



# **Comment la végétation des milieux humides du lac Saint-Pierre a-t-elle changé au cours des 15 dernières années?**

**Mémoire**

**Catherine Dubois**

**Maîtrise en aménagement du territoire et développement régional - avec  
mémoire**

Maître en aménagement du territoire et développement régional (M.ATDR)

Québec, Canada

# **Comment la végétation des milieux humides du lac Saint-Pierre a-t-elle changé au cours des 15 dernières années ?**

**Mémoire**

**Catherine Dubois**

Sous la direction de :

Claude Lavoie, directeur de recherche  
Raphaël Proulx, codirecteur de recherche

## Résumé :

La baisse des niveaux d'eau due aux changements climatiques affecte la végétation des milieux riverains. Le lac Saint-Pierre, au Québec, n'en fait pas exception. Cette étude a pour objectif principal de suivre l'évolution des communautés végétales des marais du lac Saint-Pierre entre 2000-2001 et 2015 afin de comprendre comment la composition en espèces végétales d'un milieu humide riverain se modifie en contexte de bas niveaux d'eau. Pour ce faire, les changements dans la composition végétale des milieux humides du lac Saint-Pierre ont été étudiés en comparant des relevés de végétation des années 2000 et 2001 à ceux effectués aux mêmes endroits en 2015. Au total, 147 espèces trouvées en 2015 dans 129 stations ont été analysées. L'élévation moyenne pondérée de chacune des espèces a été calculée pour chacune des périodes et comparée afin de mettre en lumière leur déplacement sur le territoire. Afin d'évaluer la progression des espèces introduites et indigènes, un modèle linéaire général sur un échantillon de 15 espèces représentatives a été réalisé. Les résultats montrent un déplacement des espèces facultatives (qui tolèrent l'assèchement du milieu) vers le centre du lac. Une augmentation du couvert végétal des espèces exotiques a été observée, plus particulièrement pour *Rorippa amphibia* et *Phalaris arundinacea*. Ces changements ont été détectés sur une période de temps relativement courte, soit sur 15 années, et risquent d'avoir un impact important sur le fonctionnement de l'écosystème.

## Table des matières

|                                                     |     |
|-----------------------------------------------------|-----|
| Résumé .....                                        | iii |
| Table des matières .....                            | iv  |
| Liste des tableaux .....                            | v   |
| Liste des figures .....                             | vi  |
| Remerciements .....                                 | vii |
| Introduction .....                                  | 1   |
| Changements climatiques et niveau d'eau .....       | 1   |
| Modification de la végétation .....                 | 2   |
| Le lac Saint-Pierre .....                           | 3   |
| Objectifs et hypothèses .....                       | 8   |
| Matériels et méthode .....                          | 9   |
| Modèle d'élévation du littoral .....                | 12  |
| Analyses quantitatives .....                        | 12  |
| Résultats .....                                     | 15  |
| Discussion .....                                    | 20  |
| Déplacement des espèces vers le centre du lac ..... | 20  |
| Espèces introduites .....                           | 22  |
| Les variables explicatives potentielles .....       | 24  |
| Conclusion .....                                    | 27  |
| Bibliographie .....                                 | 28  |
| Annexes .....                                       | 34  |
| Annexe I .....                                      | 34  |
| Annexe II .....                                     | 35  |
| Annexe III .....                                    | 36  |

## Liste des tableaux

Tableau 1 : Couvert végétal moyen (lorsque l'espèce est présente) et fréquence d'apparition pour dix espèces indigènes et cinq espèces introduites (\*) dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Les données sont rapportées séparément pour chaque période d'échantillonnage (2000-2001 et 2015)..... 18

Tableau 2 : Coefficients du modèle log-linéaire général associés à l'effet de la période d'échantillonnage (2000-2001 et 2015) pour le couvert de dix espèces et cinq espèces introduites (\*) dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Un coefficient  $> 1$  suggère une augmentation du couvert sur un intervalle de 15 ans, alors que le contraire est vrai si le coefficient est  $< 1$ . ..... 36

## Liste des figures

Figure 1 : Niveaux d'eau quotidiens du fleuve Saint-Laurent pour les mois de juin à août à la station de mesure de Sorel, entre 1980 et 2015 (Pêches et Océans Canada 2015). Les niveaux d'eau sont exprimés selon le Système canadien de référence CGVD28. Chaque point dans une ligne verticale représente un niveau d'eau journalier pour une année donnée. Le point le plus bas représente le niveau d'étiage de l'année. La droite du haut correspond au 90<sup>e</sup> percentile (les niveaux les plus hauts) et celle du bas le 10<sup>e</sup> percentile (les niveaux les plus bas)..... 7

Figure 2 : Cartographie des stations échantillonnées pour la végétation en 2000-2001 et en 2015 au lac Saint-Pierre, regroupées en trois différents secteurs, soit l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska (53 stations), la baie de Maskinongé (55) et la Pointe-Yamachiche (21)..... 10

Figure 3 : Comparaison des élévations moyennes pondérées des espèces végétales vasculaires (2000-2001 versus 2015) dans trois secteurs du lac Saint-Pierre. Les espèces sont regroupées selon un critère d'association à la saturation du sol en eau : les espèces facultatives (●) et les espèces obligatoires (○). La droite représente le ratio 1 : 1 entre l'élévation relative de 2000-2001 et celle de 2015, soit une absence de changement. Les espèces nommées sont celles étant le plus éloignées de la droite 1 : 1 soit : *Asclepias incarnata*, *Calamagrostis canadensis*, *Carex lacustris*, *Echinocystis lobata*, *Galium palustre*, *Impatiens capensis*, *Rorippa amphibia*, *Typha latifolia* et *Xanthium strumarium*. ..... 16

Figure 4 : Coefficients du modèle log-linéaire général associés à l'effet de la période d'échantillonnage (2000-2001 versus 2015) pour le couvert de dix espèces indigènes et cinq espèces introduites dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Un coefficient > 1 suggère une augmentation du couvert entre les deux périodes espacées de 15 ans, alors que le contraire est vrai si le coefficient est < 1. .... 19

Figure 5: Limite de sélection des espèces selon leur fréquence d'apparition totale. Les espèces au-dessus de la limite inférieure ont été sélectionnées pour être parmi celles les plus représentatives du lac Saint-Pierre. Cette sélection s'est faite conjointement avec les résultats de la figure 6. .... 34

Figure 6 : Limite de sélection des espèces selon leur fréquence d'apparition totale. Les espèces au-dessus de la limite inférieure ont été sélectionnées pour être parmi celles les plus représentatives du lac Saint-Pierre. Cette sélection s'est faite conjointement avec les résultats de la figure 5. .... 35

## Remerciements

Merci au Centre de la science de la biodiversité du Québec pour la bourse d'excellence qui m'a permis de participer au cours d'été international de 2016 portant sur les traits fonctionnels des plantes. Merci à M. Louis Desrochers pour sa précieuse assistance sur le terrain. Merci à M. Martin Jean pour sa contribution à la compréhension historique des sites et pour les données de 2000-2001, en plus de m'avoir fourni les données. Merci à M. Claude Lavoie et M. Raphaël Proulx pour leur support, leurs conseils et leur important rôle dans tout le projet. Merci à Mme Stéphanie Pellerin pour ses commentaires sur le projet. Merci à M. Guillaume Rheault pour son aide à l'identification botanique et pour les discussions sur le sujet. Merci à Mme Annie Saint-Louis pour son rôle à l'herbier Louis-Marie et son aide pour l'identification botanique. Merci à mon entourage pour leur support tout au long de ce projet si important à mes yeux. Ce mémoire a été financé grâce aux subventions de recherche du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada octroyées à Claude Lavoie et Raphaël Proulx.

# Introduction

## Changements climatiques et niveau d'eau

Depuis plusieurs années, les changements climatiques et leurs effets sont de plus en plus étudiés par la communauté scientifique. Leurs impacts s'amplifient avec le temps, tant au niveau de leur fréquence que de leur ampleur (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014). Les changements climatiques modifient les cycles hydrologiques ; le régime des précipitations et le débit des rivières sont modifiés par les changements globaux du climat de façon significative, que ce soit dans les régions arides, tropicales ou tempérées (Goudie 2006, Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2013, Intergovernmental Panel on Climate Change 2014).

Différents facteurs peuvent influencer le niveau des cours d'eau sous l'effet du réchauffement climatique. Par exemple, l'absence de glace en hiver dans les régions tempérées froides peut favoriser l'évaporation de l'eau au cœur même de la saison hivernale, ce qui a pour effet de diminuer l'ampleur des crues printanières et de favoriser de très bas niveaux d'eau pendant l'été (Lofgren et al. 2002, Croley 2003). De plus, le fait que la température soit plus élevée permet à une plus grande quantité d'eau d'être emmagasinée dans l'atmosphère. Cette plus grande quantité d'eau atmosphérique est corrélée avec une plus grande quantité de précipitations sur certaines régions, mais aussi à de plus grandes sécheresses pour les régions plus arides (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2013). Dans certains cas, les épisodes de pluie peuvent être plus intenses et vont donc saturer rapidement en eau la surface du sol. En conséquence, moins d'eau s'infiltre dans le sol. Lorsque l'eau des précipitations ne peut s'infiltrer, elle ruisselle directement et rapidement vers les cours d'eau. Elle sort rapidement du bassin versant, ce qui ne permet pas la recharge des nappes phréatiques. Aussi, les niveaux des cours d'eau diminuent, particulièrement en période d'étiage (Lambert 2011). Il est donc de plus en plus admis que les changements climatiques modifient de différentes façons le régime hydrologique des cours d'eau et, par conséquent, affectent la distribution de la végétation riveraine qui est sensible à ces changements (Hudon et al. 2005a).



## Modification de la végétation

Le niveau d'eau du réseau hydrologique peut modifier la composition en espèces de la végétation riveraine. La durée et l'amplitude des inondations, particulièrement au printemps, affectent la composition en espèces des rives et des milieux humides adjacents, car plusieurs espèces requièrent un niveau d'eau favorable pour leur germination ou leur croissance (Auble et al. 1994). Il a aussi été démontré que la structure des communautés végétales varie annuellement selon les niveaux d'eau (Hudon 1997, 2004). La variation du niveau d'eau peut, par exemple, affecter la composition et la diversité des plantes dans un milieu en provoquant un changement dans l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) disponible et en affectant la concentration de fer (Fe) toxique dans les sédiments (Lucassen et al. 2006). Le niveau d'eau va aussi induire des variations morphologiques chez certaines espèces riveraines. Il va influencer les successions végétales et déterminer la richesse en espèces du milieu (Fennessy et al. 1994).

Dans un contexte de changements climatiques qui engendreront dans certaines régions de bas niveaux d'eau, les probabilités que des plantes introduites envahissantes s'installent dans les milieux humides riverains sont élevées. Le niveau d'eau est en effet un facteur déterminant quant à leur installation, car il peut influencer leur colonisation en engendrant de nouvelles opportunités de germination (Wilcox et al. 2003, Hudon et al. 2005b). De plus, les bas niveaux d'eau peuvent aussi favoriser la propagation végétative (Wilcox et al. 2003, Hudon et al. 2005b). Le roseau commun (*Phragmites australis*) est un exemple d'espèce introduite envahissante en Amérique du Nord qui est favorisée lors de bas niveaux d'eau, car ses graines germent dans des conditions de sol humide, mais non inondé (Weisner & Ekstam 1993, Hudon 2004, Hudon et al. 2005b, Baldwin et al. 2010, Tulbure & Johnston 2010). De manière générale et dans les milieux humides du fleuve Saint-Laurent, il a été démontré que le couvert des espèces introduites est supérieur dans les sites où le niveau d'eau est plus bas que la surface du sol par rapport aux sites où le niveau est au-dessus de cette surface (Lavoie et al. 2003).

Une fois introduites, les espèces introduites peuvent fortement modifier leur environnement (Wilcox et al. 2002, Hudon 2004). Par exemple, en étant très compétitives, elles monopolisent les ressources en lumière et empêchent par le fait même l'installation d'autres

espèces en sous-étage. Les espèces introduites peuvent aussi produire une importante quantité de litière qui exondera peu à peu un milieu humide (Windham & Lathrop 1999, Rooth & Cornwell 2003). Dans ce contexte de bas niveau d'eau, certaines espèces plus tolérantes à cette situation risquent de proliférer, au contraire des espèces strictement aquatiques (Hudon 2004). Dans le futur, on peut émettre l'hypothèse que la composition en espèces des milieux humides riverains, ou la répartition spatiale des différentes communautés végétales, seront passablement transformées en réponse aux variations des niveaux d'eau consécutives aux changements climatiques, ce qui pourrait avoir des effets non négligeables sur la faune des marais et les processus écologiques qui s'y déroulent (Blossey et al. 2001, Lavoie et al. 2003, Hudon et al. 2010, Tougas-Tellier et al. 2015).

### Le lac Saint-Pierre

Dans l'Est du Canada, il est fort probable que les niveaux d'eau des Grands Lacs ne seront pas épargnés par les effets des changements climatiques (Magnuson et al. 1997, Lofgren et al. 2002, Croley 2003). Les Grands Lacs, et particulièrement le lac Ontario, sont la principale source d'eau du fleuve Saint-Laurent avec une contribution moyenne au débit de 7 500 m<sup>3</sup>/s, soit 77 % du débit du fleuve à l'entrée du lac Saint-Pierre, un élargissement du fleuve Saint-Laurent situé entre Sorel-Tracy et Trois-Rivières (La Violette 2004, Vis et al. 2007). Le débit du fleuve est non seulement influencé par les Grands Lacs, mais aussi par un barrage hydroélectrique à la hauteur de la ville de Cornwall qui le régularise en fonction de différents critères, surtout associés à la navigation commerciale (Carpentier 2003). Ces dernières années un nouveau modèle de régulation des débits du fleuve Saint-Laurent, présenté dans le *Plan 2014 de régulation pour le lac Ontario et le fleuve Saint-Laurent* de la Commission mixte internationale, est utilisé afin de mieux prendre en considération les conditions environnementales et la protection des rives (Commission mixte internationale, 2016). Quoiqu'il en soit, le barrage pourrait servir à amoindrir les impacts des changements climatiques, mais il ne pourra pas empêcher, à lui seul, la diminution des niveaux d'eau du fleuve Saint-Laurent si les prédictions des modèles climatiques se réalisent. Certains de ces modèles prédisent une diminution du niveau d'eau du fleuve de près 80 cm localement, surtout au printemps (Croley 2003). Cette perte importante en eau dans le système serait due

à l'augmentation de l'évaporation des Grands Lacs résultant de l'absence de glace en hiver (Croley 2003).

Un abaissement du niveau d'eau du fleuve risque d'avoir un impact particulièrement important sur le lac Saint-Pierre et ses milieux humides. Ce lac a une longueur d'environ 30 km et une largeur maximale de 13 km. Son débit provient à 92 % du fleuve (La Violette 2004). Le lac Saint-Pierre est très peu profond avec une moyenne de 3 m, à l'exception du chenal de navigation où la profondeur est d'un peu plus de 11 m sur une largeur maximale de 540 m (Morin & Côté 2003, Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec 2013). L'une de ses principales caractéristiques est sa très vaste plaine inondable qui peut atteindre une superficie de 14 000 ha lors des crues printanières (La Violette 2004). Cette importante superficie est normalement ennoyée à partir du mois d'avril pour une période pouvant aller jusqu'à neuf semaines (Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec 2013). Le niveau d'eau du lac atteint un maximum durant la fonte printanière de la neige et un minimum à la fin de l'été ; la différence entre ces moments quant au niveau est de l'ordre de 3 m (Morin & Côté 2003). Le lac Saint-Pierre contient environ 70 % des marais du fleuve Saint-Laurent (Hudon et al. 2005a). En 2010, les milieux humides du lac représentaient une superficie totale de 16 162 ha. Ceux-ci sont composés (Jean & Létourneau 2014) d'eaux peu profondes (8 %), de bas marais (32 %), de hauts marais (24 %), de marécages arbustifs (6 %) et de marécages arborescents (30 %).

Le lac Saint-Pierre, désigné en 2000 réserve de la biosphère par l'Organisation des Nations Unies pour l'éducation de la science et de la culture (UNESCO), est un site d'une importance mondiale pour sa flore et sa faune riches et diversifiées (de la Chenelière et al. 2014). On y trouve la plus importante héronnière connue au monde ainsi qu'une halte migratoire pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec 2013). Il représente aussi une importante valeur économique pour la pêche commerciale et sportive (de la Chenelière et al. 2014). En plus de constituer un énorme réservoir de biodiversité, les vastes marais du lac Saint-Pierre procurent plusieurs services écosystémiques, tels que la filtration de l'eau et la régularisation des crues. Toutefois, le lac Saint-Pierre est affecté par l'activité anthropique puisque le fleuve Saint-

Laurent est l'une des plus importantes voies de navigation en Amérique du Nord (Morin & Côté 2003). Un autre facteur anthropique important au lac Saint-Pierre est l'agriculture en zone inondable. De 1990 à 2000, 789 ha de marais et marécages ont été perdus au profit de l'agriculture (Jean & Létourneau 2011). Par contre, un gain de 1 873 ha de milieu humide a été observé pendant cette même période et est attribué à la baisse du niveau d'eau du lac (Jean & Létourneau 2011), ce qui a permis localement l'établissement des végétaux dans des zones devenues moins profondes. Les milieux du lac Saint-Pierre sont donc très dynamiques.

Les communautés végétales des berges du lac Saint-Pierre sont diversifiées. On y trouve de nombreuses espèces indigènes telles que *Bolboschoenus fluvialis*, *Sagittaria latifolia*, *Sparganium eurycarpum* et *Typha angustifolia*, ainsi que certaines espèces introduites envahissantes telles que *Butomus umbellatus*, *Lythrum salicaria*, *Phalaris arundinacea* et *Rorippa amphibia* (Delisle et al. 2003, Hudon 2004). L'assèchement périodique de certaines parties du lac Saint-Pierre au cours de l'été induit une forte diversité d'habitats (Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec 2013). Les zones d'eau peu profonde sont principalement colonisées par des espèces végétales aquatiques telles que *Elodea canadensis*, *Nymphaea odorata* et *Vallisneria* spp. Les bas marais sont pour leur part composés d'espèces émergentes. Les plantes aquatiques émergentes sont enracinées aux sédiments sous l'eau, ont une partie de leurs tiges rigides et leurs feuilles ou leurs fleurs poussent hors de l'eau (Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques 2016). *Bolboschoenus fluvialis* est un exemple de plante émergente qui peut créer des peuplements monospécifiques très denses. Pour ce qui est des hauts marais, ils sont principalement composés d'espèces de milieu plus sec, souvent des graminées. Dans le contexte d'inondation printanière du lac Saint-Pierre, des espèces émergentes telles que *Bolboschoenus fluvialis*, *Sparganium eurycarpum* ou *Typha angustifolia* peuvent cohabiter avec des espèces de milieux plus secs tels que *Leersia* spp. et *Spartina pectinata* qui s'installent plus tard, lorsque les niveaux d'eau sont plus bas comme pendant la période d'étiage, et ce, principalement dans la zone de transition entre le haut et le bas marais (Hudon et al. 2005a). Dans les zones qui s'assèchent plus rapidement, il y a présence de marécages arborés composés principalement d'*Acer saccharinum*, de *Laportea canadensis* et d'*Onoclea sensibilis*, ainsi que de marécages arbustifs composés de *Myrica gale* et de *Salix* spp.

Lors d'un inventaire réalisé en 2000 et 2001, 39 espèces introduites et 246 espèces indigènes de plantes vasculaires furent identifiées dans les milieux humides des berges du fleuve Saint-Laurent ou de son estuaire, de la frontière ontarienne jusqu'à Trois-Pistoles. Les espèces introduites représentaient alors 14 % de la flore des milieux humides. Dans la section du lac Saint-Pierre, 116 espèces végétales différentes furent identifiées dont 15 % étaient introduites. Dans ce même secteur, le couvert végétal occupé par les espèces introduites était de 27 % (par rapport au couvert total), ce qui était relativement peu élevé par rapport au lac Saint-Louis (près de Montréal) où la valeur pouvait atteindre 44 %, avec à peu près le même pourcentage d'espèces introduites dans la flore locale (Lavoie et al. 2003). Le fait que le lac Saint-Pierre ait un moins grand couvert en espèces introduites est probablement associé à des facteurs géographiques, c'est-à-dire l'éloignement des principaux centres urbains du Québec où ces plantes sont souvent introduites au départ (Lavoie et al. 2003).

Le niveau d'eau du lac Saint-Pierre est de plus en plus bas (Croley 2003, Hudon et al. 2005b). Il est possible de constater ce phénomène à la Figure 1. Cette baisse du niveau d'eau a eu pour effet de transformer une superficie de 1 064 ha de bas marais en hauts marais entre les années 1990 et 2002. De ce nombre, en 2002, 790 ha étaient dominés par *Phalaris arundinacea* et 9 ha par *Phragmites australis* (Jean & Létourneau 2011). Ces deux espèces végétales introduites envahissantes sont en effet favorisées dans des milieux où les niveaux d'eau sont plus bas (Hudon 2004, Tulbure & Johnston 2010). Le même phénomène de transformation des bas marais vers des hauts marais, probablement aussi causé par une baisse du niveau d'eau, est survenu entre les années 2002 et 2010 sur une superficie de 1 000 ha (Jean & Létourneau 2014). Il y a donc de forts risques que les espèces très compétitives et favorisées par de bas niveaux d'eau, pour plusieurs introduites, aient connu récemment une expansion de leurs populations.

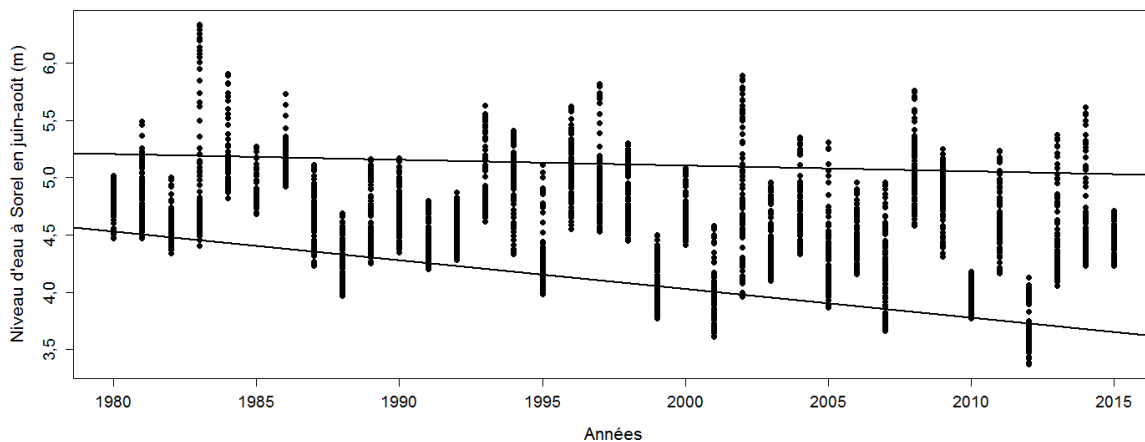


Figure 1 : Niveaux d'eau quotidiens du fleuve Saint-Laurent pour les mois de juin à août à la station de mesure de Sorel, entre 1980 et 2015 (Pêches et Océans Canada 2015). Les niveaux d'eau sont exprimés selon le Système canadien de référence CGVD28. Chaque point dans une ligne verticale représente un niveau d'eau journalier pour une année donnée. Le point le plus bas représente le niveau d'étiage de l'année. La droite du haut correspond au 90<sup>e</sup> percentile (les niveaux les plus hauts) et celle du bas le 10<sup>e</sup> percentile (les niveaux les plus bas).

La relation que les plantes ont avec leur environnement a un rôle dans la résistance des espèces aux changements du niveau d'eau. Les changements peuvent avoir un impact sur la survie des espèces dans le milieu en affectant leur reproduction ou, de manière indirecte, en facilitant l'établissement d'espèces introduites qui feront compétition (Olden & Rooney 2006). Ce processus favorise les plantes qui possèdent certains traits particuliers et peut faciliter l'invasion ou conduire à l'extinction de certaines espèces, ou l'homogénéisation de la végétation (McKinney & Lockwood 1999, Olden & Rooney 2006). Par exemple, dans un contexte de bas niveau d'eau, les espèces strictement aquatiques ou émergentes ayant une forte association à un certain niveau d'eau risquent d'être désavantagées par rapport à d'autres qui tolèrent davantage des niveaux plus fluctuants (Hudon 2004).

En somme, les communautés végétales du lac Saint-Pierre sont peut-être en voie de se transformer. On soupçonne que les espèces introduites envahissantes ont vu récemment leur abondance augmenter. Par contre, l'amplitude de cette expansion au cours des 15 dernières années n'est pas connue. Les espèces qui ont profité de ces conditions nouvelles ne sont pas identifiées ainsi que celles ayant été au contraire désavantagées.

## Objectifs et hypothèses

L'objectif principal de ce mémoire est de suivre l'évolution des communautés végétales des marais du lac Saint-Pierre entre 2000-2001 et 2015. Cela permettrait de mieux comprendre comment la composition en espèces végétales d'un milieu humide riverain se modifie en contexte de bas niveau d'eau. Pour ce faire, les changements de la composition végétale des milieux humides du lac Saint-Pierre ont été étudiés en comparant des relevés de végétation des années 2000 et 2001 à d'autres effectués aux mêmes endroits en 2015. L'année 2015 a été précédée d'une période où de très bas niveaux d'eau ont été fréquemment observés, notamment en 2001, 2007 et 2012 où le niveau d'étiage s'est trouvé sous la valeur de 4 m (Figure 1). Plus spécifiquement, les objectifs de l'étude sont :

- De vérifier s'il y a eu un déplacement des espèces facultatives aux milieux humides (qui tolèrent l'assèchement du milieu) vers le centre du lac Saint-Pierre entre 2000-2001 et 2015, donc dans des zones moins humides qu'avant.
- D'évaluer si le couvert et la fréquence d'apparition des espèces introduites et indigènes ont changé significativement entre 2000-2001 et 2015.

L'hypothèse principale qui a été testée dans ce mémoire est qu'il y a eu un changement significatif dans la composition végétale des milieux humides du lac Saint-Pierre depuis le début des années 2000. Les hypothèses plus spécifiques qui ont été testées sont :

- Suite à une succession d'étiages bas, l'aire de répartition des espèces facultatives s'est déplacée vers le bas marais depuis l'an 2000.
- La fréquence d'apparition et l'abondance relative des espèces introduites sont plus fortes en 2015 qu'en 2000-2001.

## Matériels et méthode

Évaluer les changements de végétation sur une période de 15 ans nécessite une base de données comparative. Les données sur la composition floristique des marais du lac Saint-Pierre proviennent d'un échantillonnage de la végétation effectué par Environnement et Changement climatique Canada en 2000 et 2001 à des fins de photo-interprétation. Les données n'ont donc pas été récoltées au départ pour étudier l'impact des fluctuations du niveau d'eau sur les plantes et la stratégie d'échantillonnage n'a pas été conçue en ce sens (voir Lavoie et al. 2003 pour plus de détails). Elles ont néanmoins été fort utiles pour faire le portrait de la flore introduite du lac Saint-Pierre (Lavoie et al. 2003).

Un rééchantillonnage des stations préalablement inventoriées au lac Saint-Pierre a été effectué en 2015. Trois secteurs du lac, ayant chacun un nombre suffisant de stations, ont été revisités. Ces trois secteurs sont l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska, la baie de Maskinongé et la Pointe-Yamachiche. On trouve dans ces secteurs un total de 129 stations d'échantillonnage (Figure 2).



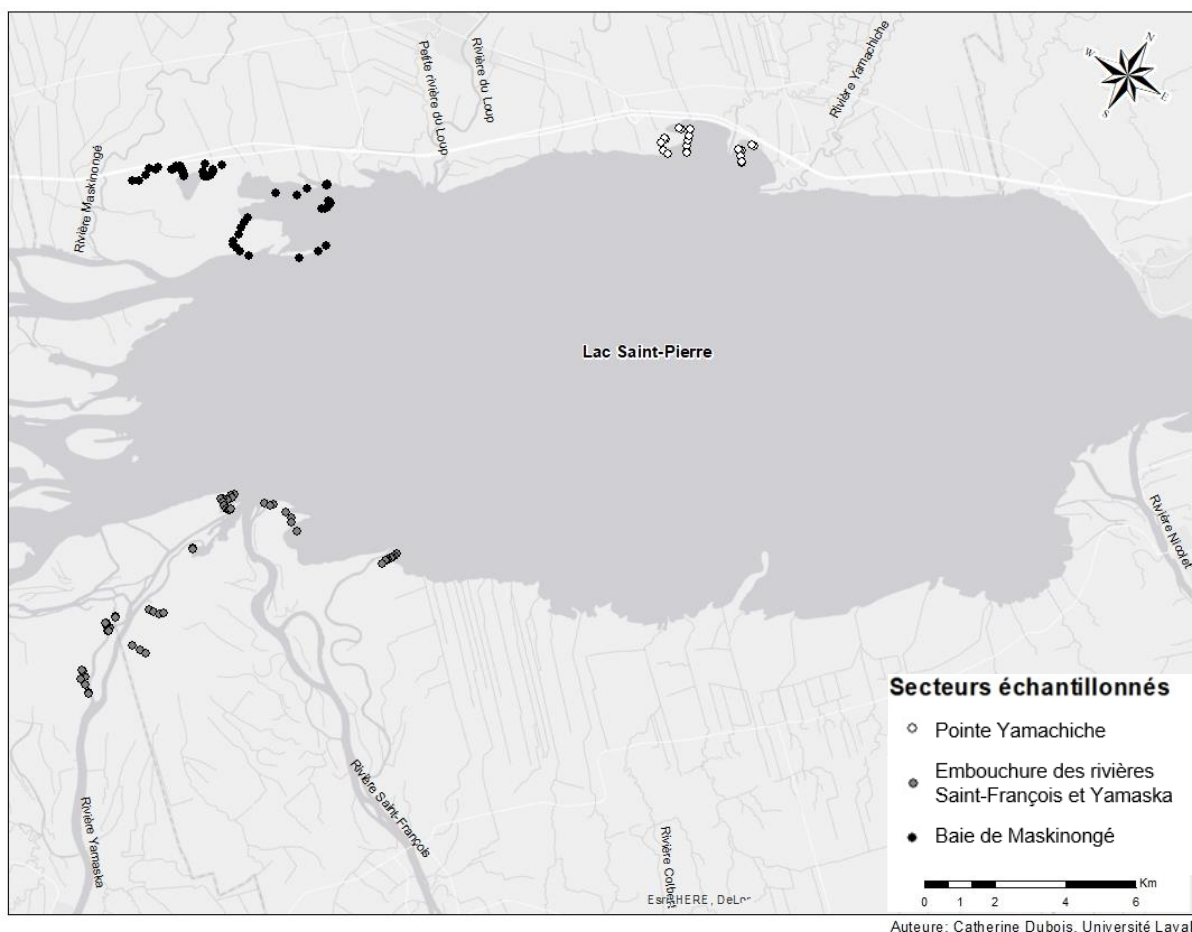


Figure 2 : Cartographie des stations échantillonnées pour la végétation en 2000-2001 et en 2015 au lac Saint-Pierre, regroupées en trois différents secteurs, soit l’embouchure des rivières Saint-François et Yamaska (53 stations), la baie de Maskinongé (55) et la Pointe-Yamachiche (21).

Les stations inventoriées en 2000-2001 ont été repérées sur le terrain grâce aux coordonnées prises à l’époque avec un système de positionnement géographique (SPG) d’une précision (10 à 50 m) qui, malheureusement, n’était pas celle des appareils actuels ( $\pm 5$  m). Afin de tenir compte de la phénologie des espèces végétales, l’inventaire des stations en 2015 a été fait selon la même séquence temporelle, soit à l’intérieur de sept jours de la date d’échantillonnage antérieure. Afin d’être le plus près possible de l’emplacement d’origine d’une station, une vérification visuelle de l’homogénéité du milieu était faite : la composition floristique devait être uniforme dans un rayon de 10 m autour de la coordonnée géographique. Les relevés floristiques antérieurs ainsi que les photographies d’archive étaient également utilisés pour sélectionner l’emplacement de la station d’échantillonnage de 2015 dans un

rayon maximal de 10 m autour du point de 2000-2001 relocalisé à l'aide du SPG. Après avoir décidé de l'endroit et noté ses coordonnées géographiques, la méthode d'échantillonnage de la végétation décrite par Lavoie et al. (2003) était de nouveau utilisée. Un quadrat de 25 m<sup>2</sup> (5 × 5 m) était délimité à l'aide d'une corde. Tous les végétaux vasculaires présents dans le quadrat étaient identifiés à l'espèce et classés par deux observateurs selon leur pourcentage de couvert projeté au sol à l'aide d'une échelle semi-quantitative. Les classes de couvert étaient les mêmes qu'en 2000-2001, soit : < 1 %, 1–5 %, 6–10 %, 11–25 %, 26–50 %, 51–75 % et 76–100 %. La médiane des classes de couvert a été utilisée dans le cadre des analyses quantitatives subséquentes. Les plantes pour lesquelles il n'était pas possible de faire une identification formelle ont été récoltées, pressées et séchées, puis identifiées en laboratoire ; les spécimens se trouvent aujourd'hui dans l'herbier Louis-Marie de l'Université Laval (QFA). La plus grande profondeur d'eau au sein de la station était mesurée au centimètre près à l'aide d'une tige graduée. Une valeur de zéro était enregistrée lorsque le niveau d'eau se situait sous la surface du sol.

Toutes les plantes ont été identifiées à l'espèce. Une harmonisation taxonomique des espèces présentes a ensuite été effectuée entre les deux périodes, suivant la nomenclature proposée par VASCAN (Brouillet et al. 2018). Certaines espèces ont été regroupées puisqu'elles sont très semblables et difficiles à différencier sur le terrain, ce qui laissait planer un doute sur la correspondance des données. En procédant à un regroupement, on pouvait ainsi réduire les risques de détection de différences significatives dans les couverts (2000-2001 versus 2015) qui n'étaient pas véritables. Les espèces ont été regroupées selon leur degré d'association au niveau d'eau, soit facultatives ou obligatoires. Les espèces facultatives tolèrent l'assèchement du milieu, alors que les espèces obligatoires requièrent en tout temps un sol saturé d'eau (Lichvar et al. 2012). Ce classement a été réalisé par le croisement de deux sources d'information, soit la liste des espèces du Gouvernement du Québec utilisée pour délimiter la ligne naturelle des hautes eaux par la méthode botanique experte (Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec 2015), ainsi que la *PLANTS Database* avec comme région de référence *Eastern Mountains and Piedmont* (Natural Resources Conservation Service 2016). Les espèces ont aussi été regroupées selon leur aire géographique d'origine (espèces introduites ou indigènes) en s'appuyant sur la liste mise à jour par Lavoie et al. (2012).

## Modèle d'élévation du littoral

Un modèle d'élévation est nécessaire afin de démontrer qu'à la suite d'une succession d'étiages bas, l'aire de répartition des espèces facultatives s'est déplacée vers le bas marais. Un modèle numérique d'élévation du littoral du lac Saint-Pierre a été réalisé par le comité Zone d'intervention prioritaire (ZIP) du lac Saint-Pierre grâce aux données LiDAR recueillies par Environnement et Changement climatique Canada en 2001. Ce modèle permet de comparer les élévations du littoral du lac Saint-Pierre en les corrigeant pour la pente naturelle du fleuve. Le modèle, d'une résolution de 25 m<sup>2</sup>, utilise la projection cartographique UTM zone 8 et le système de référence géodésique NAD83. Il est calé sur la ligne des hautes eaux de récurrence deux ans (Comité ZIP du lac Saint-Pierre 2016) et fournit des données d'élévation indépendante des niveaux d'eau observés à la date des échantillonnages.

## Analyses quantitatives

Des analyses quantitatives ont été effectuées afin de mettre en évidence les changements dans la végétation des marais du lac Saint-Pierre. D'abord, une ordination en coordonnées principales (distance de Bray-Curtis) a été réalisée sur la matrice *Station* × *Espèce* des couverts de végétation pour chaque période prise séparément (2000-2001 versus 2015). Les huit premiers axes des ordinations ont été utilisés dans le calcul d'une corrélation *Procrustes* entre les périodes. La corrélation *Procrustes* permet d'évaluer le degré d'association [0-1] entre deux matrices, ici entre deux périodes d'échantillonnage, dans la composition floristique observée à l'échelle des marais du lac Saint-Pierre. Le coefficient de corrélation *Procrustes* s'interprète de la même façon que la statistique *r* de la corrélation de Pearson. Les analyses ont été réalisées à l'aide de l'ensemble *Vegan* du logiciel *R* (R Core Team 2015, Oksanen et al. 2016).

Les élévations moyennes pondérées (ÉMP) ont été calculées pour chacune des espèces et pour chaque secteur et période. L'ÉMP d'une espèce *i* dans un secteur a été calculée avec l'équation suivante :

$$EMP_i = \sum_{n=1}^N \frac{p_{ni}}{\sum p_{ni}} e_n \quad [1]$$

où  $N$  est le nombre de stations dans un secteur,  $p_{ni}$  la médiane du couvert de l'espèce  $i$  à la station  $n$  et  $e_n$  l'élévation de la station  $n$  (voir la section concernant le modèle d'élévation du littoral). Seules les espèces présentes dans un minimum de quatre stations par secteur et période ont été considérées. Les ÉMP des espèces en 2000-2001 ont été comparées aux ÉMP obtenues en 2015 en examinant la déviation à la droite 1 : 1 (Savage & Vellend 2015). Enfin, les espèces ont été analysées sous le regard de leur association aux milieux humides (espèces facultatives ou obligatoires) afin d'évaluer l'hypothèse principale que ce sont les espèces facultatives qui répondent principalement à la baisse des niveaux d'eau du fleuve en colonisant les bas marais.

Afin d'évaluer la progression des espèces introduites dans l'ensemble des marais du lac Saint-Pierre sur un intervalle de 15 ans, un modèle linéaire général a été utilisé pour un sous-échantillon d'espèces introduites et indigènes. Les données utilisées permettaient d'appliquer le modèle linéaire général tout en respectant ses conditions d'application. Si l'on considère le couvert végétal comme une mesure d'abondance  $y_i$  de l'espèce  $i$  décrite par des variables prédictives  $x_i$  à travers un ensemble de  $n$  stations, le modèle linéaire général est donné par :

$$y_i | x_i \sim \text{Poisson}(\mu_i) \quad [2]$$

$$\mu_i = E(y_i | x_i) \quad [3]$$

$$\log(\mu_i) = x_i^T \beta \quad [4]$$

où  $\text{Poisson}(\mu_i)$  suit une distribution de Poisson de moyenne  $\mu_i$  et  $\beta$  est un vecteur représentant les coefficients du modèle. Les deux variables prédictives ( $x_i$ ) incluses dans le modèle linéaire généralisé sont la hauteur d'eau exprimée en polynôme de deuxième degré, afin de prendre en compte la non-linéarité des réponses végétales à la hauteur d'eau, ainsi que la période exprimée en variable binaire (0 = 2000-2001 ; 1 = 2015). Les modèles ont été ajustés aux données observées avec la fonction *glm* dans l'ensemble *stats* (R Core Team 2015). Les coefficients  $\beta$  ont été estimés séparément pour dix espèces indigènes et cinq espèces introduites. Plus spécifiquement, une évaluation comparative des coefficients du modèle associés à l'effet de la période a été effectuée. La sélection de ces espèces a été réalisée en fonction du couvert végétal et de la fréquence d'apparition. Les espèces avec un couvert total

additionné au-dessus de 700 et une fréquence totale de plus de 45 parcelles ont été sélectionnées (Annexe I). Les espèces indigènes sélectionnées pour ce travail ont été 1) *Acorus calamus*, 2) *Bolboschoenus fluviatilis*, 3) *Calamagrostis canadensis*, 4) *Equisetum fluviatile*, 5) *Impatiens capensis*, 6) *Nymphaea odorata*, 7) *Pontederia cordata*, 8) *Sagittaria latifolia*, 9) *Sparganium eurycarpum* et 10) *Typha angustifolia*. Le statut de cette quenouille (introduite ou indigène) est controversé et comme il n'y a pas d'indice clair à l'effet que cette espèce ait un comportement envahissant au lac Saint-Pierre, le statut indigène fut maintenu par prudence (Galen Smith, 2000). Les espèces introduites sélectionnées ont été 1) *Butomus umbellatus*, 2) *Hydrocharis morsus-ranae*, 3) *Lythrum salicaria*, 4) *Phalaris arundinacea* et 5) *Rorippa amphibia*.

## Résultats

En 2000-2001, on a trouvé 147 espèces de plantes vasculaires (128 indigènes, 19 introduites) dans les 129 stations d'échantillonnage du lac Saint-Pierre considérées dans ce travail. Ce nombre était de 146 espèces (124 indigènes, 22 introduites) en 2015. Le rapport espèces facultatives : espèces obligatoires était de 1,06 : 1 en 2000-2001 et de 1,03 : 1 en 2015. Si on considère plutôt pour le calcul du rapport la sommation de la médiane des couverts des unes et des autres, ce rapport qui était de 1 : 2,99 en 2000-2001 est passé à 1 : 2,15. Le rapport du couvert des espèces facultatives : espèces obligatoires par secteur est passé de 1 : 4,20 (2000-2001) à 1 : 2,53 (2015) à l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska, de 1 : 2,00 en (2000-2001) à 1 : 1,81 (2015) à la baie de Maskinongé et de 1 : 3,85 (2000-2001) à 1 : 2,15 (2015) à la Pointe-Yamachiche. On constate donc que de manière générale, les espèces obligatoires étaient moins nombreuses et abondantes en 2015 par rapport aux espèces facultatives.

La corrélation *Procrustes* des compositions floristiques dans les 129 stations du lac Saint-Pierre entre 2000-2001 et 2015 est de 0,53, ce qui donne une indication de l'ampleur du changement temporel dans la composition des communautés en dépit de l'imprécision associée à la localisation des stations. La corrélation *Procrustes* a été réalisée sur les huit premiers axes de l'analyse en coordonnées principales, qui expliquait respectivement 30 et 54 % de la variation dans les matrices de couvert en 2000-2001 et 2015.

Les ÉMP des espèces trouvées dans les trois secteurs du lac Saint-Pierre sont fortement regroupées autour de la droite 1 : 1 (Figure 3). Peu d'espèces s'éloignent sensiblement de la droite 1 : 1 dans les secteurs de la Pointe-Yamachiche et de la baie de Maskinongé. Cependant, les espèces facultatives de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska ont été trouvées à des élévations nettement inférieures en 2015 par rapport à 2000-2001.

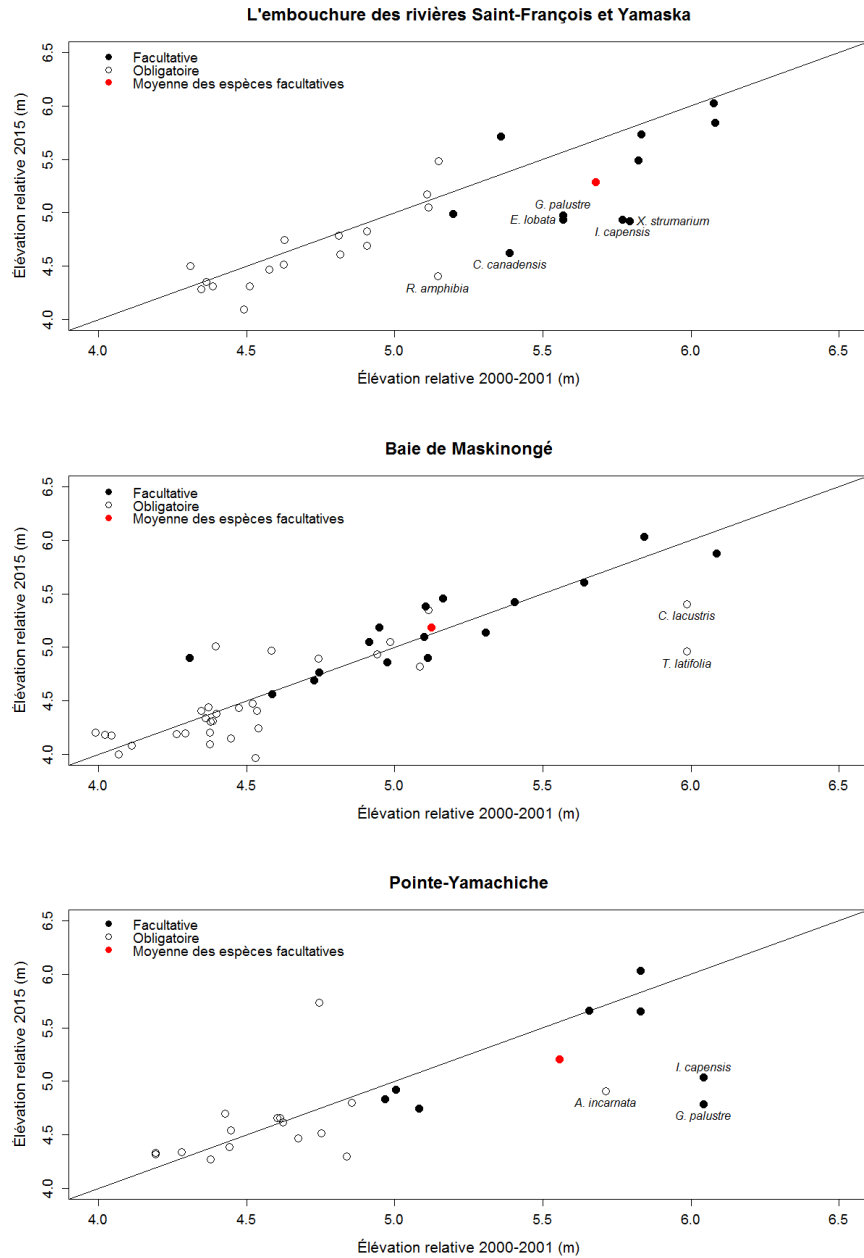


Figure 3 : Comparaison des élévations moyennes pondérées des espèces végétales vasculaires (2000-2001 versus 2015) dans trois secteurs du lac Saint-Pierre. Les espèces sont regroupées selon un critère d'association à la saturation du sol en eau : les espèces facultatives (●) et les espèces obligatoires (○). La droite représente le ratio 1 : 1 entre l'élévation relative de 2000-2001 et celle de 2015, soit une absence de changement. Les espèces nommées sont celles étant le plus éloignées de la droite 1 : 1 soit : *Asclepias incarnata*, *Calamagrostis canadensis*, *Carex lacustris*, *Echinocystis lobata*, *Galium palustre*, *Impatiens capensis*, *Rorippa amphibia*, *Typha latifolia* et *Xanthium strumarium*.

Le changement d'élévation moyenne pour l'ensemble des espèces facultatives dans les secteurs de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et de Pointe-Yamachiche entre 2000-2001 et 2015 est respectivement de  $-0,39$  et  $-0,35$  m. Pour ce qui est du secteur de la baie de Maskinongé, une différence de  $+0,06$  m a été détectée. Par ailleurs, il a été estimé que le littoral du lac Saint-Pierre dans les trois secteurs d'étude est caractérisé par une inclinaison ne dépassant pas  $0,1^\circ$  (Annexe II). Sur cette base, on peut donc estimer qu'un changement d'élévation de  $-0,39$  m se traduit par un déplacement horizontal moyen des espèces facultatives d'environ 230 m en direction du bas marais.

À deux exceptions près, chez les principales espèces, tant les espèces introduites qu'indigènes ont été détectées plus fréquemment en 2015 qu'en 2000-2001 (Tableau 1). Parmi les espèces introduites, *Rorippa amphibia* a été trouvée 17 fois en 2000-2001 et 63 fois en 2015, une augmentation de 271 %. À titre comparatif, l'espèce indigène avec la plus forte augmentation de fréquence d'apparition est *Sparganium eurycarpum*, qui a été trouvée 36 fois en 2000-2001 et 68 fois en 2015 (augmentation de 89 %). Par contre, au niveau du couvert végétal, la plupart des espèces introduites ont connu un changement à la hausse, au contraire de la plupart des espèces indigènes (Figure 4 ; Annexe III). Tous ces changements de couvert sont significatifs (sauf pour *Equisetum fluviatile*) au regard de l'intervalle de confiance. Il importe de mentionner que les coefficients des modèles statistiques associés au changement de couvert entre les deux périodes (2000-2001 versus 2015) prennent en compte la réponse des espèces aux hauteurs d'eau mesurées lors des inventaires sur le terrain. Tous les modèles statistiques incluaient un terme (polynôme de deuxième degré) permettant de modéliser le couvert végétal de l'espèce en fonction de la hauteur d'eau mesurée au site au moment de l'échantillonnage.



Tableau 1 : Critère d'association à la saturation du sol en eau, couvert végétal moyen (lorsque l'espèce est présente) et fréquence d'apparition pour dix espèces indigènes et cinq espèces introduites (\*) dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Les données sont rapportées séparément pour chaque période d'échantillonnage (2000-2001 et 2015).

| Espèce                            | Association à la saturation du sol en eau | Couvert (%) végétal moyen 2000-2001 | Couvert (%) végétal moyen 2015 | Fréquence d'apparition (nombre de sites) 2000-2001 | Fréquence d'apparition (nombre de sites) 2015 |
|-----------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| <i>Acorus calamus</i>             | Obligatoire                               | 15,8                                | 7,7                            | 18                                                 | 36                                            |
| <i>Bolboschoenus fluviatilis</i>  | Obligatoire                               | 30,3                                | 19,5                           | 59                                                 | 74                                            |
| <i>Butomus umbellatus</i> *       | Obligatoire                               | 28,1                                | 11,5                           | 31                                                 | 68                                            |
| <i>Calamagrostis canadensis</i>   | Facultative                               | 51,4                                | 37,9                           | 19                                                 | 18                                            |
| <i>Equisetum fluviatile</i>       | Obligatoire                               | 18,5                                | 9,4                            | 15                                                 | 37                                            |
| <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> * | Obligatoire                               | 7,6                                 | 6,3                            | 13                                                 | 29                                            |
| <i>Impatiens capensis</i>         | Facultative                               | 24,9                                | 5,2                            | 9                                                  | 23                                            |
| <i>Lythrum salicaria</i> *        | Facultative                               | 14,4                                | 13,7                           | 49                                                 | 69                                            |
| <i>Nymphaea odorata</i>           | Obligatoire                               | 30,1                                | 19,7                           | 34                                                 | 41                                            |
| <i>Phalaris arundinacea</i> *     | Facultative                               | 29,1                                | 50,8                           | 16                                                 | 23                                            |
| <i>Pontederia cordata</i>         | Obligatoire                               | 19,7                                | 6,3                            | 32                                                 | 27                                            |
| <i>Rorippa amphibia</i> *         | Obligatoire                               | 12,3                                | 8,8                            | 17                                                 | 63                                            |
| <i>Sagittaria latifolia</i>       | Obligatoire                               | 16,6                                | 23,3                           | 54                                                 | 79                                            |
| <i>Sparganium eurycarpum</i>      | Obligatoire                               | 29,7                                | 12,2                           | 36                                                 | 68                                            |
| <i>Typha angustifolia</i>         | Facultative                               | 41,5                                | 19,6                           | 34                                                 | 51                                            |

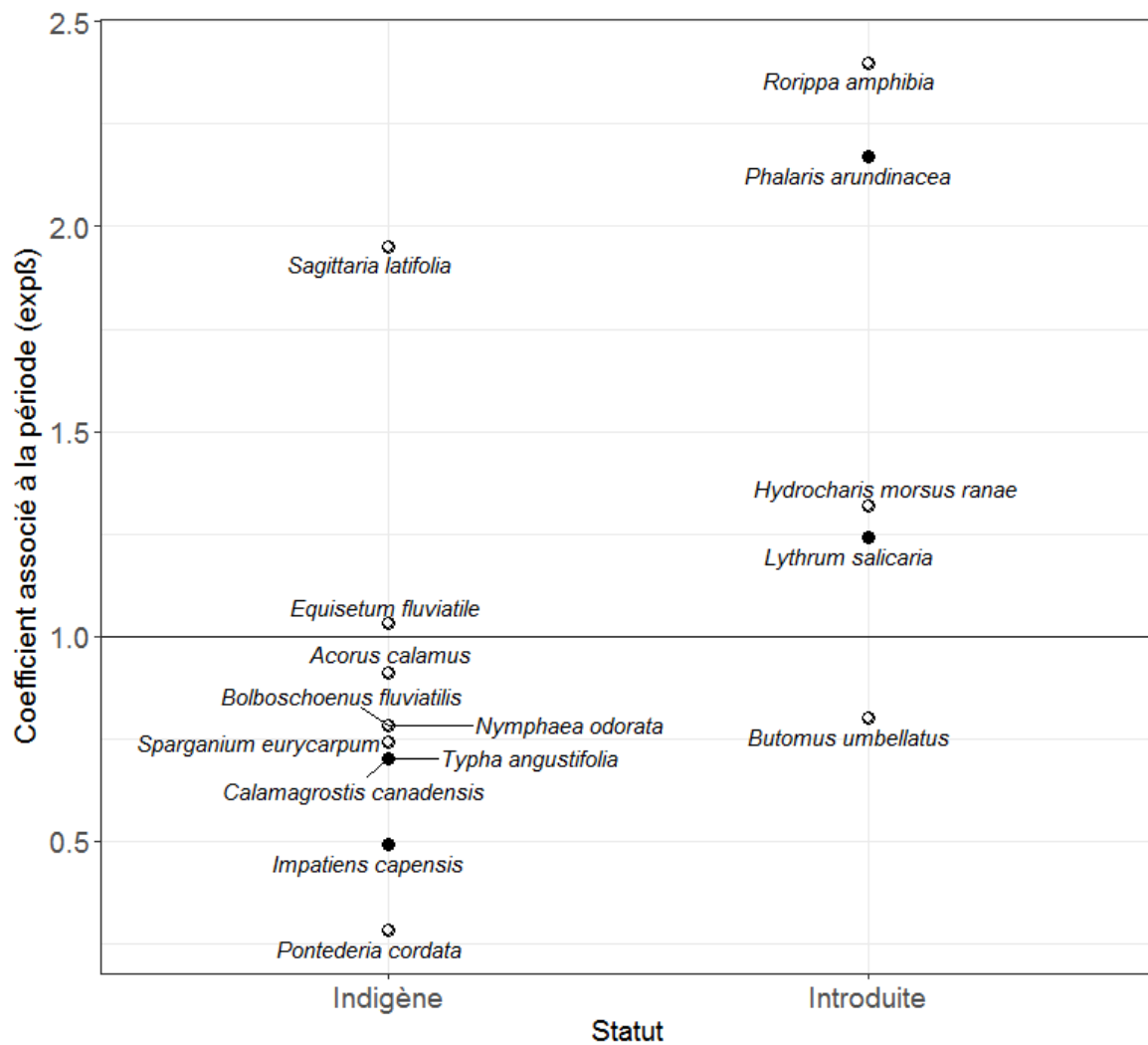


Figure 4 : Coefficients du modèle log-linéaire général associés à l'effet de la période d'échantillonnage (2000-2001 versus 2015) pour le couvert de dix espèces indigènes et cinq espèces introduites dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Un coefficient  $> 1$  suggère une augmentation du couvert entre les deux périodes espacées de 15 ans. C'est l'inverse si le coefficient est  $< 1$ . Les espèces sont regroupées selon un critère d'association à la saturation du sol en eau : les espèces facultatives (●) et les espèces obligatoires (○).

## Discussion

On observe des changements importants au niveau de la végétation des milieux humides riverains du lac Saint-Pierre en comparant les années 2000-2001 et 2015. En effet, on observe que l'aire de répartition des espèces facultatives s'est déplacée vers le bas marais depuis l'an 2000. De plus, la fréquence d'apparition et l'abondance relative des espèces introduites sont plus fortes en 2015 qu'en 2000-2001.

### Déplacement des espèces vers le centre du lac

Une augmentation du couvert relatif des espèces facultatives par rapport aux espèces obligatoires a été observée, ainsi que le déplacement des espèces facultatives vers le bas marais. Le rapport entre le couvert d'espèces facultatives et obligatoires est passé d'environ 1 : 3 à 1 : 2 entre 2000 et 2015 au lac Saint-Pierre. L'augmentation du rapport est plus marquée dans les secteurs de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et de Pointe-Yamachiche. Les espèces facultatives dans les secteurs de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et de Pointe-Yamachiche ont probablement progressé, en moyenne, de 230 m vers le centre du lac, donc vers des secteurs qui étaient plus humides il y a une quinzaine d'années qu'ils ne le sont présentement.

Des différences particulièrement remarquables ressortent au niveau des espèces. Deux espèces non obligatoirement associées à l'eau (facultatives), soit *Impatiens capensis* et *Galium palustre*, ont vraisemblablement progressé vers le bas marais dans deux des trois secteurs. Elles se sont respectivement déplacées, en élévation moyenne sur une période de 15 ans, de -1,01 et -1,26 m à Pointe-Yamachiche, de -0,83 et -0,59 m à l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et de 0,29 et -0,01 m à la baie de Maskinongé. Il importe de rappeler qu'une diminution de l'élévation moyenne de -1 m se traduit par un déplacement horizontal moyen de 573 m en direction du bas marais dans ce système d'étude. Or, ces deux espèces ont des stratégies de croissance et reproduction associées à un cycle de vie annuel. Cela est d'autant plus notable que 88% des espèces analysées (c'est-à-dire, celles présentes dans un minimum de quatre stations dans chaque secteur) sont pérennes (vivaces). Néanmoins, les mécanismes démographiques qui permettent aux deux espèces susmentionnées de coloniser le bas marais en périodes de bas étiages n'ont pas été élucidés.

L'absence de réponse dans l'élévation des espèces facultatives à baie de Maskinongé contraste pour sa part avec les résultats rapportés pour les autres secteurs. Une explication plausible repose sur le bassin d'espèces facultatives à baie de Maskinongé, incluant *I. capensis* et *G. palustre*, qui se situe plus près de la barre de 5 m d'élévation moyenne en 2000-2001, alors qu'il se trouve parfois au-dessus de 5,5 m dans les autres secteurs (Figure 3). Il est donc concevable que l'aire de répartition de ces deux espèces se soit déjà en partie déplacée vers le centre du lac dans le secteur baie de Maskinongé en 2000-2001.

D'autres facteurs, autres que les niveaux d'eau en période estivale, sont impliqués dans les processus de dissémination, de colonisation et de répartition des espèces végétales dans les milieux humides (Suding & Hobbs 2009). Néanmoins, les élévations moyennes pondérées entre 2000-2001 et 2015 montrent une forte concentration d'espèces autour de la droite 1 : 1, et cela pour les trois secteurs à l'étude. La majorité des espèces obligatoires considérées n'a donc pas répondu aux bas niveaux d'eau. Néanmoins, le protocole d'échantillonnage à stations fixes limitait possiblement notre capacité à détecter un déplacement des espèces obligatoires. Peu de stations d'échantillonnage étaient sous la barre de 4,5 m d'élévation. Ainsi, les espèces obligatoires qui se seraient déplacées dans cette direction (sous le 4,5 m d'élévation) n'ont pu être recensées en 2015.

Certaines espèces pérennes se sont néanmoins probablement déplacées vers le bas marais, notamment *Calamagrostis canadensis* et *Rorippa amphibia*. La première est une graminée indigène dominante qui possède des adaptations à un large spectre de conditions hydrologiques (Wetzel & van der Valk 2005). Par contre, l'espèce souffre de la compétition avec *Phalaris arundinacea*, une graminée introduite (Mulhouse & Galatowitsch 2003). Ainsi, il est possible que *C. canadensis* ne se soit pas déplacé *sensu stricto* vers le bas marais, mais qu'elle ait souffert d'une compétition accrue dans le haut marais où prolifère *P. arundinacea*. Le résultat net de ce phénomène serait une aire de répartition (son centroïde) qui se serait déplacée vers le bas marais, mais qui dans les faits résulterait moins de la colonisation de nouveaux espaces que de la disparition d'espaces occupés il n'y a pas si longtemps.

La seconde espèce pérenne à s'être probablement déplacée vers le bas marais, *Rorippa amphibia*, est une espèce introduite au Québec vers 1927 près du lac Saint-Pierre (Delisle et

al. 2003). Selon les inventaires, sa fréquence d'apparition au lac Saint-Pierre a augmenté de 271 % entre 2000-2001 et 2015. De plus, sa répartition s'est apparemment déplacée vers le centre du lac pendant la même période, particulièrement dans le secteur de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska (l'espèce se retrouve en moyenne 0,74 m plus bas en altitude en 2015). *Rorippa amphibia* est une espèce résistante aux conditions submergées temporaires (Akman et al. 2012, Sasidharan et al. 2013). Cette caractéristique lui permet de survivre dans des milieux dont les niveaux d'eau sont très variables. De plus, elle possède la capacité de disséminer ses diaspores jusqu'à 300 m de distance en une seule année (Geertsema 2005). Elle peut aussi coloniser de nouveaux sites à l'aide de fragments de racine (Sasidharan et al. 2013). Les observations sur le terrain portent à croire que *R. amphibia* est actuellement en phase d'expansion au lac Saint-Pierre et dans d'autres secteurs du fleuve Saint-Laurent.

### Espèces introduites

Les résultats de l'inventaire suggèrent une augmentation du couvert des espèces introduites en comparaison aux espèces indigènes les plus communes entre 2000-2001 et 2015. Le couvert a augmenté pour quatre des cinq espèces introduites, à l'exception de *Butomus umbellatus*. Le couvert de *Phalaris arundinacea* et de *Rorippa amphibia* a plus que doublé entre 2000-2001 et 2015. *Phalaris arundinacea* est une plante vasculaire considérée parmi les plus envahissantes en Amérique du Nord (Barnes 1999, Lavoie et al. 2005). Elle est reconnue pour former des peuplements denses et ses graines constituent une composante importante des réservoirs de semences des milieux humides (Landgraff & Junttila 1979, Odland & Del Moral 2002). Les milieux riverains sont vulnérables à l'envahissement par *P. arundinacea* car les perturbations induites par le changement des niveaux d'eau, ou la sédimentation, lui offrent des opportunités de colonisation (Barnes 1999). C'est une espèce qui répond bien à la baisse de niveau d'eau en germant et en ayant une bonne croissance. De plus, sa grande taille et sa croissance clonale dense excluent rapidement les autres espèces du milieu. Ses rhizomes souterrains vigoureux jouent aussi un rôle dans sa propagation végétative agressive (Coops et al. 1996, Kätterer & Andrén 1999, Lavergne & Molofsky 2004). Ces caractéristiques font de *P. arundinacea* un compétiteur efficace vis-à-vis d'espèces telle que *C. canadensis* (Barnes 1999, Lavergne & Molofsky 2004). Par contre, et

contrairement à *R. amphibia*, le centroïde de l'aire de répartition de *P. arundinacea* ne semble pas avoir progressé vers le bas marais. Cela s'expliquerait par la tolérance des deux espèces à la saturation en eau du milieu ; *R. amphibia* est classée obligatoire et *P. arundinacea* facultative. À la lumière des données récoltées dans le présent projet, *P. arundinacea* ne coloniserait pas aisément le bas marais dans les conditions hydrologiques actuelles.

Chez les trois autres espèces introduites considérées ici, soit *Butomus umbellatus*, *Hydrocharis morsus-ranae* et *Lythrum salicaria*, le couvert végétal a trop peu augmenté ou diminué pour être interprétable. D'ailleurs, aucune de ces trois espèces n'est reconnue pour induire une forte compétition interspécifique envers les espèces indigènes du Québec (Lavoie 2019).

Le couvert des espèces indigènes est pour sa part demeuré stable, ou a diminué, sauf pour *Sagittaria latifolia* dont le couvert a augmenté. La diminution du couvert végétal d'une majorité d'espèces indigènes les plus communes au lac Saint-Pierre soutient l'hypothèse de départ qui énonce une réduction de l'abondance des espèces obligatoirement associées à l'eau. Or, huit des dix espèces indigènes considérées sont des espèces obligatoires. Parmi les espèces facultatives, le cas de *C. canadensis* et *I. capensis* a été abordé dans les sections précédentes.

De façon contrastée, les données indiquent que le couvert de *Sagittaria latifolia* a augmenté de 140 % et sa fréquence d'apparition de 145 % au lac Saint-Pierre entre 2000-2001 et 2015. Des observations sur le terrain en 2017 et 2018 tendent à confirmer cette tendance pour les secteurs de baie de Maskinongé et de Pointe-Yamachiche (R. Proulx, observation personnelle). *Sagittaria latifolia* est une espèce qui présente différentes formes de croissance en fonction des niveaux d'eau, ce qui lui confère une forte capacité d'adaptation. Ses trois formes de feuilles spécialisées sont des feuilles submergées, flottantes ou érigées (Dorken & Barrett 2004). Ces différents types de feuilles favorisent sa survie et sa propagation dans des environnements hétérogènes, car ils permettent à l'espèce d'utiliser au mieux son énergie pour former des structures adaptées à l'environnement local, et donc au niveau d'eau en présence (Grime & Mackey 2002). Les zones humides du lac Saint-Pierre sont justement hétérogènes, surtout en raison des baisses de niveau d'eau. Elles forment donc des

environnements idéaux pour les plantes à grande plasticité morphologique comme la sagittaire (Santamaría 2002).

### Les variables explicatives potentielles

Le déplacement des espèces facultatives vers le bas marais et l'augmentation du couvert des espèces introduites peuvent s'expliquer par la baisse des niveaux d'eau en période estivale au lac Saint-Pierre. Les espèces facultatives des secteurs de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et de Pointe-Yamachiche ont montré une plus grande réactivité que celles du secteur de la baie de Maskinongé. Les déplacements vers le bas marais enregistrés dans les deux premiers secteurs concordent avec le contexte de bas étiages récurrents. Il faut toutefois noter que le niveau d'eau du lac Saint-Pierre en 2001 était particulièrement bas alors que les niveaux d'eau des années 2000 et 2015 se situaient dans la normale (Figure 1). Le bas niveau de l'année 2001 a pu favoriser la colonisation des espèces facultatives vers les bas marais et donc limiter la capacité de détection de ces changements en 2015. Une explication à l'absence de changement dans l'aire de répartition des espèces facultatives à la baie de Maskinongé serait qu'une plus grande proportion de sites d'échantillonnage fut inventoriée en 2001 (une année de très bas niveaux d'eau) plutôt qu'en 2000, contrairement aux autres secteurs. Les sites de 2001 représentent 54 % des sites de la baie de Maskinongé, 8 % des sites de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska et aucun des sites de Pointe-Yamachiche.

Les résultats observés dans le cadre de l'actuel projet sont conservateurs, en ce sens que les impondérables associés à la stratégie d'échantillonnage (niveaux d'eau lors des années de référence, répartition spatiale des sites, placement des parcelles) ont peut-être atténué la capacité à détecter les changements anticipés. Par ailleurs, l'analyse des données s'est faite de manière à minimiser l'effet à court terme des fluctuations des niveaux d'eau sur la structure et la composition des communautés végétales dans les marais du lac Saint-Pierre. D'abord, les analyses se sont intéressées aux espèces les plus communes afin de limiter les biais de détection. Ensuite, le calcul d'une élévation moyenne pondérée a permis de trouver la position moyenne de chaque espèce dans un secteur et ainsi d'atténuer les effets locaux. Enfin, l'analyse des changements de couvert par espèce pour l'ensemble du lac incluait un

polynôme de deuxième degré pour la profondeur d'eau dans le site au moment de l'inventaire. Ces variables ont permis de contrôler l'effet du niveau d'eau sur le couvert végétal de l'espèce.

Les niveaux d'eau sont connus pour influencer la végétation des milieux humides riverains de deux manières, soit sur le court terme (niveau d'eau de l'année) ou sur le long terme (niveaux récurrents). Le niveau d'eau de l'année va influencer la distribution des plantes en jouant sur la concentration des nutriments disponibles pour les plantes en condition d'anaérobie et peut ainsi empêcher certaines espèces de germer, ou au contraire les favoriser (Lyon et al. 1986). De plus, il va aussi modifier l'intensité lumineuse disponible pour les plantes et donc influencer leur croissance (Middelboe & Markager 1997). Lors de niveaux élevés, les espèces moins tolérantes à une aussi forte humidité, comme les espèces facultatives, ne pourront pas bien croître (et inversement). À plus long terme, l'analyse des niveaux d'eau quotidiens du fleuve Saint-Laurent pour les mois de juin à août entre 1980 et 2015 pointe en direction de trois tendances lourdes (Figure 1). D'abord, l'augmentation de la fréquence de récurrence des bas niveaux d'eau pourrait favoriser l'établissement et le maintien de nouvelles espèces dans le bas marais. En effet, il a été démontré que la déshydratation due à des niveaux d'eau plus bas a pour effet de changer la composition de la végétation avec un décalage de seulement deux ans (Wilcox & Nichols 2008). Par ailleurs, la superficie du littoral exondée en période estivale au lac Saint-Pierre a augmenté au cours des 35 dernières années en raison d'étiages particulièrement bas (Hudon et al. 2018). En conséquence, certaines sections des marais du lac Saint-Pierre sont aujourd'hui exondées sur des périodes plus longues que par le passé. La durée de l'inondation est justement l'une des variables déterminantes quant à la réponse de la végétation (Auble et al. 1994). L'impact combiné de ces trois phénomènes (bas niveaux d'eau plus fréquents, augmentation des superficies exondées et augmentation des périodes asséchées) pourrait expliquer pourquoi certaines espèces dites facultatives réussissent à coloniser le bas marais (Nilsson & Svedmark 2002, Wilcox & Nichols 2008, Hudon et al. 2018).

La dynamique sédimentaire est un autre facteur à prendre en considération afin de comprendre les changements dans la structure et la composition des communautés végétales. Les pratiques agricoles dans le bassin versant sont une source importante de sédiments et de



nutriments dans les cours d'eau, ce qui a pour effet de modifier la dynamique végétale des berges (Giroux et al. 2016). Il faut donc considérer la possibilité que la dynamique sédimentaire ait favorisé un relèvement du littoral à la sortie des principaux affluents. Au lac Saint-Pierre, ces affluents sont la rivière Yamachiche dans le secteur de Pointe-Yamachiche et les rivières Yamaska et Saint-François dans le secteur de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska. Cette grande quantité de sédiments dans les marais riverains du lac Saint-Pierre favorise un relèvement du littoral et l'implantation d'une végétation davantage associée aux sols plus fréquemment exondés (Conseil de gouvernance de l'eau des bassins versants de la rivière Saint-François 2015, Hudon et al. 2017). Un relèvement du littoral pourrait donc engendrer des résultats tels que ceux observés dans la présente étude. Le relèvement du littoral à certains endroits se traduirait aussi par une expansion rapide des espèces clonales agressives dans les zones humides en aval (Zedler & Kercher 2004). Néanmoins, un certain nombre d'éléments suggèrent que la dynamique sédimentaire n'est pas le principal facteur expliquant les résultats de la présente étude. En effet, une comparaison du modèle de 2001 avec des données Lidar obtenues en 2016 pour le secteur de l'embouchure des rivières Saint-François et Yamaska montre une correspondance presque parfaite entre les deux versions (R. Proulx, observations personnelles). Les quelques endroits qui affichent un relèvement du littoral plus significatif n'ont pas été échantillonnés dans le cadre de la présente étude. Il importe aussi de rappeler que ce sont surtout les espèces facultatives qui ont montré un déplacement de leur aire de répartition, alors que le centroïde des espèces obligatoires n'a pas bougé. L'impact de la sédimentation sur les espèces n'étant pas restreint aux espèces facultatives, l'interprétation la plus parcimonieuse de nos résultats demeure celle associée à la fréquence de récurrence des bas niveaux d'eau en période estivale.

## Conclusion

Avec ce projet, nous cherchions à mieux comprendre comment les communautés végétales du milieu complexe qu'est le lac Saint-Pierre ont évolué au cours de la période 2000-2015. Ainsi, on observe un déplacement des espèces facultatives vers le bas marais et une augmentation du couvert chez les espèces introduites, probablement au détriment de certaines espèces indigènes. Ces résultats s'expliquent par la diminution des niveaux d'eau à l'étiage et l'expansion toujours en cours de deux espèces introduites dans le littoral du lac Saint-Pierre (*Phalaris arundinacea* et *Rorippa amphibia*). Ces changements ont été détectés sur une période de temps relativement courte, soit sur 15 années, et risquent d'avoir un impact important sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet, une végétation avec une plus grande quantité d'espèces introduites envahissantes risque d'avoir un impact prononcé sur la structure trophique des terres humides en influençant les consommateurs primaires qui affecteront à leur tour les consommateurs secondaires (McCary et al. 2016). Les modifications détectées dans le couvert végétal sur une période de 15 ans permettront de mieux prédire l'évolution de la végétation dans le contexte de très bas étiages, une situation appelée à devenir de plus en plus fréquente dans un contexte mondial de réchauffement climatique (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2013, Intergovernmental Panel on Climate Change 2014). Les milieux humides du lac Saint-Pierre semblent néanmoins démontrer une certaine résistance aux pressions environnementales. Le bassin particulièrement riche en espèces (près de 100 espèces floristiques), par ailleurs dominé par des espèces pérennes, confère au lac une forte capacité d'adaptation et de réorganisation des communautés végétales. Néanmoins, la tendance actuelle vers des bas niveaux d'eau plus fréquents, l'augmentation des superficies exondées et des périodes asséchées dans le littoral du lac Saint-Pierre appelle à la vigilance.

## Bibliographie

- Akman, M., A. V. Bhikharie, E. H. McLean, A. Boonman, E. J. W. Visser, M. E. Schranz & P. H. van Tienderen, 2012. Wait or escape? Contrasting submergence tolerance strategies of *Rorippa amphibia*, *Rorippa sylvestris* and their hybrid. *Annals of Botany*, 109: 1263–1276. Oxford University Press.
- Auble, G. T., J. M. Friedman & M. L. Scott, 1994. Relating riparian vegetation to present and future streamflows. *Ecological Applications*, 4: 544–554.
- Baldwin, A. H., K. M. Kettenring & D. F. Whigham, 2010. Seed banks of *Phragmites australis*-dominated brackish wetlands: Relationships to seed viability, inundation, and land cover. *Aquatic Botany*, 93: 163–169.
- Barnes, W. J., 1999. The rapid growth of a population of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) and its impact on some riverbottom herbs. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 126: 133–138.
- Blossey, B., L. C. Skinner & J. Taylor, 2001. Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1787–1807.
- Brouillet, L., F. Coursol, S. J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle & P. Desmet, 2018. VASCAN, the database of vascular plants of Canada. Site internet <http://data.canadensys.net/vascan/> [dernier accès : 2016].
- Carpentier, A., 2003. La régularisation du Saint-Laurent. *Naturaliste Canadien*, 127 (2): 102–113.
- Comité ZIP du lac Saint-Pierre, 2016. Modèle numérique d'altitude de la plaine inondable du lac Saint-Pierre standardisée en fonction de la cote de niveaux d'eau de récurrence 2 ans à Sorel. Comité ZIP du lac Saint-Pierre, Louiseville.
- Commission mixte internationale, 2016. Plan 2014 de régularisation pour le lac Ontario et le fleuve Saint-Laurent. Recueil d'information. Commission mixte internationale, Ottawa et Washington.
- Conseil de gouvernance de l'eau des bassins versants de la rivière Saint-François, 2015. Amélioration de l'accès à des sites de reproduction pour la perchaude (*Perca flavescens*) du lac Saint-Pierre et de ses tributaires. Conseil de gouvernance de l'eau des bassins versants de la rivière Saint-François, Sherbrooke.
- Coops, H., F. W. B. van den Brink & G. van der Velde, 1996. Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient. *Aquatic Botany*, 54: 11–24.
- Croley, T. E. I., 2003. Great Lakes climate change hydrologic impact assessment I.J.C. Lake Ontario-St. Lawrence river regulation study. United States Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Great Lakes Environmental Research Laboratory, Ann Arbor, Michigan.
- de la Chenelière, V., P. Brodeur & M. Mingelbier, 2014. Restauration des habitats du lac Saint-

- Pierre : un prérequis au rétablissement de la perchaude. *Naturaliste canadien*, 138 (2): 50–61.
- Delisle, F., C. Lavoie, M. Jean & D. Lachance, 2003. Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, 30: 1033–1042.
- Dorken, M. E. & S. C. H. Barrett, 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): A clonal aquatic plant. *Journal of Ecology*, 92: 32–44.
- Fennessy, M. S., J. K. Cronk & W. J. Mitsch, 1994. Macrophyte productivity and community development in created freshwater wetlands under experimental hydrological conditions. *Ecological Engineering*, 3: 469–484.
- Galen Smith, S. Typhaceae A. L. Jussieu. *Flora of North America*. Flora of North America Editorial Committee, 2000.
- Geertsema, W., 2005. Spatial dynamics of plant species in an agricultural landscape in the Netherlands. *Plant Ecology*, 178: 237–247.
- Giroux, I., S. Hébert & D. Berryman, 2016. Qualité de l'eau du Saint-Laurent de 2000 à 2014: paramètres classiques, pesticides et contaminants émergents. *Naturaliste canadien*, 140 (2): 26–34.
- Goudie, A. S., 2006. Global warming and fluvial geomorphology. *Geomorphology*, 79: 384–394.
- Grime, J. P. & J. M. L. Mackey, 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 16: 299–307.
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, 2013. *Changement climatiques 2013 : Les éléments scientifiques*. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, Saint-Aubin. Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014. *Climate change 2014: Synthesis report*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Genève.
- Hudon, C., 1997. Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2853–2865.
- Hudon, C., 2004. Shift in wetland plant composition and biomass following low-level episodes in the St. Lawrence River: Looking into the future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 603–617.
- Hudon, C., A. Armellin, P. Gagnon & A. Patoine, 2010. Variations in water temperatures and levels in the St. Lawrence River (Québec, Canada) and potential implications for three common fish species. *Hydrobiologia*, 647: 145–161.
- Hudon, C., P. Gagnon, J.-P. Amyot, G. Létourneau, M. Jean, C. Plante, D. Rioux & M. Deschênes, 2005a. Historical changes in herbaceous wetland distribution induced by hydrological conditions in Lake Saint-Pierre (St. Lawrence River, Quebec, Canada). *Hydrobiologia*, 539: 205–224.
- Hudon, C., P. Gagnon & M. Jean, 2005b. Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, 12: 347–

- Hudon, C., P. Gagnon, M. Rondeau, S. Hébert, D. Gilbert, B. Hill, M. Patoine & M. Starr, 2017. Hydrological and biological processes modulate carbon, nitrogen and phosphorus flux from the St. Lawrence River to its estuary (Quebec, Canada). *Biogeochemistry*, 135: 251–276. Springer.
- Hudon, C., M. Jean & G. Létourneau, 2018. Temporal (1970–2016) changes in human pressures and wetland response in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Science of the Total Environment*, 643: 1137–1151.
- Jean, M. & G. Létourneau, 2011. Changements dans les milieux humides du fleuve Saint-Laurent de 1970 à 2002. Environnement Canada, Direction générale des sciences et de la technologie, Monitoring et surveillance de la qualité de l'eau, Région du Québec, Rapport technique numéro 511, Montréal.
- Jean, M. & G. Létourneau, 2014. Les milieux humides en eau douce, 3<sup>e</sup> édition. Environnement Canada, Direction générale des sciences et de la technologie, Monitoring et surveillance de la qualité de l'eau, Région du Québec, Montréal.
- Kätterer, T. & O. Andren, 1999. Growth dynamics of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) and its allocation of biomass and nitrogen below ground in a field receiving daily irrigation and fertilisation. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 54: 21–29.
- La Violette, N., 2004. Les lacs fluviaux du Saint-Laurent : hydrologie et modifications humaines. *Naturaliste canadien*, 128 (1): 98–104.
- Lambert, S., 2011. Impacts des changements climatiques sur la disponibilité de l'eau dans le sud du Québec. Essai de maîtrise, Centre universitaire de formation en environnement, Université de Sherbrooke, Sherbrooke.
- Landgraff, A. & O. Junttila, 1979. Germination and dormancy of reed canary-grass seeds (*Phalaris arundinacea*). *Physiologia Plantarum*, 45: 96–102.
- Lavergne, S. & J. Molofsky, 2004. Reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) as a biological model in the study of plant invasions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23: 415–429.
- Lavoie, C., 2019. Plantes exotiques envahissantes de l'Ontario, du Québec et des Maritimes. Les Publications du Québec, Québec.
- Lavoie, C., C. Dufresne & F. Delisle, 2005. The spread of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea*) in Quebec: A spatio-temporal perspective. *Ecoscience*, 12: 366–375.
- Lavoie, C., M. Jean, F. Delisle & G. Létourneau, 2003. Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: A spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, 30: 537–549.
- Lavoie, C., A. Saint-Louis, G. Guay & E. Groeneveld, 2012. Les plantes vasculaires exotiques naturalisées : une nouvelle liste pour le Québec. *Naturaliste canadien*, 136 (3): 6–32.
- Lichvar, R., N. C. Melvin, M. L. Butterwick & W. N. Kirchner, 2012. National wetland plant list indicator rating definitions. United States Army Corps of Engineers, Engineer Research and Development Center, Cold Regions research and Engineering Laboratory, Washington.

- Lofgren, B. M., F. H. Quinn, A. H. Clites, R. A. Assel, A. J. Eberhardt & C. L. Luukkonen, 2002. Evaluation of potential impacts on Great Lakes water resources based on climate scenarios of two GCMs. *Journal of Great Lakes Research*, 28: 537–554.
- Lucassen, E. C. H. E. T., A. J. P. Smolders, G. Boedeltje, P. J. J. van den Munckhof & J. G. M. Roelofs, 2006. Groundwater input affecting plant distribution by controlling ammonium and iron availability. *Journal of Vegetation Science*, 17: 425–434.
- Lyon, J. G., R. D. Drobney & C. E. Olson, Jr, 1986. Effects of Lake Michigan water levels on wetland soil chemistry and distribution of plants in the straits of Mackinac. *Journal of Great Lakes Research*, 12: 175–183.
- Magnuson, J. J., K. E. Webster, R. A. Assel, C. J. Bowser, P. J. Dillon, J. G. Eaton, H. E. Evans, E. J. Fee, R. I. Hall, L. R. Mortsch, D. W. Schindler & F. H. Quinn, 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield region. *Hydrological Processes*, 11: 825–871.
- McCary, M. A., R. Mores, M. A. Farfan & D. H. Wise, 2016. Invasive plants have different effects on trophic structure of green and brown food webs in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 19: 328–335.
- McKinney, M. L. & J. L. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 450–453.
- Middelboe, A. L. & S. Markager, 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 37: 553–568.
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, 2013. Le lac Saint-Pierre : un joyau à restaurer. Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, Québec.
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, 2015. Politique de protection des rives, du littoral et des plaines inondables. Note explicative sur la ligne des hautes eaux : la méthode botanique experte. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, Québec.
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, 2016. Protocole de détection et de suivi des plantes aquatiques exotiques envahissantes (PAEE) dans les lacs de villégiature du Québec. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, Québec.
- Morin, J. & J.-P. Côté, 2003. Modifications anthropiques sur 150 ans au lac Saint-Pierre : une fenêtre sur les transformations de l'écosystème du Saint-Laurent. *VertigO* 4: 3867.
- Mulhouse, J. M. & S. M. Galatowitsch, 2003. Revegetation of prairie pothole wetlands in the mid-continental US: Twelve years post-reflooding. *Plant Ecology*, 169: 143–159.
- Natural Resources Conservation Service, 2016. Plants Database. United States Department of Agriculture, Washington.

- Nilsson, C. & M. Svedmark, 2002. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental Management*, 30: 468–480. Springer.
- Odland, A. & R. del Moral, 2002. Thirteen years of wetland vegetation succession following a permanent drawdown, Myrkdalen Lake, Norway. *Plant Ecology*, 162: 185–198.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner, 2016. *Vegan: Community Ecology Package*. R Foundation for Statistical Computing, Vienne.
- Olden, J. D. & T. P. Rooney, 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 113–120.
- Pêche et Océan Canada, 2015. Données d'inventaire de la station.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienne.
- Rooth, J. E. & J. C. Stevenson & J. C. Cornwell, 2003. Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: The role of litter. *Estuaries*, 26: 475–483..
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, 23: 137–154.
- Sasidharan, R., A. Mustroph, A. Boonman, M. Akman, A. M. H. Ammerlaan, T. Breit, M. E. Schranz, L. A. C. J. Voesenek & P. H. van Tienderen, 2013. Root transcript profiling of two *Rorippa* species reveals gene clusters associated with extreme submergence tolerance. *Plant Physiology*, 163: 1277–1292.
- Savage, J. & M. Vellend, 2015. Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography*, 38: 546–555.
- Suding, K. N. & R. J. Hobbs, 2009. Threshold models in restoration and conservation: A developing framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 24: 271–279.
- Tougas-Tellier, M.-A., J. Morin, D. Hatin & C. Lavoie, 2015. Freshwater wetlands: Fertile grounds for the invasive *Phragmites australis* in a climate change context. *Ecology and Evolution*, 5: 3421–3435.
- Tulbure, M. G. & C. A. Johnston, 2010. Environmental conditions promoting non-native *Phragmites australis* expansion in Great Lakes coastal wetlands. *Wetlands*, 30: 577–587.
- Vis, C., C. Hudon, R. Carignan & P. Gagnon, 2007. Spatial analysis of production by macrophytes, phytoplankton and epiphyton in a large river system under different water-level conditions. *Ecosystems*, 10: 293–310.
- Weisner, S. E. B. & B. Ekstam, 1993. Influence of germination time on juvenile performance of *Phragmites australis* on temporarily exposed bottoms : Implications for the colonization of lake beds. *Aquatic Botany*, 45: 107–118.
- Wetzel, P. R. & A. G. van der Valk, 2005. The biomass and nutrient levels of *Calamagrostis canadensis* and *Carex stricta* under different hydrologic and fungicide regimes. *Canadian*

Journal of Botany, 83: 124–130.

- Wilcox, D. a., J. E. Meeker, P. L. Hudson, B. J. Armitage, M. G. Black & D. G. Uzarski, 2002. Hydrologic variability and the application of Index of Biotic Integrity metrics to wetlands: A Great Lakes evaluation. *Wetlands*, 22: 588–615.
- Wilcox, D. A. & S. J. Nichols, 2008. The effects of water-level fluctuations on vegetation in a Lake Huron wetland. *Wetlands*, 28: 487–501.
- Wilcox, K. L., S. A. Petrie, L. A. Maynard & S. W. Meyer, 2003. Historical distribution and abundance of *Phragmites australis* at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 29: 664–680.
- Windham, L. & R. G. Lathrop, Jr, 1999. Effect of *Phragmites australis* (common reed) invasion on aboveground biomass and soil properties in brackish tidal marsh of Mullica River, New Jersey. *Estuaries*, 22: 927–935.
- Zedler, J. B. & S. Kercher, 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: Opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant sciences*, 23: 431–452.



# Annexes

## Annexe I

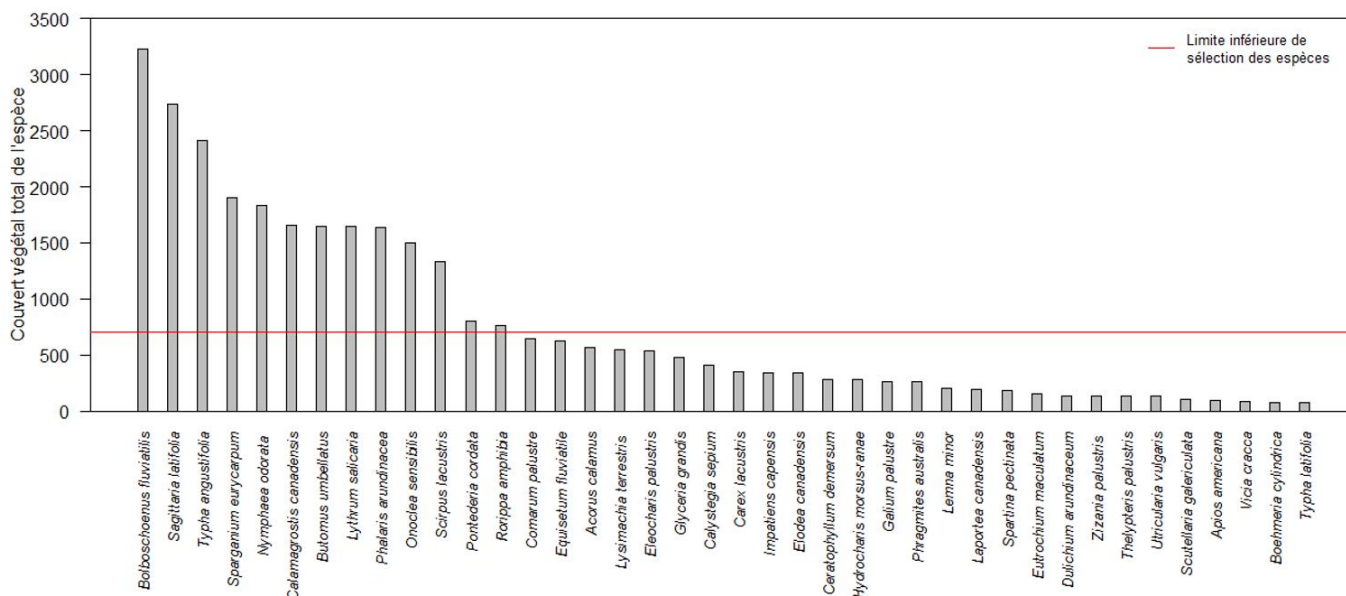


Figure 5: Limite de sélection des espèces végétales selon leur couvert végétal total au lac Saint-Pierre (Québec, Canada) en 2015. Les espèces au-dessus de la limite inférieure de la valeur seuil ont été sélectionnées comme les plus abondantes du lac Saint-Pierre. Cette sélection s'est faite conjointement avec les résultats montrés à la Figure 6.

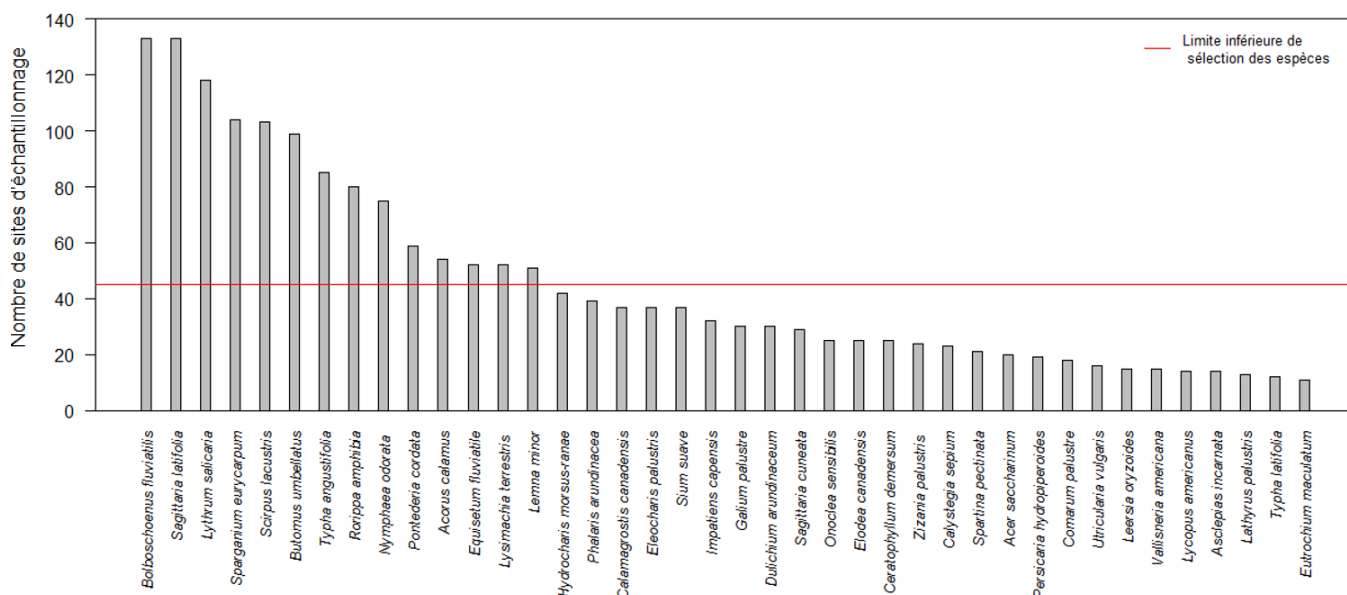


Figure 6 : Limite de sélection des espèces végétales selon le nombre de sites d'échantillonnage où chaque espèce est présente au lac Saint-Pierre (Québec, Canada) en 2015. Les espèces au-dessus de la limite inférieure de la valeur seuil ont été sélectionnées comme les plus abondantes du lac Saint-Pierre. Cette sélection s'est faite conjointement avec les résultats de la Figure 5.

## Annexe II

### *Méthodologie pour le calcul de l'inclinaison du littoral du lac Saint-Pierre :*

L'inclinaison du littoral a été estimée sur la base de 42 paires de positions géographiques placées aléatoirement dans les trois secteurs échantillonnés (voir Figure 2). Les positions géographiques de chaque paire étaient perpendiculaires à la rive et situées en moyenne à 240 m de distance. L'élévation (m) de chaque position géographique a été obtenue à partir du modèle LiDAR d'élévation numérique. Enfin, l'inclinaison du littoral a été calculée pour chacune des paires et la moyenne ainsi extraite.

### Annexe III

Tableau 2 : Coefficients du modèle log-linéaire général associés à l'effet de la période d'échantillonnage (2000-2001 et 2015) pour le couvert de dix espèces et cinq espèces introduites (\*) dans les marais du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). Un coefficient > 1 suggère une augmentation du couvert sur un intervalle de 15 ans, alors que c'est l'inverse si le coefficient est < 1.

| Espèce                            | Coefficient associé à la période ( $\exp^{\beta}$ ) | Intervalle de confiance 95 % |
|-----------------------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------|
| <i>Acorus calamus</i>             | 0,91                                                | [0,86 ; 0,96]                |
| <i>Bolboschoenus fluviatilis</i>  | 0,78                                                | [0,77 ; 0,80]                |
| <i>Butomus umbellatus</i> *       | 0,80                                                | [0,78 ; 0,83]                |
| <i>Calamagrostis canadensis</i>   | 0,70                                                | [0,68 ; 0,72]                |
| <i>Equisetum fluviatile</i>       | 1,03                                                | [0,98 ; 1,08]                |
| <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> * | 1,32                                                | [1,22 ; 1,43]                |
| <i>Impatiens capensis</i>         | 0,49                                                | [0,46 ; 0,52]                |
| <i>Lythrum salicaria</i> *        | 1,24                                                | [1,20 ; 1,28]                |
| <i>Nymphaea odorata</i>           | 0,78                                                | [0,76 ; 0,80]                |
| <i>Phalaris arundinacea</i> *     | 2,17                                                | [2,10 ; 2,25]                |
| <i>Pontederia cordata</i>         | 0,28                                                | [0,23 ; 0,33]                |
| <i>Rorippa amphibia</i> *         | 2,40                                                | [2,28 ; 2,52]                |
| <i>Sagittaria latifolia</i>       | 1,95                                                | [1,90 ; 2,00]                |
| <i>Sparganium eurycarpum</i>      | 0,74                                                | [0,72 ; 0,76]                |
| <i>Typha angustifolia</i>         | 0,70                                                | [0,68 ; 0,72]                |