation est celle où l'on trouve la plus grande différence entre les deux côtés, et ce, le long des routes étroites. À l'inverse, les routes orientées nord – sud sont celles où les deux côtés de route reçoivent la même quantité

d'énergie lumineuse. Ce sont aussi les routes qui reçoivent le moins d'énergie solaire en milieu boisé.

Tableau 3.6 Rayonnement solaire direct estival par beau temps (moyennes saisonnières des journées du 15 mai, du 15 juin, du 15 juillet et du 15 août) dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada). Le rayonnement indiqué est celui qui atteint les fossés de drainage de routes bordées de part et d'autre par des boisés. Il prend donc en considération l'effet de masque causé par les arbres. À titre de comparaison, le rayonnement solaire maximal (sans effet de masque en milieu ouvert) est en moyenne de 36,8 MJ m⁻² jour⁻¹.

	Route nationale ou régionale (emprise large de 28 m en moyenne)			Route locale (emprise large de 17 m en moyenne)		
	Rayonnement (MJ m ⁻² jour ⁻¹)			Rayonnement (MJ m ⁻² jour ⁻¹)		
	Côté de la route le plus exposé au soleil	Côté de la route le moins exposé au soleil	Moyenne des deux côtés de la route	Côté de la route le plus exposé au soleil	Côté de la route le moins exposé au soleil	Moyenne des deux côtés de la route
Orientation de la route						
Est – ouest	31,1	24,2	27,7	29,9	10,8	20,4
Nord – sud	17,1	17,1	17,1	11,2	11,2	11,2
Nord-est – sud-ouest	23,9	15,3	19,6	16,5	10,8	13,7
Nord-ouest – sud-est	23,9	15,3	19,6	16,5	10,8	13,7

3.4 DISCUSSION

Dans le Haut-Saint-Laurent, le principal facteur expliquant la présence du roseau commun le long d'une route est le niveau hiérarchique de la route. Plus une route est importante, plus la probabilité d'y trouver du roseau augmente. Le lien entre l'importance d'une route et la présence du roseau peut s'expliquer de plusieurs manières. Une route importante (nationale ou régionale), qui sert de voie de transit, a une chaussée plus large. Son emprise totale (chaussée, accotements, fossés et berges) est aussi plus large. La trouée linéaire créée par la route est

donc plus importante que pour une simple route locale (Parendes & Jones, 2000, Trombulak & Frissell, 2000). L'emprise d'une route large reçoit davantage d'énergie lumineuse, ce qui favorise d'autant une espèce héliophile comme le roseau (Haslam, 1972, Mal & Narine, 2004). Un indice en ce sens sont les rapports de cote des routes larges (nationales et régionales) traversant des boisés : ils sont systématiquement plus élevés que ceux des routes étroites (locales) traversant, eux aussi, des boisés. Il en est de même pour le rayonnement solaire reçu qui est toujours plus élevé pour les routes nationales et régionales que pour les routes locales en milieu boisé. L'influence négative du boisé sur le roseau (son ombrage) est donc minimisée lorsqu'il est traversé par une route large (Parendes & Jones, 2000).

Une route large (route nationale ou régionale) possède en général des fossés de drainage plus profonds qu'une route locale, près de laquelle ils sont d'ailleurs souvent absents dans le Haut-Saint-Laurent. En outre, le revêtement pavé (donc imperméable) qui caractérise la totalité des routes nationales et régionales dans le Haut-Saint-Laurent dirige plus rapidement, et en plus grande quantité, l'eau de fonte et de pluie vers les fossés de drainage qu'un revêtement de gravier (souvent caractéristique des routes locales), ce qui augmente d'autant la quantité d'eau que reçoivent les fossés (Rogers & Faha, 2007). En somme, une route importante fournira un habitat de meilleure qualité pour l'établissement du roseau commun et l'expansion subséquente des colonies qu'une route locale car cet habitat sera plus vaste, plus humide et plus éclairé. Le sol des berges routières et l'eau qui circule dans les fossés des grandes routes ont aussi des caractéristiques physico-chimiques fortement influencées par l'épandage d'une quantité importante de sels de déglacage en hiver (Bryson & Barker, 2002). La plus grande quantité de sel épandu le long d'une route importante favorise probablement le roseau aux dépens des autres espèces végétales qui sont présentes dans les fossés et qui tolèrent moins bien le sel (Vasquez *et al.*, 2005). Enfin, il est aussi possible que le souffle produit par le passage à grande vitesse de véhicules lourds, qui ne circulent que sur les grandes routes, favorise la dissémination des graines de roseau qui sont très légères et qui contribuent de manière significative à la

propagation de l'haplotype M du roseau au Québec (J. Labbé, données non publiées).

Les dépôts de surface ont une forte influence sur la répartition du roseau commun exotique le long des routes. Les dépôts mal drainés, comme les argiles marines ou les sols organiques, conservent plus longtemps leur humidité en surface, et sont donc plus favorables au roseau que les sables ou les tills qui s'assèchent rapidement (Robitaille & Allard, 1996). Il est donc probable que les fossés qui longent les routes et qui traversent des tourbières ou reposent sur des argiles soient plus gorgés d'eau et évacuent moins rapidement les eaux de fonte et de pluie que les fossés qui reposent sur du sable, du till ou du roc, ce qui favorise d'autant une espèce de milieu humide comme le roseau. Il est aussi probable que les fossés des routes situées sur des argiles dans la région du Haut-Saint-Laurent drainent davantage d'éléments nutritifs en provenance des exploitations agricoles voisines que ceux des routes situées sur les dépôts mieux drainés. En effet, dans cette région, les exploitations agricoles se situent surtout sur la plaine argileuse de l'ancienne mer de Champlain. La culture du maïs, qui requiert beaucoup d'engrais, y est de nos jours très étendue (Bouchard & Domon, 1997). Or, le roseau exotique est particulièrement compétitif lorsque les conditions du milieu sont enrichies en azote (Romero *et al.*, 1999, Minchinton et Bertness, 2003, Rickey & Anderson, 2004). Le fort développement de la culture du maïs dans le Haut-Saint-Laurent depuis le début des années 1980, associé à un déboisement accéléré de la plaine argileuse pour élargir les champs, ont probablement contribué d'une certaine manière à la prolifération du roseau le long des routes (Domon *et al.*, 1993, Pan *et al.*, 1999).

En principe, l'orientation d'une route qui traverse un boisé devrait faciliter ou nuire à l'installation et la croissance d'une colonie de roseau commun. En effet, dans un boisé, les arbres créent un écran dont l'influence varie selon leur hauteur et l'orientation de la trouée linéaire formée par la route (Bogren, 1991). Si la trouée est placée de manière à ce que le soleil illumine longtemps la route (route placée à peu près dans le même axe que la trajectoire du soleil, donc route est – ouest), le

côté nord de la route (ensoleillé à midi) recevra plus d'énergie que le côté sud (à l'ombre). Par contre, si la route est placée perpendiculairement à la trajectoire du soleil (route nord – sud), celle-ci ne sera illuminée dans sa totalité que lorsque le soleil sera proche du zénith, le côté est étant ombragé le matin, le côté ouest en après-midi. En milieu boisé, on devrait donc observer plus de roseau le long des routes est – ouest que le long des autres routes, particulièrement celles orientées nord – sud. Le modèle de rayonnement solaire indique clairement que les routes les plus larges sont celles qui reçoivent le plus de lumière en milieu boisé, ce qui est favorable au roseau. Par contre, contrairement aux attentes, l'orientation de la route ne semble jouer un rôle significatif sur la présence du roseau qu'en milieu ouvert. De plus, le modèle élaboré dans ce travail suggère que les routes orientées est – ouest ne sont pas celles où la probabilité d'y trouver du roseau est la plus grande, alors que ce sont pourtant les routes les plus illuminées, et donc *a priori* celles qui sont les plus favorables au roseau. Comment peut-on expliquer les différences entre les hypothèses de départ et les observations de terrain ?

Les données recueillies sur le terrain possèdent certaines caractéristiques qui pourraient expliquer en partie ces différences. D'abord, les observations de présence ou d'absence du roseau en milieu ouvert sont dix fois plus nombreuses que celles situées en milieu fermé. De plus, la proportion des points de présence de roseau est beaucoup plus faible en milieu fermé (8 %) qu'en milieu ouvert (24 %), et ce, quelque soit l'orientation de la route. Enfin, dans le Haut-Saint-Laurent, certaines combinaisons de catégories de route en milieu fermé sont très rares, voir inexistantes, particulièrement en ce qui concerne les routes nationales ou régionales sur dépôts mal drainés. Les observations de certaines combinaisons de catégories sont aussi très localisées spatialement (un ou deux petits tronçons de route) au sein de l'aire d'étude. En somme, le modèle ne peut pas être aussi performant en milieu fermé qu'en milieu ouvert, et il est difficile en conséquence de tester certaines hypothèses bien précises.

À partir de ces constatations et pour progresser davantage dans ce type de recherche, il serait nécessaire de faire une étude 1) au sein d'un territoire plus

diversifié et plus vaste (où les combinaisons de catégories de route en milieu fermé se rencontreraient plus fréquemment et seraient mieux réparties spatialement), 2) où le rayonnement solaire serait mesuré directement sur le terrain (à l'aide d'un héliographe et d'un radiomètre), 3) où la taille réelle des arbres serait mesurée comme il se doit sur le terrain et 4) où on prendrait note du côté de la route où sont situées les colonies de roseau commun. Cela permettrait probablement d'améliorer la précision des modèles et de tester de manière solide si les hypothèses de départ sont valables.

En conclusion, les routes constituent des corridors lumineux et humides propices à la dissémination à l'échelle d'une grande région d'une plante de milieu humide envahissante comme l'haplotype M du roseau commun. D'autres études ont aussi mis en évidence le fait que les routes agissent comme corridors de dissémination d'espèces de milieux humides, telle que l'alpiste roseau (*Phalaris arundinacea* L. ; Lavoie *et al.*, 2005) et la salicaire pourpre (*Lythrum salicaria* L. ; Delisle *et al.*, 2003). Le présent travail met en relief, pour la première fois, l'importance du type de route en présence (niveau hiérarchique, paysage environnant, dépôt de surface sous-jacent) sur la présence du roseau. Toutes les routes contribuent à la dissémination de la plante, mais pas avec la même envergure. Une stratégie qui pourrait être efficace pour empêcher le roseau de se propager davantage le long des routes serait de limiter le plus possible son accès à la lumière, soit en maintenant des lisières boisées en bordure des axes routiers, soit en favorisant la plantation d'arbustes compétitifs près des fossés de drainage (Jodoin *et al.*, 2008). Une telle avenue serait probablement plus efficace à long terme et plus respectueuse de l'environnement que l'épandage d'herbicides, une mesure au demeurant interdite au Canada dans le cas du roseau.

3.5 REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par un contrat de recherche avec le Ministère des Transports du Québec et par une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. L'aide statistique fournie par Marius

Thériault a été fortement appréciée, tout comme l'aide de terrain fournie par Hélène Côté-Poulin, Patricia Gagnon, Marie-Claire LeBlanc et Catherine Plasse.

3.6 RÉFÉRENCES

- Bart, D. & Hartman, J.M. (2003) The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: new links to human activities. *Estuaries*, **26**, 436-443.
- Bogren, J. (1991) Screening effects on road surface temperature and road slipperiness. *Theoretical and Applied Climatology*, **43**, 91-99.
- Bouchard, A. & Domon, G. (1997) The transformations of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management. *Landscape and Urban Planning*, **37**, 99-107.
- Bryson, G.M. & Barker, A.V. (2002) Sodium accumulation in soils and plants along Massachusetts roadsides. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **33**, 67-78.
- Burdick, D.M., Buchsbaum, R. & Holt, E. (2001) Variation in soil salinity associated with expansion of *Phragmites australis* in salt marshes. *Environmental and Experimental Botany*, **46**, 247-261.
- Chambers, R.M., Osgood, D.T., Bart, D.J. & Montalto, F. (2003) *Phragmites australis* invasion and expansion in tidal wetlands: interactions among salinity, sulfide, and hydrology. *Estuaries*, **26**, 398-406.
- Charbonneau, N.C. & Fahrig, L. (2004) Influence of canopy cover and amount of open habitat in the surrounding landscape on proportion of alien plant species in forest sites. *Écoscience*, **11**, 278-281.
- Deckers, B., Verheyen, K., Hermy, M. & Muys, B. (2005) Effects of landscape structure on the invasive spread of black cherry *Prunus serotina* in an agricultural landscape in Flanders, Belgium. *Ecography*, **28**, 99-109.
- Delisle, F., Lavoie, C., Jean, M. & Lachance, D. (2003) Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, **30**, 1033-1042.
- Domon, G., Bouchard, A. & Gariépy, M. (1993) The dynamics of the forest landscape of Haut-Saint-Laurent (Quebec, Canada): interactions between biophysical factors, perceptions and policy. *Landscape and Urban Planning*, **25**, 53-74.

- Efron, B. (1979) Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Annals of Statistics*, **7**, 1-26.
- Foxcroft, L.C., Rouget, M., Richardson, D.M. & Mac Fadyen, S. (2004) Reconstructing 50 years of *Opuntia stricta* invasion in the Kruger National Park, South Africa: environmental determinants and propagule pressure. *Diversity and Distributions*, **10**, 427-437.
- Géomatique Canada (2003) *Base nationale de données topographiques (cartes numériques)*. Ressources Naturelles Canada, Ottawa.
- Haslam, S.M. (1972) *Phragmites communis* Trin. (*Arundo phragmites* L., ? *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). *Journal of Ecology*, **60**, 585-610.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2000) *Applied logistic regression*. Deuxième édition. John Wiley and Sons, New York.
- Hudon, C., Gagnon, P. & Jean, M. (2005) Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, **12**, 347-357.
- Hufty, A. & Thériault, M. (1983) *Atlas d'abaques pour le calcul du rayonnement solaire par beau temps*. Notes et documents de recherche n°18, Département de géographie, Université Laval, Québec.
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Thériault, M., Beaulieu, J. & Belzile, F. (2008) Highways as corridors and habitats for the invasive common reed *Phragmites australis* in Quebec, Canada. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 459-466.
- Keller, B.E.M. (2000) Plant diversity in *Lythrum*, *Phragmites*, and *Typha* marshes, Massachusetts, U.S.A. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 391-401.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 199-204.
- Lavoie, C., Dufresne, C. & Delisle, F. (2005) The spread of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea*) in Québec: a spatio-temporal perspective. *Écoscience*, **12**, 366-375.
- Lelong, B., Lavoie, C., Jodoin, Y. & Belzile, F. (2007) Expansion pathways of the exotic common reed (*Phragmites australis*): a historical and genetic analysis. *Diversity and Distributions*, **13**, 430-437.

- Maheu-Giroux, M. & de Blois, S. (2007) Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology*, **22**, 285-301.
- Mal, T.K. & Narine, L. (2004) The biology of Canadian weeds. 129. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 365-396.
- MapInfo Corporation (2005) *MapInfo Professional, version 8.0*. MapInfo Corporation, Troy.
- Menard, S.W. (1995) *Applied logistic regression analysis*. Sage Publications, Thousand Oaks.
- Meyerson, L.A., Saltonstall, K., Windham, L., Kiviat, E. & Findlay, S. (2000) A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 89-103.
- Minchinton, T.E. & Bertness, M.D. (2003) Disturbance-mediated competition and the spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Ecological Applications*, **13**, 1400-1416.
- Minchinton, T.E., Simpson, J.C. & Bertness, M.D. (2006) Mechanisms of exclusion of native coastal marsh plants by an invasive grass. *Journal of Ecology*, **94**, 342-354.
- Ministère des Transports du Québec (2004) *Carte routière officielle*. Troisième édition. Les Publications du Québec, Québec.
- Orson, R.A. (1999) A paleoecological assessment of *Phragmites australis* in New England tidal marshes: changes in plant community structure during the last few millennia. *Biological Invasions*, **1**, 149-158.
- Pagter, M., Bragato, C. & Brix, H. (2005) Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, **81**, 285-299.
- Pan, D., Domon, G., de Blois, S. & Bouchard, A. (1999) Temporal (1958 – 1993) and spatial patterns of land use changes in Haut-Saint-Laurent (Quebec, Canada) and their relation to landscape physical attributes. *Landscape Ecology*, **14**, 35-52.
- Parendes, L.A. & Jones, J.A. (2000) Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H.J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, **14**, 64-75.

- Philipp, K.R. & Field, R.T. (2005) *Phragmites australis* expansion in Delaware Bay salt marshes. *Ecological Engineering*, **25**, 275-291.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**, 409-431.
- Rickey, M.A. & Anderson, R.C. (2004) Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 888-896.
- Robitaille, A. & Allard, M. (1996) *Guide pratique d'identification des dépôts de surface au Québec*. Les Publications du Québec, Québec.
- Rogers, W.M. & Faha, M. (2007) Porous pavement and other techniques in Portland. *Stormwater*, **8**, 1-9.
- Romero, J.A., Brix, H. & Comín, F.A. (1999) Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and NH₄ uptake kinetics by *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, **64**, 369-380.
- Rooth, J.E., Stevenson, J.C. & Cornwall, J.C. (2003) Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: the role of litter. *Estuaries*, **26**, 475-483.
- Saltonstall, K. (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2004) Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes. *Conservation Biology*, **18**, 1424-1434.
- Smith, P.A. (1994) Autocorrelation in logistic regression modelling of species' distributions. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **4**, 47-61.
- SPSS Inc. (2004) *SPSS, version 13.0*. SPSS Inc., Chicago.
- Stephenson, C.M., MacKenzie, M.L., Edwards, C. & Travis, J.M.J. (2006) Modelling establishment probabilities of an exotic plant, *Rhododendron ponticum*, invading a heterogeneous, woodland landscape using logistic regression with spatial autocorrelation. *Ecological Modelling*, **193**, 747-758.
- Thériault, M. (2006) *MapStat, version 2.01*. Centre de recherche en aménagement et développement, Université Laval, Québec.

- Tremblay, T., Lamothe, M. & Hardy, F. (2005) *Géologie des formations superficielles, 31H/04, 31H/05 et 31G/01, rivière Châteauguay*. Département des Sciences de la Terre, Université du Québec à Montréal, Montréal.
- Trombulak, S.C. & Frissell, C.A. (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, **14**, 18-30.
- Vasquez, E.A., Glenn, E.P., Brown, J.J., Guntenspergen, G.R. & Nelson, S.G. (2005) Salt tolerance underlies the cryptic invasion of North American salt marshes by an introduced haplotype of the common reed *Phragmites australis* (Poaceae). *Marine Ecology Progress Series*, **298**, 1-8.
- Wilcox, K.L., Petrie, S.A., Maynard, L.A. & Meyer, S.W. (2003) Historical distribution and abundance of *Phragmites australis* at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, **29**, 664-680.
- Windham, L. & Lathrop, R.G. (1999) Effects of *Phragmites australis* (common reed) invasion on aboveground biomass and soil properties in brackish tidal marsh of the Mullica River, New Jersey. *Estuaries*, **22**, 927-935.
- Windham, L. & Meyerson, L.A. (2003) Effects of common reed (*Phragmites australis*) expansions on nitrogen dynamics of tidal marshes of the northeastern U.S. *Estuaries*, **26**, 452-464.
- With, K.A. (2002) The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, **16**, 1192-1203.

Chapitre IV

**L'haplotype M du roseau commun (*Phragmites australis*)
envahit-il les marais adjacents aux routes ?**

4 L'HAPLOTYPE M DU ROSEAU COMMUN (*PHRAGMITES AUSTRALIS*) ENVAHIT-IL LES MARAIS ADJACENTS AUX ROUTES ?

RÉSUMÉ

En Amérique du Nord, le roseau commun (*Phragmites australis*) constitue un problème environnemental important, car les marais envahis par l'haplotype M de ce roseau deviennent peu propices au développement d'une flore diversifiée. Les marais du Québec sont eux aussi envahis par le roseau, quoique surtout depuis le début des années 1960, soit à partir du moment où la propagation de la plante a été facilitée par l'extension du réseau routier. Le roseau qui se propage le long d'une route se cantonne-t-il à son emprise, ou au contraire envahit-il systématiquement tout milieu humide traversé par le corridor routier ? Dans ce travail, nous nous sommes servis d'un système d'information géographique et de photographies aériennes historiques afin de cartographier les colonies de roseau présentes dans 14 marais adjacents au réseau autoroutier du Québec. Nous avons notamment reconstitué l'évolution historique de l'étendue des colonies de roseau dans trois grands marais. Nous avons trouvé du roseau exotique dans 9 des 14 marais étudiés. L'analyse historique de l'invasion du roseau dans trois marais a montré que le processus a débuté après la construction des autoroutes et qu'il est, dans tous les cas, en progression constante et rapide. Cela dit, le roseau ne s'est pas toujours propagé des fossés de drainage de l'autoroute vers le marais adjacent. Dans au moins un cas, le roseau s'est d'abord installé au sein même du marais, et c'est de là qu'il a investi le fossé de drainage et la berge de l'autoroute voisine. Le faible niveau de nappe phréatique enregistré dans les marais en bordure des autoroutes ne constituera probablement pas un frein à l'étalement des colonies de roseau. Par contre, les faibles concentrations en sel mesurées dans ces marais ne semblent pas suffisamment élevées pour constituer un réel avantage à la croissance du roseau.

4.1 INTRODUCTION

Une des plantes vasculaires les plus envahissantes en Amérique du Nord est le roseau commun (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud ; Poaceae). Comme son nom l'indique, le roseau commun est une graminée cosmopolite et probablement une des plantes vasculaires les plus répandues dans le monde (Mal & Narine, 2004). Le roseau se trouve surtout dans les milieux humides ou les plaines inondables, comme les marais d'eau douce ou saumâtre (Meyerson *et al.*, 2000), les rives des lacs, des rivières et des fleuves (Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005) et les fossés de drainage en bordure des routes ou dans les champs agricoles (Jodoin *et al.*, 2007, Maheu-Giroux & de Blois, 2007). Une colonie de roseau s'implante dans un nouveau site par le biais de la germination d'une graine disséminée par le vent ou l'eau (Alvarez *et al.*, 2005) ou par l'enracinement d'un fragment de tige ou de rhizome transporté par l'eau (Bart & Hartman, 2003, Hudon *et al.*, 2005, Minchinton, 2006). Une fois implantée, une colonie s'étend de manière végétative à l'aide d'un réseau de rhizomes et de stolons (Haslam, 1972, Mal & Narine, 2004). Le roseau peut ainsi former en peu de temps dans les marais des peuplements qui s'étendent sur plusieurs dizaines d'hectares (Rice *et al.*, 2000, White *et al.*, 2004, Hudon *et al.*, 2005).

Au cours des 50 dernières années, le roseau commun a beaucoup étendu le nombre et la superficie de ses colonies au Canada et aux États-Unis, envahissant à la fois les marais d'eau douce (Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005), d'eau saumâtre (Windham & Lathrop, 1999, Meyerson *et al.*, 2000, Minchinton & Bertness, 2003, Philipp & Field, 2005) et d'eau salée (Burdick *et al.*, 2001, Bart & Hartman, 2003). Saltonstall (2002) et Lelong *et al.* (2007) ont montré que l'envahissement des marais nord-américains par le roseau a coïncidé avec l'arrivée d'un génotype eurasiatique de l'espèce (haplotype M), introduit il y a 100 à 200 ans le long de la côte est de l'Amérique du Nord et dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent. Les marais saumâtres sont les plus touchés par l'invasion du roseau, surtout le long de la côte qui s'étend de la Virginie au New Jersey

(particulièrement dans la baie de Chesapeake et dans celle du Delaware) et dans le delta du Mississippi (Rice *et al.*, 2000, White *et al.*, 2004, Philipp & Field, 2005).

Les invasions de roseau commun ont des impacts négatifs dans les marais, surtout en ce qui concerne les communautés végétales indigènes. Les roselières denses perturbent le cycle de décomposition de la matière organique par leur abondante production de biomasse, parfois jusqu'à dix fois plus que ce que produisent les assemblages végétaux des marais non envahis (Windham & Lathrop, 1999, Bedford, 2005). La grande quantité de racines et de rhizomes de roseau et l'accumulation de litière à la surface du sol conduisent souvent à l'exondation des milieux humides (Rooth *et al.*, 2003) et modifient donc l'hydrologie des écosystèmes aquatiques (Osgood *et al.*, 2003). Cela n'est pas sans conséquence pour les espèces qui ont besoin d'étendues d'eau libre pour survivre. Ainsi, les sites envahis par le roseau sont très pauvres en hydrophytes indigènes (Farnsworth & Meyerson, 1999, Keller, 2000, Lavoie *et al.*, 2003, Minchinton & Bertness, 2003, Rickey & Anderson, 2004), notamment parce que la grande taille et la forte production de litière du roseau réduisent la quantité de lumière disponible aux autres plantes et empêchent la germination des graines qui se trouvent dans le réservoir du sol (Lenssen *et al.*, 2000). En ce qui concerne l'impact du roseau exotique sur les animaux qui vivent dans les marais, les études sont rares à ce sujet, surtout en eau douce. Certains travaux suggèrent la présence d'impacts négatifs, mais d'autres sont beaucoup moins concluants à cet effet (Talley & Levin, 2001, Hanson *et al.*, 2002, Fell *et al.*, 2003, Grothues & Able, 2003, Raichel *et al.*, 2003, Hagan *et al.*, 2007).

Au Québec (Canada), Lelong *et al.* (2007) ont montré que l'expansion géographique du roseau commun exotique (haplotype M), qui s'est surtout produite aux cours des années 1960 et 1970, a coïncidé avec l'expansion et l'amélioration (pavage) du réseau routier de la province. Les berges et fossés de drainage présents le long des routes forment un biotope artificiel particulièrement propice à l'établissement et à l'expansion du roseau. Les fossés sont en général inondés, du moins pendant une bonne partie de l'été (Forman & Alexander, 1998,

Trombulak & Frissell, 2000). Ils sont complètement dégagés de végétation arbustive ou arborescente pour favoriser leur efficacité, pour faciliter leur entretien et pour des motifs de sécurité routière. Or, le roseau prolifère surtout en milieu ouvert (Haslam, 1972, Mal & Narine, 2004, Jodoin *et al.*, 2008, Chapitre 3 de cette thèse). Les berges et les fossés sont aussi fréquemment perturbés par la fauche ou le creusage (Trombulak & Frissell, 2000). Or une augmentation de la densité des tiges de roseau est souvent observée après une première fauche (Asaeda *et al.*, 2006). Enfin, le génotype exotique du roseau tolère particulièrement bien le sel (Vasquez *et al.*, 2005) qui est présent en bordure des routes en raison de l'application de fondants pendant la période hivernale (Richburg *et al.*, 2001, Godwin *et al.*, 2003). Cela explique probablement en partie pourquoi 99 % des colonies de roseau situées le long des autoroutes québécoises sont exotiques (Jodoin *et al.*, 2008).

S'il existe un lien entre la présence d'une route et celle de l'haplotype M du roseau commun, on ignore si les routes constituent bel et bien des corridors de propagation du roseau dans les marais qui leurs sont adjacents. Le roseau qui se propage le long d'une route se cantonne-t-il à son emprise, ou au contraire envahit-il systématiquement tout milieu humide traversé par le corridor routier ? Il est crucial d'obtenir la réponse à cette question car cela permettrait de déterminer le rôle réel des routes dans le processus d'envahissement des marais par le roseau et pourrait ainsi aider les gestionnaires des réseaux routiers à prendre les mesures qui s'imposent pour limiter la propagation du roseau hors des emprises routières. Cette étude a pour objectif de vérifier si les marais adjacents au réseau autoroutier du Québec sont bel et bien envahis par le roseau exotique et si le roseau se propage vraiment des emprises routières vers les marais.

4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.2.1 Aire d'étude

Toutes les autoroutes de la grande région de Montréal, dans le sud du Québec, ont été parcourues en automobile au cours du mois de mai 2005 afin de

cartographier les marais qui leurs sont adjacents (Fig. 4.1). La région circonscrite correspond à celle identifiée par Jodoin *et al.* (2008) comme étant la partie du territoire québécois où les emprises des autoroutes sont les plus envahies par le roseau commun, soit toute la région située à l'ouest du lac Saint-Pierre (rive nord du fleuve Saint-Laurent) et de la rivière Bécancour (rive sud). Quatorze marais ont ainsi été sélectionnés pour échantillonnage. Il s'agit de marais peu profonds avec herbacées émergentes robustes. Ce type de marais repose en général sur des substrats riches et argileux. La profondeur d'eau peut y atteindre 1 m après la fonte des neiges. Ces marais sont dominés par des herbacées dont le couvert varie de 75 à 100 %. Les quenouilles (*Typha angustifolia* L. et *Typha latifolia* L.) sont les principales plantes vasculaires qu'on trouve dans les marais de ce genre dans le sud du Québec (Jacques & Hamel, 1982).

4.2.2 Échantillonnage des marais et du roseau commun sur le terrain et analyses génétiques en laboratoire

Chaque marais cartographié a été visité au cours du mois d'août 2005. Afin de circonscrire les caractéristiques physicochimiques de chaque marais, deux transects ont été tracés dans la plus grande longueur et largeur du marais, l'un perpendiculaire et l'autre parallèle à l'autoroute. La position de la nappe phréatique par rapport au sol (c'est-à-dire sous la surface du sol, ou au niveau ou au-dessus de la surface du sol) a été notée. Lorsque la nappe phréatique était située au niveau ou au-dessus de la surface du sol, des données sur le pH et la conductivité (mesurées avec le Combo pH & EC d'Hanna Instruments[®], Woonsocket, Rhode Island), et sur la salinité (NaCl ; mesurée avec le SaltTestr d'Oakton Instruments[®], Vernon Hills, Illinois) ont été prélevées le long des transects à intervalle régulier. La mesure de la profondeur de l'eau (cm) a également été effectuée avec une règle graduée. La distance séparant deux points d'échantillonnage le long des transects variait de 2 à 5 m, en fonction de la taille du marais, afin d'avoir un minimum de points (une vingtaine).

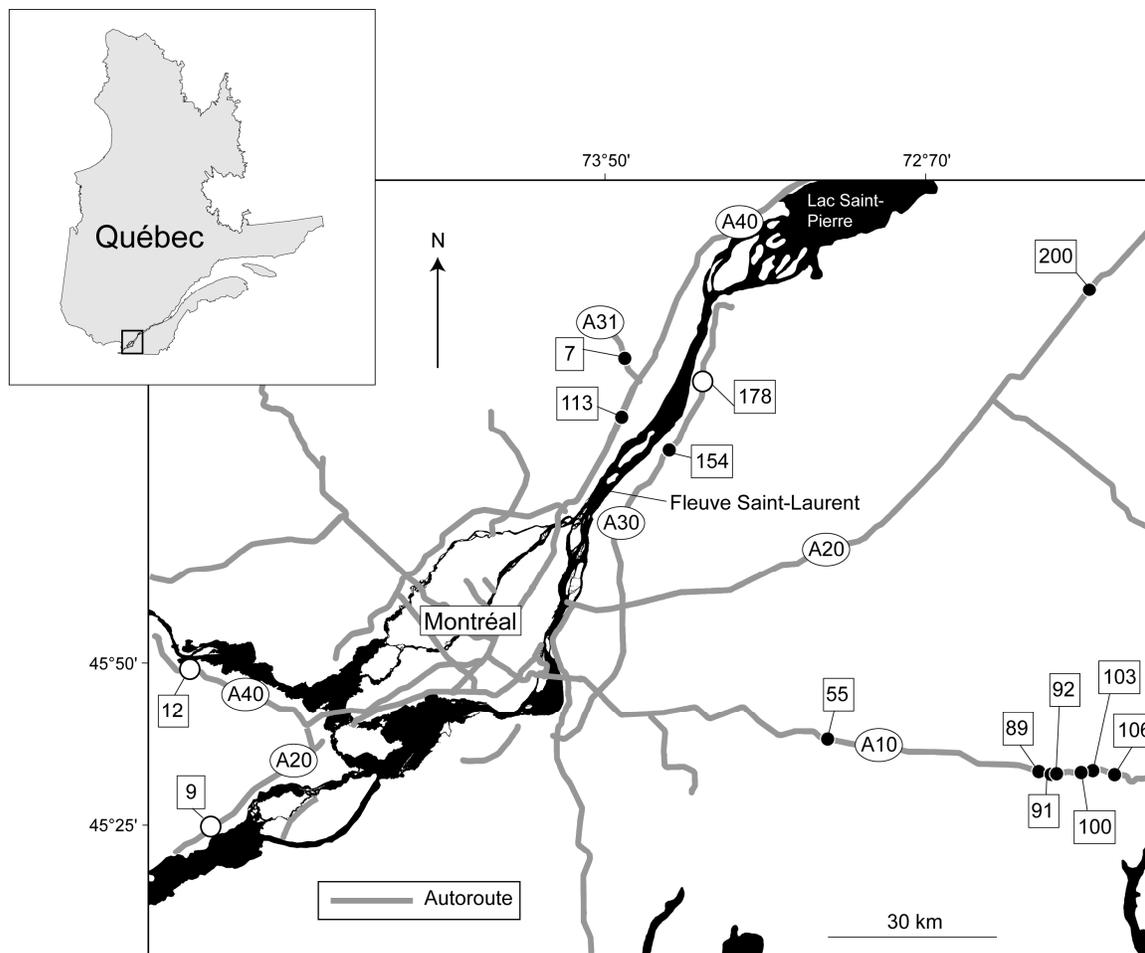


Figure 4.1 Carte de la grande région de Montréal (Québec, Canada) illustrant l'emplacement des marais situés en bordure des autoroutes qui ont été échantillonnés en 2005. Les points blancs indiquent les marais qui ont aussi fait l'objet d'une reconstitution historique de leur envahissement par le roseau commun. Le numéro des autoroutes est indiqué dans une ellipse. Le numéro de la borne kilométrique près de laquelle chaque marais est situé se trouve dans un rectangle.

Le périmètre de chaque colonie de roseau commun, qu'elle soit située sur l'emprise autoroutière bordant le marais (sur une distance de 100 m de part et d'autre des limites du marais) ou au sein même du marais, a été cartographié à l'aide d'un système de positionnement géographique dont la marge d'erreur était généralement inférieure à 10 m. Les données ont ensuite été transférées dans un système d'information géographique (SIG), soit le logiciel MapInfo Professional® (MapInfo Corporation, 2005). Un morceau de feuille de roseau a aussi été prélevé

dans chaque colonie de roseau cartographiée afin d'identifier en laboratoire son génotype (exotique – haplotype M – ou indigène). La procédure d'identification utilisée est celle mise au point spécifiquement pour le roseau par Saltonstall (2003) et fait appel à la méthode de polymorphisme de longueur des fragments de restriction. L'ADN chloroplastique des feuilles de roseau a été extrait par la méthode d'Edwards et collaborateurs (1991). Par la suite, les deux régions non codantes utilisées, *trnT* (UGU) – *trnL* (UAA) et *rbcL* – *psaI*, ont été purifiées par réaction de polymérisation en chaîne. Enfin, ces régions non codantes purifiées ont été soumises à une digestion enzymatique, en présence des enzymes de restriction *RsaI* (qui coupe la région non codante *trnT* (UGU) – *trnL* (UAA)) et *HhaI* (qui coupe la région non codante *rbcL* – *psaI*), ce qui permet la distinction des génotypes.

Un des plus grands marais échantillonnés dans ce travail (marais A30-178 ; Fig. 4.1) a été choisi dans le but de faire une étude fine de certains facteurs physicochimiques pouvant influencer la présence du roseau commun. Ce marais était particulièrement intéressant pour cette étude car il était un des plus envahis par le roseau parmi tous les marais qui ont été recensés. Des transects perpendiculaires à l'autoroute et espacés les uns des autres de 10 m ont été tracés dans le marais. Des mesures de niveau de nappe phréatique et de salinité (NaCl) ont été prélevées à tous les 5 m le long des transects, sauf au sein des colonies de roseau où les mesures ont été effectuées à tous les 2 m, pour un total de 1 513 points d'échantillonnage avec 945 mesures de salinité. Il n'a pas été possible de mesurer le taux de salinité partout car la nappe phréatique n'était pas dans tous les cas située au niveau ou au-dessus de la surface du sol. Tous les points d'échantillonnage ont été cartographiés à l'aide du système de positionnement géographique.

4.2.3 Reconstitution historique de l'envahissement des marais par le roseau commun

Un ensemble de photographies aériennes numériques de haute résolution (1 210 ppp) a été utilisé pour reconstituer l'historique de l'envahissement des marais par le roseau commun. Seuls les trois plus grands marais cartographiés dans ce travail (A20-9, A30-178 et A40-12; Fig. 4.1) ont été sélectionnés pour cette reconstitution car ils étaient envahis par le roseau et visibles sur un nombre suffisant (quatre) de photographies aériennes. Les photographies aériennes utilisées pour la reconstitution ont été prises sur une période de 40 ans (1964, 1983, 1992, 1997 et 2004), étaient toutes en noir et blanc et avaient toutes une échelle de 1 : 15 000. Toutes les photographies ont d'abord été géoréférencées à l'aide du logiciel MapInfo Professional® (MapInfo Corporation, 2005). Par la suite, deux étapes ont été nécessaires pour délimiter avec précision, sur les photographies aériennes historiques, le périmètre des colonies de roseau. Dans un premier temps, on a superposé sur les photographies de 2004 le périmètre de toutes les colonies identifiées sur le terrain en 2005. Cela a permis de distinguer, à l'œil, la signature photographique d'une colonie de roseau. Le périmètre de toutes les structures possédant la même signature a ensuite été tracé à l'œil à l'aide du SIG (mais sans l'aide des cartes de 2005) sur toutes les photographies aériennes sélectionnées. Pour estimer la marge d'erreur associée à la photo-interprétation, la cartographie des photographies aériennes prises en 2004 a été comparée à la cartographie de terrain effectuée en 2005. Les différences entre les deux cartes correspondent probablement aux erreurs de photo-interprétation, en supposant bien sûr qu'il y ait eu peu de changements dans le nombre et la superficie des colonies de roseau de 2004 à 2005. On a ainsi pu estimer qu'en moyenne, on surestimait quelque peu (4 %) la superficie réelle des colonies de roseau en travaillant avec les photographies aériennes. Un test d'ajustement de la distribution des données a été utilisé pour déterminer si la courbe d'évolution de la superficie des colonies de roseau en fonction du temps, calculée pour chaque site, correspondait à une courbe de nature exponentielle. Dans ce type de test, la probabilité doit être supérieure à 0,05 pour qu'il y ait absence de différence

significative entre les valeurs observées et la distribution théorique. Les calculs ont été effectués avec l'aide au logiciel SPSS (SPSS Inc., 2003).

4.3 RÉSULTATS

4.3.1 Caractéristiques physicochimiques et état de l'envahissement par le roseau commun des marais situés en bordure des autoroutes

Le pH moyen de l'eau des marais échantillonnés (Tableau 4.1) a varié de moyennement acide (5,6) à légèrement basique (7,4). Le pH pouvait toutefois être aussi bas que 5,0 et aussi élevé que 8,2. L'eau des marais n'était pas salée ou ne l'était que très légèrement (tout au plus 0,9 ‰ en moyenne). Le taux maximal de salinité mesuré a atteint la valeur de 1,4 ‰. La conductivité moyenne de l'eau a varié de 97 à 1 707 μ S. Les différents marais étaient recouverts d'une couche d'eau d'une épaisseur variable. Deux marais étaient complètement secs (nappe phréatique située sous la surface du sol ; marais A10-55 et A40-12), alors que les autres avaient une nappe d'eau oscillant entre 0 et 92 cm au-dessus de la surface du sol.

Le roseau commun était présent dans neuf des 14 marais inventoriés. Pour les cinq autres marais, le roseau était toujours présent à proximité immédiate de ceux-ci le long de l'autoroute (distance inférieure à 100 m). Les échantillons de tissus de roseau analysés ($N = 58$) ont révélé que toutes les colonies de cette plante qui ont été inventoriées dans les marais ou le long des autoroutes sont constituées de l'haplotype M. Le roseau était, toutes proportions gardées, nettement plus abondant là où la nappe phréatique était située sous la surface du sol que lorsqu'elle était située à ou au-dessus de la surface (Fig. 4.2).

Tableau 4.1 Caractéristiques physicochimiques des 14 marais situés à proximité d'autoroutes du sud du Québec qui ont été échantillonnés en 2005. Chaque marais est identifié par le numéro de l'autoroute près de laquelle il se trouve (Ax) suivi du numéro de la borne kilométrique la plus proche.

Marais	Nombre total de points d'échantillonnage (N)	Nombre de points d'échantillonnage possibles (n) ¹	Présence de roseau commun dans le marais	Présence de roseau commun à moins de 100 m de la limite du marais le long de l'autoroute	pH moyen (min. – max.)	Conductivité moyenne (µS) (min. – max.)	Salinité moyenne (NaCl ; ‰) (min. – max.)	Épaisseur maximale de la couche d'eau lorsque la nappe phréatique était située à ou au-dessus de la surface du sol (cm)
A10-55	19	0	OUI	OUI	NM ²	NM	NM	NM
A10-89	38	12	OUI	OUI	7,3 (6,5 – 8,2)	1 712 (1 338 – 2 654)	0,9 (0,7 – 1,4)	4
A10-91	25	10	NON	OUI	7,1 (6,6 – 7,4)	1 242 (833 – 1 401)	0,7 (0,5 – 0,7)	1
A10-92	34	21	NON	OUI	5,9 (5,6 – 6,3)	927 (575 – 1 678)	0,5 (0,3 – 0,8)	13
A10-100	30	21	NON	OUI	6,8 (5,9 – 7,2)	1 707 (378 – 2 940)	0,8 (0,2 – 1,4)	46
A10-103	31	26	NON	OUI	6,6 (6,3 – 7,1)	620 (292 – 2 513)	0,3 (0,1 – 1,2)	63
A10-106	31	25	OUI	OUI	6,5 (5,2 – 7,1)	326 (82 – 802)	0,2 (0,0 – 0,5)	65
A20-9	49	40	OUI	OUI	6,2 (5,5 – 6,8)	439 (28 – 3 598)	0,2 (0,0 – 1,4)	70
A20-200	30	9	OUI	OUI	6,3 (6,1 – 6,8)	747 (75 – 1 870)	0,4 (0,0 – 0,8)	45
A30-154	31	24	NON	OUI	6,4 (5,9 – 7,1)	492 (80 – 1 724)	0,2 (0,0 – 0,9)	63
A30-178	64 ³	4	OUI	OUI	7,4 (7,1 – 8,0)	1 377 (186 – 2 363)	0,7 (0,1 – 1,2)	50
A31-7	28	25	OUI	OUI	5,6 (5,0 – 6,4)	97 (23 – 286)	0,0 (0,0 – 0,1)	92
A40-12	61	0	OUI	OUI	NM	NM	NM	NM
A40-113	31	2	OUI	OUI	6,9 (6,7 – 7,1)	561 (537 – 585)	0,3 (0,3 – 0,3)	53

¹ C'est-à-dire où la nappe phréatique était située au niveau ou au-dessus de la surface du sol.

² NM : non mesurable ; la caractéristique n'a pas pu être mesurée puisque la nappe phréatique se trouvait toujours sous la surface du sol.

³ Seuls les points des deux transects sont considérés dans ce tableau.

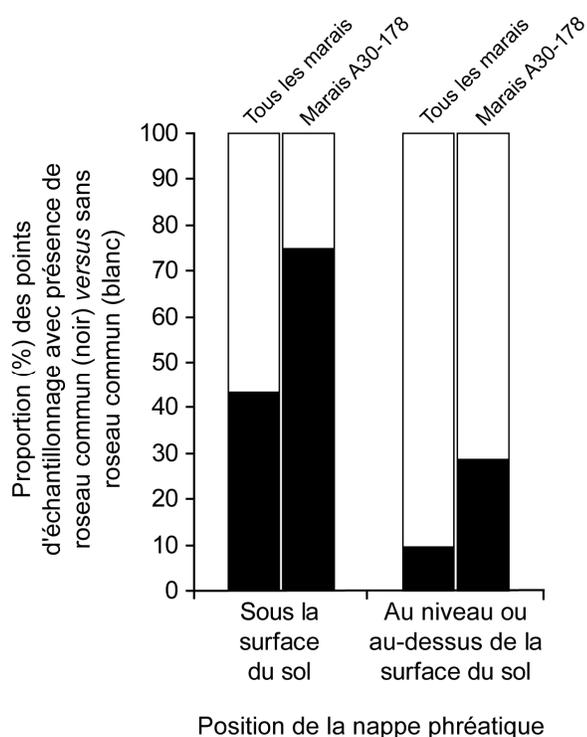


Figure 4.2 Proportion des points d'échantillonnage prélevés en août 2005 dans 14 marais situés à proximité d'autoroutes du sud du Québec en fonction de la position de la nappe phréatique qui leur était associée et de la présence ou de l'absence du roseau commun.

L'analyse spatiale fine effectuée dans le marais A30-178 montre que la nappe phréatique avait en août 2005 une position qui variait beaucoup selon l'endroit où l'on se trouvait (Fig. 4.3 et 4.4). Le roseau était aussi beaucoup plus abondant là où la nappe phréatique était située sous la surface du sol (Fig. 4.2). Ce marais était très légèrement salé (salinité moyenne de 0,15 ‰), avec une valeur maximale enregistrée de 0,8 ‰. Les valeurs de salinité les plus élevées ont été enregistrées à proximité immédiate de l'autoroute, dans le fossé de drainage perpendiculaire à l'autoroute et à proximité immédiate de la voie de chemin de fer (Fig. 4.3). Il faut toutefois noter que très peu de mesures de salinité ont pu être prises près de l'autoroute en raison de la position de la nappe phréatique (en général sous la surface du sol). Or, c'est précisément là où se trouvent les plus importantes colonies de roseau.

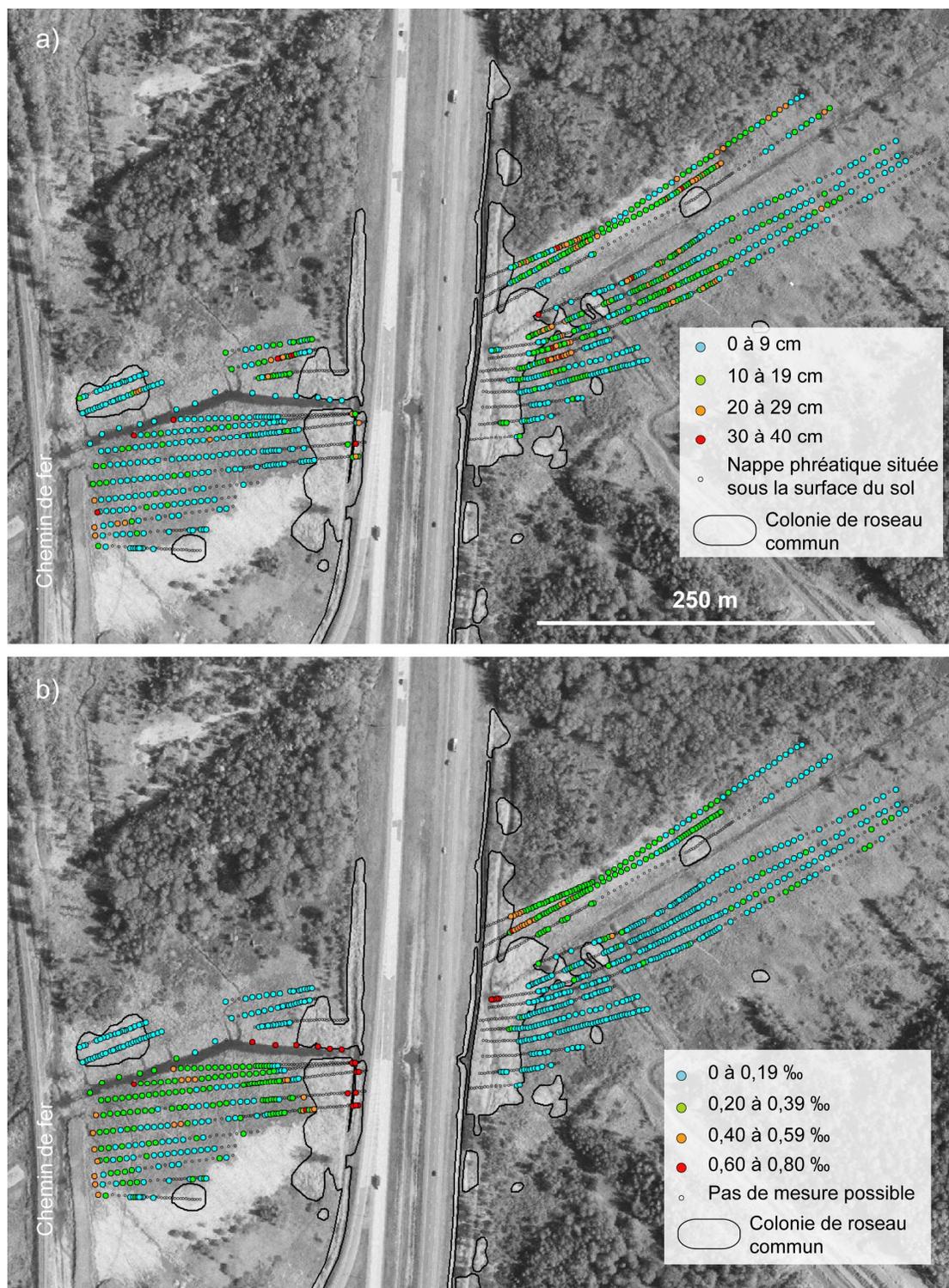


Figure 4.3 Mesures (points d'échantillonnage) a) de la position (cm) de la nappe phréatique par rapport à la surface du sol et b) de la salinité (NaCl ; ‰) au sein du marais A30-178, situé à proximité d'une autoroute du sud du Québec. La position du chemin de fer est indiquée.

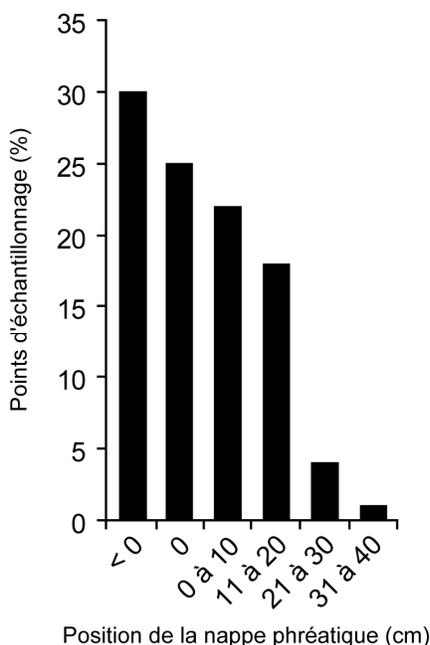


Figure 4.4 Répartition en pourcentage des points d'échantillonnage prélevés au sein du marais A30-178, situé à proximité d'une autoroute du sud du Québec, en fonction de la position de la nappe phréatique par rapport à la surface du sol. La position sous la surface du sol est indiquée par la valeur « < 0 cm ».

4.3.2 Historique de l'envahissement des marais par le roseau commun

Le roseau commun a envahi les trois marais étudiés (A20-9, A30-178 et A40-12 ; Fig. 4.5) à un rythme exponentiel ($P = 0,38, 0,46$ ou $0,52$, respectivement), L'envahissement a débuté dans les trois cas après la construction de l'autoroute.

Marais A20-9 : il est probable que cette terre humide ait été dans le passé cultivée puis abandonnée en raison de l'insuffisance du drainage puisqu'elle se situe à l'extrémité d'un champ agricole (Fig. 4.6). L'autoroute qui la voisine a pour sa part été construite en 1966. Aucune colonie de roseau commun n'était alors présente au sein du marais ni en bordure de l'autoroute. En 1992, le roseau était cette année-là bien implanté et formait des structures linéaires à la périphérie sud et est du site, c'est-à-dire là où étaient situés des sentiers de véhicules tout-terrain. Il n'y avait pas de roseau dans les fossés de drainage de l'autoroute en 1992 ; ce n'est que sur la photographie aérienne de 1997 qu'il devient visible dans ces structures.

La photographie aérienne de 2004 met encore plus en évidence la progression constante du roseau dans le marais depuis son installation. En somme, pour ce cas précis, l'envahissement par le roseau a débuté au sein même du marais, et ne s'est donc pas propagé de manière végétative de l'autoroute vers le marais.

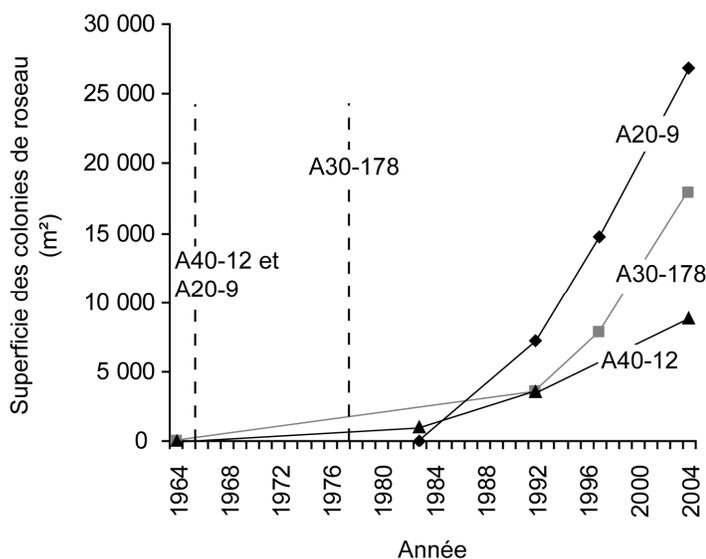


Figure 4.5 Évolution de la superficie des colonies de roseau commun présentes au sein et à proximité immédiate (distance inférieure à 100 m) de trois marais (A20-9, A30-178, A40-12) adjacents aux autoroutes du sud du Québec en fonction du temps. L'année de construction des autoroutes est indiquée par un trait vertical en pointillé.

Marais A30-178 : ce marais n'est probablement pas une terre humide naturelle. On remarque est effet qu'en 1964 (donc avant la construction de l'autoroute ; Fig. 4.6) le marais reposait sur des champs agricoles à l'abandon. On note sur la photographie aérienne de 1992 que la zone humide a été divisée en deux suite à la construction de l'autoroute qui a eu lieu 15 ans plus tôt. À cette époque, les colonies de roseau commun étaient déjà bien implantées en bordure de l'autoroute et commençaient à investir l'intérieur du marais. En 1997, les colonies de roseau déjà implantées étaient plus étendues qu'en 1992 ; cette tendance (augmentation) s'est poursuivie de 1997 à 2004. En somme, pour ce cas précis, l'envahissement par le roseau a été initié dans les fossés de drainage de l'autoroute et a progressé vers le marais.

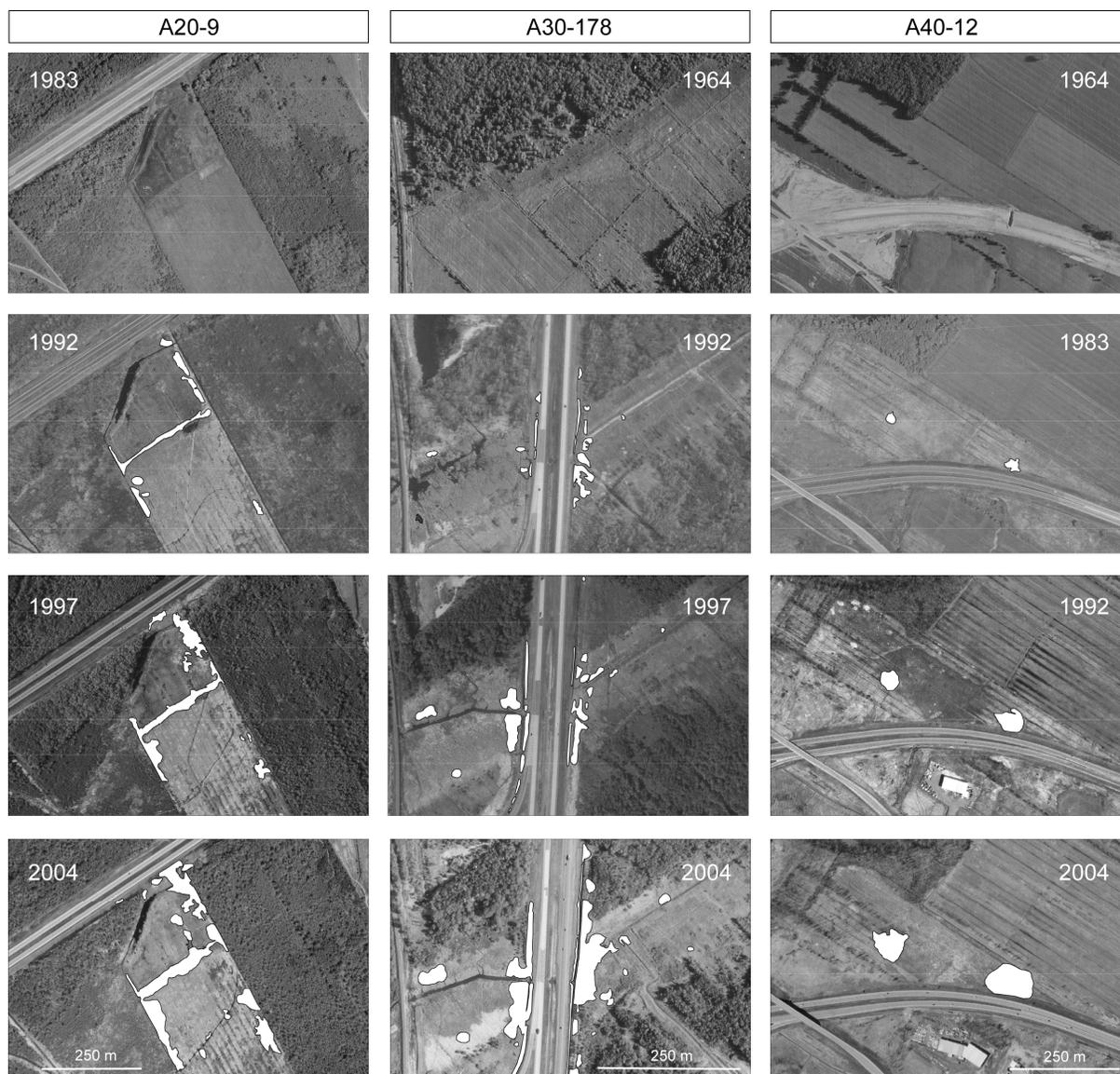


Figure 4.6 Reconstitution historique de l’envahissement par le roseau commun (polygones blancs) de trois marais (A20-9, A30-178, A40-12) situés à proximité d’autoroutes du sud du Québec. La reconstitution a été effectuée à l’aide de photographies aériennes numériques de haute résolution. L’année de la photographie est indiquée dans chaque cas.

Marais A40-12 : en 1964, aucune zone humide n’existait sur le site qui était alors cultivé (Fig. 4.6). L’autoroute était en phase de construction. En 1983, l’autoroute était alors fonctionnelle. Une zone humide était présente et elle résultait probablement de l’obstruction du drainage naturel du site causée par le corridor routier. Le site ne semble plus cultivé à cette époque. Deux colonies de roseau

commun était présentes à ce moment, l'une le long de l'autoroute et l'autre au sein du marais. En 1992, les deux colonies de roseau étaient plus étendues qu'en 1983 ; cette tendance (augmentation) s'est poursuivie de 1992 à 2004. Dans le marais A40-12, le roseau s'est donc établi de façon simultanée le long de l'autoroute et à quelque distance de cette dernière.

4.4 DISCUSSION

On trouve du roseau commun exotique (haplotype M) dans la plupart des marais qui sont situés le long des autoroutes du sud du Québec. Il n'occupe toutefois, pour le moment, que de faibles superficies. Il n'est guère étonnant de constater que le seul génotype de roseau commun présent dans les marais adjacents aux autoroutes est le génotype exotique, puisque 99 % des colonies de roseau situées le long des autoroutes québécoises sont constituées de ce génotype (Jodoin *et al.*, 2008). Les autoroutes forment donc d'importants réservoirs de graines, de rhizomes et de stolons de ce roseau, réservoirs pouvant être à l'origine de l'envahissement rapide d'un marais adjacent. L'analyse historique de l'invasion du roseau dans trois marais a montré que le processus a débuté après la construction des autoroutes et qu'il est, dans tous les cas, en progression constante et rapide. Cela dit, le roseau ne s'est pas toujours propagé des fossés de drainage de l'autoroute vers le marais adjacent. Dans au moins un cas, le roseau s'est d'abord installé au sein même du marais, et c'est de là qu'il a investi le fossé et la berge de l'autoroute voisine.

Les marais qui ont été étudiés dans ce travail ont des valeurs de pH (5,0 – 8,2) similaires à celles qui ont été mesurées au Canada dans les marais naturels qui occupent les plaines inondables ou le bord des rivières, soit des valeurs de 5,4 à 8,0 (Groupe de travail national sur les terres humides, 1988). Ces valeurs de pH ne semblent pas constituer un facteur limitant pour le développement de colonies de roseau commun, car la croissance de cette espèce est optimale à l'intérieur d'une plage de pH de 5,5 à 8,1 (Mal & Narine, 2004).

Dans les trois marais étudiés dans ce travail (analyse historique), l'envahissement par le roseau commun a progressé de manière exponentielle. Ce n'est pas nécessairement ce que l'on observe dans tous les marais nord-américains. La progression de l'invasion peut en effet être très variable d'un marais à l'autre et d'une année à l'autre au sein du même marais (Rice *et al.*, 2000, Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005, Philipp & Field, 2005). Le roseau peut ne pas progresser du tout pendant plusieurs années, puis voir la superficie de ses colonies augmenter à un rythme exponentiel sur de courtes périodes (Wilcox *et al.* 2003, Hudon *et al.* 2005). Des bas niveaux d'eau (pendant un ou deux étés) peuvent notamment accélérer la vitesse d'envahissement (Rice *et al.*, 2000, Wilcox *et al.*, 2003, Hudon *et al.*, 2005). Le roseau est en effet plus résistant à la sécheresse que la plupart des autres plantes de marais. Une réduction de la surface foliaire associée à un ajustement osmotique et à un maintien de l'efficacité de l'activité photosynthétique permettent au roseau de continuer à croître en conditions de stress hydrique (Pagter *et al.*, 2005). En conditions sèches, l'envahissement se ferait principalement au moyen de stolons qui peuvent atteindre fréquemment des longueurs de plus de 5 m (B. Lelong, observations personnelles). Au contraire, un niveau d'eau élevé (supérieur à 1 m au-dessus de la surface du sol) freinera la progression du roseau et réduira ainsi les risques d'invasion du milieu humide (Hudon *et al.*, 2005). Or, aucun des marais à l'étude n'avait, du moins en août 2005, un niveau d'eau supérieur à 1 m. Il semble donc que le niveau de la nappe phréatique ne constituera pas un frein à l'étalement du roseau dans les marais située en bordure des autoroutes ; les colonies déjà en place continueront probablement à prendre de l'expansion au cours des prochaines années. Elles contribueront peut-être aussi à assécher les marais en surface puisque, comme on a pu le constater dans ce travail, le roseau tend à exonder les endroits où il pousse en abondance.

Compte tenu de l'importance du réseau routier comme corridor de propagation et comme habitat pour le roseau commun (Lelong *et al.*, 2007, Jodoin *et al.*, 2008, Chapitre 3 de cette thèse), on pourrait s'attendre à ce que l'envahissement par le roseau d'un marais adjacent à une route soit initié par l'implantation d'une colonie

en bordure de la route, colonie qui s'étendrait peu à peu au marais par propagation végétative. Cela peut, en effet, se produire (marais A30-178), mais on observe aussi le cas contraire (marais A20-9). Les cas étudiés dans cette étude sont trop peu nombreux pour établir un patron général d'invasion, mais la situation semble plus complexe qu'elle ne le paraissait au départ. Une perturbation au sein même du marais peut favoriser l'établissement du roseau (sentiers de véhicules tout-terrain du marais A20-9). On sait aussi depuis peu que le roseau peut produire, au Québec, des graines viables (Maheu-Giroux & de Blois, 2007) et que ces graines peuvent germer dans les fossés de drainage routier et former des plantules qui survivront à leur premier hiver (Brisson *et al.*, 2008). Il est donc possible que la reproduction sexuée contribue de manière importante à la dissémination de la plante. En somme, il ne serait pas absolument nécessaire qu'une colonie de roseau soit située à proximité immédiate d'un marais pour voir ce dernier envahi par la graminée. En effet, des colonies situées un peu plus loin pourraient fournir les diaspores (graines) nécessaires à son établissement.

Un des facteurs qui pourraient potentiellement favoriser la présence de l'haplotype M du roseau commun dans les marais adjacents aux routes est l'épandage de sels de déglacage sur la chaussée pendant la période hivernale (Richburg *et al.*, 2001). Près de 1,2 millions de tonnes de sel sont déversées sur les routes du Québec chaque année pour assurer aux automobilistes une meilleure tenue de route (DiTommaso, 2004). Une partie de ce sel est lessivé vers les berges et les fossés de drainage des routes ainsi que vers les marais qui bordent ces dernières. Le sel n'est pas réellement un facteur limitant pour le roseau exotique puisqu'il le tolère particulièrement bien (jusqu'à 25 ‰ ; Meyerson *et al.*, 2000, Vasquez *et al.*, 2005). Il pourrait même lui procurer un certain avantage compétitif par rapport à d'autres espèces de marais puisque la production de matière sèche du roseau exotique atteint des niveaux supérieurs lorsque le taux de salinité est compris entre 0 et 6 ‰ (Vasquez *et al.*, 2005, 2006). Cela dit, les faibles concentrations en sel mesurées dans les marais en bordure des autoroutes ne sont pas suffisamment élevées pour constituer un réel avantage à la croissance du roseau. Il est par contre possible que la période de mesure (août) n'était pas idéale pour évaluer

l'impact réel du sel sur les plantes de marais. Il est aussi possible que la concentration en sel du sol donne une meilleure indication de l'impact des sels de déglacage sur la végétation des milieux humides que la concentration mesurée dans l'eau, d'autant plus que ce type de mesure (avec de l'eau) n'est pas possible là où le roseau est bien implanté. Quoiqu'il en soit, une étude plus exhaustive sur la relation entre le sel et le roseau en bordure des routes est nécessaire pour faire une démonstration de l'influence de l'un sur l'autre.

4.5 REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par un contrat de recherche avec le Ministère des Transports du Québec et par une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. L'aide de terrain et en laboratoire fournie par Patricia Gagnon, Julie Labbé, Daniel Lachance, Catherine Plasse et Pascale Ropars a été fort appréciée.

4.6 RÉFÉRENCES

- Alvarez, M.G., Tron, F. & Mauchamp, A. (2005) Sexual versus asexual colonization by *Phragmites australis*: 25-year reed dynamics in a Mediterranean marsh, Southern France. *Wetlands*, **25**, 639-647.
- Asaeda, T., Rajapakse, L., Manatunge, J. & Sahara, N. (2006) The effect of summer harvesting of *Phragmites australis* on growth characteristics and rhizome resource storage. *Hydrobiologia*, **553**, 327-335.
- Bart, D. & Hartman, J.M. (2003) The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: new links to human activities. *Estuaries*, **26**, 436-443.
- Bedford, A.P. (2005) Decomposition of *Phragmites australis* litter in seasonally flooded and exposed areas of a managed reedbed. *Wetlands*, **25**, 713-720.
- Brisson, J., Paradis, É. & Bellavance, M.-È. (2008) Evidence of sexual reproduction in the invasive common reed (*Phragmites australis* subsp. *australis*; Poaceae) in eastern Canada: a possible consequence of global warming ? *Rhodora* (sous presse).

- Burdick, D.M., Buchsbaum, R. & Holt, E. (2001) Variation in soil salinity associated with expansion of *Phragmites australis* in salt marshes. *Environmental and Experimental Botany*, **46**, 247-261.
- Chambers, R.M., Mozdzer, T.J. & Ambrose, J.C. (1998) Effects of salinity and sulfide on the distribution of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in a tidal saltmarsh. *Aquatic Botany*, **62**, 161-169.
- DiTommaso, A. (2004) Germination behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Science*, **52**, 1002-1009.
- Edwards, K., Johnstone, C. & Thompson, C. (1991) A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. *Nucleic Acids Research*, **19**, 1349.
- Farnsworth, E.J. & Meyerson, L.A. (1999) Species composition and inter-annual dynamics of a freshwater tidal plant community following removal of the invasive grass, *Phragmites australis*. *Biological Invasions*, **1**, 115-127.
- Fell, P.E., Warren, R.S., Light, J.K., Rawson, R.L. & Fairley, S.M. (2003) Comparison of fish and macroinvertebrate use of *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, and treated *Phragmites* marshes along the lower Connecticut River. *Estuaries*, **26**, 534-551.
- Forman, R.T.T. & Alexander, L.E. (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 207-231.
- Godwin, K.S., Hafner, S.D. & Buff, M.F. (2003) Long-term trends in sodium and chloride in the Mohawk River, New York: the effect of fifty years of road-salt application. *Environmental Pollution*, **124**, 273-281.
- Grothues, T.M. & Able, K.W. (2003) Response of juvenile fish assemblages in tidal salt marsh creeks treated for *Phragmites* removal. *Estuaries*, **26**, 563-573.
- Groupe de travail national sur les terres humides. (1988) *Terres humides du Canada*. Service canadien de la faune, Environnement Canada, et Polyscience Publications, Montréal.
- Hagan, S.M., Brown, S.A. & Able, K.W. (2007) Production of mummichog (*Fundulus heteroclitus*): response in marshes treated for common reed (*Phragmites australis*) removal. *Wetlands*, **27**, 54-67.
- Hanson, S.R., Osgood, D.T. & Yozzo, D.J. (2002) Nekton use of a *Phragmites australis* marsh on the Hudson River, New York, USA. *Wetlands*, **22**, 326-337.

- Haslam, S.M. (1972) *Phragmites communis* Trin. (*Arundo phragmites* L., ? *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). *Journal of Ecology*, **60**, 585-609.
- Hudon, C., Gagnon, P. & Jean, M. (2005) Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, **12**, 347-357.
- Jacques, D. & Hamel, C. (1982) *Système de classification des terres humides du Québec*. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction générale de la faune, Québec.
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Thériault, M., Beaulieu, J. & Belzile, F. (2008) Highways as corridors and habitats for the invasive common reed *Phragmites australis* in Quebec, Canada. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 459-466.
- Keller, B.E.M. (2000) Plant diversity in *Lythrum*, *Phragmites*, and *Typha* marshes, Massachusetts, U.S.A. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 391-401.
- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F. & Létourneau, G. (2003) Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, **30**, 537-549.
- Lelong, B., Lavoie, C., Jodoin, Y. & Belzile, F. (2007) Expansion pathways of the exotic common reed (*Phragmites australis*): a historical and genetic analysis. *Diversity and Distributions*, **13**, 430-437.
- Lenssen, J.P.M., Menting, F.B.J., van der Putten, W.H. & Blom, C.W.P.M. (2000) Variation in species composition and species richness within *Phragmites australis* dominated riparian zones. *Plant Ecology*, **147**, 137-146.
- Maheu-Giroux, M. & de Blois, S. (2007) Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology*, **22**, 285-301.
- Mal, T.K. & Narine, L. (2004) The biology of Canadian weeds. 129. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 365-396.
- MapInfo Corporation. (2005) *MapInfo Professional, version 8.0*. MapInfo Corporation, Troy.
- Meyerson, L.A., Saltonstall, K., Windham, L., Kiviat, E. & Findlay, S. (2000) A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, **8**, 89-103.

- Minchinton, T.E. (2006) Rafting on wrack as a mode of dispersal for plants in coastal marshes. *Aquatic Botany*, **84**, 372-376.
- Minchinton, T.E. & Bertness, M.D. (2003) Disturbance-mediated competition and the spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Ecological Applications*, **13**, 1400-1416.
- Osgood, D.T., Yozzo, D.J., Chambers, R.M., Jacobson, D., Hoffman, T. & Wnek, J. (2003) Tidal hydrology and habitat utilization by resident nekton in *Phragmites* and non-*Phragmites* marshes. *Estuaries*, **26**, 522-533.
- Pagter, M., Bragato, C. & Brix, H. (2005) Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, **81**, 285-299.
- Philipp, K.R. & Field, R.T. (2005) *Phragmites australis* expansion in Delaware Bay salt marshes. *Ecological Engineering*, **25**, 275-291.
- Raichel, D.L., Able, K.W. & Hartman, J.M. (2003) The influence of *Phragmites* (common reed) on the distribution, abundance, and potential prey of a resident marsh fish in the Hackensack Meadowlands, New Jersey. *Estuaries*, **26**, 511-521.
- Rice, D., Rooth, J. & Stevenson, J.C. (2000) Colonization and expansion of *Phragmites australis* in upper Chesapeake Bay tidal marshes. *Wetlands*, **20**, 280-299.
- Richburg, J.A., Patterson III, W.A. & Lowenstein, F. (2001) Effects of road salt and *Phragmites australis* invasion on the vegetation of a western Massachusetts calcareous lake-basin fen. *Wetlands*, **21**, 247-255.
- Rickey, M.A. & Anderson, R.C. (2004) Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 888-896.
- Rooth, J.E., Stevenson, J.C. & Cornwell, J.C. (2003) Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: the role of litter. *Estuaries*, **26**, 475-483.
- Saltonstall, K. (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Saltonstall, K. (2003) A rapid method for identifying the origin of North American *Phragmites* populations using RFLP analysis. *Wetlands*, **23**, 1043-1047.
- SPSS Inc. (2003) *SPSS, version 12.0*. SPSS Inc., Chicago.

- Talley, T.S. & Levin, L.A. (2001) Modification of sediments and macrofauna by an invasive marsh plant. *Biological Invasions*, **3**, 51-68.
- Trombulak, S.C. & Frissell, C.A. (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, **14**, 18-30.
- Vasquez, E.A., Glenn, E.P., Brown, J.J., Guntenspergen, G.R. & Nelson, S.G. (2005) Salt tolerance underlies the cryptic invasion of North American salt marshes by an introduced haplotype of the common reed *Phragmites australis* (Poaceae). *Marine Ecology Progress Series*, **298**, 1-8.
- Vasquez, E.A., Glenn, E.P., Guntenspergen, G.R., Brown, J.J. & Nelson, S.G. (2006) Salt tolerance and osmotic adjustment of *Spartina alterniflora* (Poaceae) and the invasive M haplotype of *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient. *American Journal of Botany*, **93**, 1784-1790.
- White, D.A., Hauber, D.P. & Hood, C.S. (2004) Clonal differences in *Phragmites australis* from the Mississippi River Delta. *Southeastern Naturalist*, **3**, 531-544.
- Wilcox, K.L., Petrie, S.A., Maynard, L.A. & Meyer, S.W. (2003) Historical distribution and abundance of *Phragmites australis* at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, **29**, 664-680.
- Windham, L. & Lathrop, R.G.Jr. (1999) Effects of *Phragmites australis* (common reed) invasion on aboveground biomass and soil properties in brackish tidal marsh of the Mullica River, New Jersey. *Estuaries*, **22**, 927-935.

Chapitre V

Conclusion générale

5 CONCLUSION GÉNÉRALE

La mise-en-place, l'utilisation et l'entretien de routes engendrent tout un lot de perturbations susceptibles d'initier ou de faciliter l'expansion d'espèces exotiques au sein du paysage d'une région. En ce sens, les corridors routiers jouent le rôle de vecteurs de propagation, puisque ce sont des structures qui permettent à des espèces de prendre de l'expansion à l'intérieur même de leur aire d'introduction. Dans cette thèse, une approche multi-échelle a permis d'établir une relation entre la dissémination d'une plante envahissante (le roseau commun) et l'expansion d'un réseau routier (celui du Québec). Cette thèse apporte des éléments en faveur de l'hypothèse de fluctuation des ressources (Davis *et al.*, 2000). Le réseau routier est en effet en partie responsable de la propagation du roseau exotique, car il fournit à la plante les ressources nécessaires à sa dissémination et sa croissance. De manière plus précise, cette thèse a permis 1) de connaître l'historique de la propagation du roseau exotique à l'échelle de la province du Québec, 2) d'identifier les structures du paysage qui influencent le plus la dissémination du roseau à une échelle régionale et 3) de déterminer en partie le rôle des routes dans la pénétration du roseau au sein de marais, à une échelle locale.

Dans un premier temps, des outils moléculaires ont été utilisés (Chapitre II) afin de différencier le génotype (indigène ou exotique) de spécimens d'herbier et de spécimens modernes de roseau commun, et de retracer par la suite l'historique de l'envahissement du roseau à travers la province du Québec. Cette reconstitution historique illustre de façon éloquente le concept « d'espèce dormante » (Groves, 2006). En effet, le roseau exotique ne s'est presque pas propagé entre le moment présumé de son introduction (vers 1916) et le début des années 1960. Il a fallu attendre l'expansion et l'amélioration (pavage) du réseau routier à l'échelle de la province pour constater la propagation rapide du génotype exotique dans la partie sud du Québec. Le génotype est donc resté « en dormance » tant et aussi longtemps qu'une ressource (les routes, agissant à la fois comme corridors et habitats) n'est soudainement devenue beaucoup plus disponible. L'hypothèse testée dans le Chapitre II, à savoir que le génotype exotique du roseau s'est

répandu au Québec à la faveur du développement massif du réseau autoroutier, est donc vérifiée.

Dans un deuxième temps, une cartographie de la présence du roseau commun à une échelle régionale (Haut-Saint-Laurent), effectuée à la suite d'une campagne de terrain intensive et à l'aide d'un système d'information géographique, a permis de circonscrire les principaux facteurs influençant la répartition du roseau le long des routes secondaires (Chapitre III). Ces analyses suggèrent que les routes constituent des corridors lumineux et humides propices à la dissémination à l'échelle d'une grande région d'une plante comme le roseau. Le Chapitre III met en relief, pour la première fois, l'influence du type de route en présence, du paysage environnant et du dépôt de surface sous-jacent sur la présence du roseau. Toutes les routes contribuent à la dissémination de la plante, mais pas toutes avec la même envergure. Le Chapitre III apporte également des éléments en faveur de l'hypothèse des ressources, puisque le roseau aurait probablement bien peu de chances de se propager au sein d'une région agricole et forestière sans la présence d'un vaste réseau de routes fournissant eau, lumière et espace à la plante. L'hypothèse testée dans le Chapitre III, à savoir que les routes d'un paysage sont d'autant plus envahies par le roseau exotique qu'on trouve dans ce paysage abondance de structures favorisant un grand ensoleillement, est donc également vérifiée, du moins si on l'analyse en fonction du niveau hiérarchique des routes (plus la route est large, plus elle est ensoleillée, plus elle sera bordée de roseau). Néanmoins, d'autres facteurs agissent probablement aussi de concert pour faciliter l'implantation et la propagation du roseau le long des routes, comme l'épandage de sel, la pollution par les nitrates, le trafic routier et les procédures d'entretien des fossés de drainage.

Dans un troisième temps, un système d'information géographique et des ensembles de photographies aériennes historiques ont permis de cartographier les colonies de roseau commun présentes dans des marais adjacents au réseau autoroutier du Québec et de déterminer de quelle manière ces marais ont été envahis par la plante (Chapitre IV). L'analyse historique a montré que le processus

d'invasion du roseau débute seulement après la construction d'une autoroute. Cela dit, le roseau ne se propage pas toujours des fossés de drainage de l'autoroute vers le marais adjacent. Dans au moins un des cas analysés, le roseau s'est d'abord installé au sein même du marais, et c'est de là qu'il a investi le fossé de drainage et la berge de l'autoroute voisine. Le Chapitre IV apporte lui aussi des éléments en faveur de l'hypothèse des ressources, puisque la mise-en-place de l'autoroute a permis la formation de niches écologiques favorables au roseau exotique, niches à partir desquelles le roseau a pu prendre de l'expansion (hors des emprises). Ainsi, l'hypothèse testée dans le Chapitre IV, à savoir que les routes constituent des voies de pénétration pour le roseau exotique au sein des marais adjacents, est partiellement vérifiée.

Si la thèse appuie de manière générale l'hypothèse des ressources, cette dernière n'explique probablement pas à elle seule tout le succès du roseau commun au Québec. Aucun chercheur n'a encore découvert, à ce jour, d'ennemi naturel (indigène à l'Amérique du Nord) de l'haplotype M du roseau. Si le roseau exotique n'est brouté par aucun phytophage d'importance, et si son état de santé n'est pas non plus affecté par un agent pathogène quelconque, cela lui confère un avantage compétitif indéniable par rapport aux autres plantes de marais. Les deux hypothèses (celle des ressources et celle des ennemis) ne sont donc probablement pas mutuellement exclusives. Blumenthal (2005) propose d'ailleurs une hypothèse qui les combine et qui stipule que l'absence d'ennemi et l'augmentation des ressources disponibles dans l'aire d'introduction jouent de concert pour favoriser le développement des invasions. Selon Blumenthal (2005), les espèces les plus adaptées à tirer rapidement profit des ressources disponibles (croissance rapide, forte production de biomasse) sont celles qui, en général, sont aussi les moins bien protégées de leurs ennemis (faible investissement métabolique pour le développement de moyens de défense, tissus fortement nutritionnels). Ce sont donc ces espèces qui tirent le plus d'avantages de l'absence de leurs ennemis lorsqu'on les introduit dans une nouvelle contrée. Si, de surcroît, elles ont accès à une quantité appréciable de ressources, elles risquent alors de proliférer de manière très rapide. Seule une étude exhaustive des

ennemis naturels de l'haplotype M du roseau commun (voir par exemple Casagrande, 2003, et Häfliger *et al.*, 2006) permettrait de jeter un peu de lumière sur cet autre aspect du problème du roseau.

La thèse présente un portrait spatio-temporel de la situation du roseau exotique au Québec. Les différents travaux qui ont été effectués sur le roseau depuis 2004 permettent aussi de circonscrire des recommandations concernant la prévention de l'envahissement et le contrôle de cette espèce là où elle est déjà présente. Il est d'abord suggéré de ne pas construire de routes nationales ou régionales près de milieux humides d'intérêt, puisque ce sont ces routes qui contribuent vraiment à la propagation du roseau au Québec. De la même manière, il faut éviter de paver une route sur le site d'un milieu humide d'intérêt, puisque les opérations de pavage favorisent la création d'un habitat propice à l'établissement d'une population de roseau. On peut par contre nuire à la propagation du roseau le long des routes en limitant son accès à la lumière, notamment en maintenant des lisières boisées en bordure des axes routiers ou en favorisant la plantation d'arbustes compétitifs près des fossés de drainage. Enfin, quelques mesures peuvent être prises pour empêcher la prolifération du roseau dans les marais, comme minimiser les interventions mécaniques perturbant les communautés végétales indigènes (ce qui favorise souvent alors le roseau) et gérer adéquatement le niveau d'eau, lorsque c'est possible (le maintenir constamment à plus d'un mètre au-dessus de la surface du sol).

Je souhaite que la thèse constitue la pierre d'assise de travaux plus appliqués sur le contrôle du roseau commun au bord des routes, dans le cadre d'un aménagement du territoire toujours plus soucieux de l'environnement. En effet, les nombreuses études sur la gestion du roseau exotique, notamment sur son éradication, se sont généralement limitées à des situations où la plante était déjà présente dans les milieux humides (Ailstock *et al.*, 2001, Teal & Peterson, 2005, Warren *et al.*, 2001). Ces études ont montré qu'éradiquer le roseau dans ces milieux est très difficile. Ainsi, plutôt que d'essayer de lutter contre le roseau exotique après-coup, c'est-à-dire une fois qu'il est bien implanté dans un milieu

humide, il serait sûrement plus judicieux d'étudier les moyens de lutte ou de contrôle de la plante lorsque celle-ci est encore confinée au sein de ses corridors de dissémination (le réseau routier). Vu que les connaissances à ce sujet sont encore très limitées, il est à mon sens urgent d'effectuer des études ciblées sur les moyens de lutte et de contrôle du roseau au sein même de son vecteur de dissémination.

5.1 RÉFÉRENCES

- Ailstock, M.S., Norman, C.M. & Bushmann, P.J. (2001) Common reed *Phragmites australis*: control and effects upon biodiversity in freshwater nontidal wetlands. *Restoration Ecology*, **9**, 49-59.
- Blumenthal, D. (2005) Interrelated causes of plant invasion. *Science*, **310**, 243-244.
- Casagrande, R.A, Balme, G. & Blossey, B. (2003) *Rhizedra lutosa*, a natural enemy of *Phragmites australis* in North America. *Estuaries*, **26**, 602-606.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**, 528-534.
- Groves, R.H. (2006) Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica*, **148**, 111-120.
- Häfliger, P., Schwarzländer, M. & Blossey, B. (2006) Impact of *Archanara geminipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae) on aboveground biomass production of *Phragmites australis*. *Biological Control*, **38**, 413-421.
- Teal, J.M. & Peterson, S. (2005) The interaction between science and policy in the control of *Phragmites* in oligohaline marshes of Delaware Bay. *Restoration Ecology*, **13**, 223-227.
- Warren, R.S., Fell, P.E., Grimsby, J.L., Buck, E.L., Rilling, G.C. & Fertik, R.A. (2001) Rates, patterns, and impacts of *Phragmites australis* expansion and effects of experimental *Phragmites* control on vegetation, macroinvertebrates, and fish within tidelands of the lower Connecticut River. *Estuaries*, **24**, 90-107.