



HAL
open science

Vulnérabilité des forêts ontariennes à l'invasion par des espèces végétales exotiques suite à une épidémie d'agrile du frêne

Idaline Laigle

► **To cite this version:**

Idaline Laigle. Vulnérabilité des forêts ontariennes à l'invasion par des espèces végétales exotiques suite à une épidémie d'agrile du frêne. Sciences de l'environnement. 2012. hal-01871537

HAL Id: hal-01871537

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01871537>

Submitted on 11 Sep 2018

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

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



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Idaline LAIGLE
2011-2012

VULNERABILITE DES FORETS ONTARIENNES A L'INVASION PAR DES ESPECES VEGETALES EXOTIQUES SUITE A UNE EPIDEMIE D'AGRILE DU FRENE

Master FAGE, Biologie et Ecologie pour la forêt, l'agronomie et l'environnement. Spécialité Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

Mémoire de stage soutenu à Nancy le 5-9-2012.

Maitre de stage : Isabelle Aubin, chercheur scientifique. Centre de Foresterie des Grands Lacs, 1219 Queen St East, Sault Ste Marie (ON), P6A 2E5, Canada.

SOMMAIRE

Introduction

I.Présentation

- 1). Le Centre de Foresterie des Grands Lacs
- 2). Impact des attaques d'Agrile
- 3). Les espèces exotiques invasives

II.Matériels et Méthodes

- 1). Organismes participants au projet et financement
- 2). Zone d'étude
- 3). Inventaires
- 4). Développement d'une base de données de traits
- 5). Analyses des données

III.Résultats

- 1). Caractéristiques des espèces exotiques
- 2). Différences entre les contextes

IV.Discussion

- 1). Étant donné les communautés végétales en place, quelle serait leur évolution probable suite à la mortalité des frênes ?
- 2). Comment gérer ces forêts afin de minimiser les impacts de l'agrile ?
- 3). Remarques sur l'étude

Conclusion

Remerciements

Bibliographie



Introduction

Dans un monde où les échanges augmentent de manière fulgurante, des passagers non désirés en profitent pour coloniser discrètement de nouvelles terres. C'est ainsi que l'Agrile du Frêne (*Agrilus planipennis*, Fairmaire), coléoptère asiatique, fut introduit et découvert en 2002 à Détroit, Michigan, EUA (Poland et McCullough, 2006). Ce coléoptère pond ses œufs dans les arbres du genre *Fraxinus*, le développement des larves dans le phloème perturbe les flux de sève, provoquant une mort rapide de l'hôte (McCullough, 2006). Suite à son introduction, l'Agrile s'est étendu rapidement dans les états voisins du Michigan, causant la mort de 15 millions d'arbres, et colonise aujourd'hui le Canada (Herms et al, 2004). L'Ontario est la première province du Canada touchée par l'épidémie, et le frêne y est présent abondamment, naturellement ou planté. De plus, on peut classer le frêne comme une espèce fondatrice, espèce sur laquelle de nombreuses espèces dépendent. La mort de ces individus aura donc certainement un très grand impact, au niveau écologique, économique, et paysager (Lovett et al, 2006 ; Gandhi et Herms, 2009). On peut s'intéresser notamment aux réponses de la végétation de la strate inférieure suite à la mortalité des frênes. Comme l'a énoncé Simberloff et Von Holle (1999) une espèce exotique peut faciliter le développement d'autres espèces exotiques, cette théorie est appelée "invasional meltdown". Dans notre cas l'agrile du frêne, en entraînant la mort des frênes, créent des trouées dans la canopée, augmentant ainsi la quantité de ressources lumineuses. Comme le pool d'espèces végétales exotiques présent est essentiellement composé d'espèces héliophiles, ceci favorise leur développement. Des études se focalisant sur d'autres cas d'épidémie ont également pu vérifier cette théorie (Gandhi et Herms, 2009). Par exemple Eschtruth et Battles (2009) ont montré que les attaques du puceron lanigère de la pruche (*Adelges tsugae* Annand), en décimant la pruche du Canada entraînent une augmentation du pourcentage moyen de radiation totale transmise, et dans les années post-épidémie, une apparition d'espèces exotiques invasives.

Un projet de suivi de l'évolution des forêts susceptibles d'être attaquées, ou récemment attaquées est en cours afin d'établir l'impact écologique de cette infestation, et de mettre en place des mesures permettant de minimiser les impacts des attaques sur le fonctionnement des écosystèmes. Une partie du projet a pour but d'étudier les réponses de la strate herbacée afin d'évaluer la résilience des forêts. C'est dans ce projet que s'inscrit mon stage réalisé au Centre de Foresterie des Grands Lacs du Service Canadien des Forêts, à Sault Ste Marie, Ontario, Canada. L'objectif de ce stage était d'évaluer le potentiel d'invasion par les espèces exotiques des forêts selon leur contexte paysager avant la mort des frênes. Cette information est nécessaire pour développer des recommandations de gestion afin de prévenir l'expansion des espèces exotiques et cibler les zones à risque.

Nous avons utilisé une approche par traits fonctionnels qui permet de bien comprendre la dynamique des écosystèmes (Garnier et Navas, 2012). Son utilisation pour faciliter l'explication des capacités d'invasion des espèces est une technique efficace, et pourrait être un bon moyen pour prédire le potentiel d'invasion de certains sites. Plusieurs études ont été réalisées sur ce sujet (van Kleunen et al, 2011 ; van Kleunen et al, 2010 ; Moles et al, 2007).

Dans notre étude nous avons comparé l'influence des matrices agricoles et urbaines, et des contextes riverains et blocs boisés sur les communautés, en terme de richesse, diversité, et occurrences du pool total d'espèces et seulement des espèces exotiques. Puis des analyses

de répartition des traits fonctionnels des espèces exotiques entre les contextes ont été réalisées. Ceci permettant de déterminer les caractéristiques des espèces exotiques dans les différents contextes. A partir de ces résultats, des hypothèses ont été émises sur la façon dont ces traits, et ces caractéristiques environnementales, vont amener à des réponses différentes des écosystèmes après l'épidémie d'agrile. Ces résultats ont été présentés aux gestionnaires forestiers, notamment à l'*Eastern Ontario Model Forest* qui est préoccupé de savoir si le devenir de la régénération sera compromis.

Parce que la sensibilité des forêts aux invasions est augmentée avec leur fragmentation (Moser et al, 2009, Harrison 1999), leur histoire, la structure des communautés en place, la pression de propagules, et le stress (Alpert, 2000), notre hypothèse de départ était que les sites en matrice urbaine, et en contexte riverain seraient plus vulnérables aux invasions. En effet, les perturbations par piétinement ou inondation et l'accessibilité des graines par le biais d'apports anthropiques ou par l'eau sont en général plus importants dans ces conditions (DeFerrari & Naiman 1994; Planty-Tabacchi et al. 1996; Fleischmann 1997; Kotanen et al. 1998; Stohlgren et al. 1998).

I. Présentation

1). Le Centre de Foresterie des Grands Lacs

Le Centre de foresterie des Grands lacs se situe à Sault Sainte Marie, Ontario, Canada et fait parti des 5 centres de recherche du Service Canadien des Forêt (SCF). Depuis plus d'un siècle, ce service est chargé de formuler des politiques scientifiques pour Ressources naturelles Canada (RNCan), un des ministères du gouvernement fédéral, en ayant pour but d'accroître la durabilité et la compétitivité des ressources forestières du Canada (*Natural Resources Canada, 2012*).

Les priorités de recherche du GLFC sont :

- améliorer les connaissances sur les parasites des forêts afin d'avoir un meilleur contrôle des maladies.
- étudier les effets du changement climatique et de l'exploitation forestière sur les forêts, ainsi que la dynamique des feux de forêt.
- constituer des connaissances sur les effets des perturbations anthropiques sur les écosystèmes forestiers et éclairer l'élaboration d'une politique de gestion afin de soutenir l'intégrité écologique.

2).Impact des attaques d'Agrile

L'Agrile du Frêne (*Agrilus planipennis*, Fairmaire) est un petit coléoptère originaire d'Asie, découvert la première fois en Amérique du Nord, au Michigan en 2002. Son importation serait accidentelle par le biais de transport de bois. Les adultes pondent leurs œufs sous l'écorce d'arbre du genre *Fraxinus*. Les larves se développent ensuite en se nourrissant du phloème, créant une multitude de galeries qui perturbent les flux de sève. L'arbre vient à mourir au bout de 2 à 4 ans (McCullough, 2006). Aujourd'hui l'agrile s'est propagé dans plusieurs états : Ohio, Pennsylvanie, Illinois, Iowa, Wisconsin et Ontario, où on estime à plus

de 50 millions les arbres contaminés (*Herms et al, 2004*). Le frêne est une espèce très répandue dans les forêts urbaines et au bord des routes, on estime à 800 000 le nombre de frêne à Toronto. L'agrile du frêne provoquera donc certainement des modifications des écosystèmes considérables (*Poland et McCullough, 2006*).

La mort des frênes entraînent un ensemble d'impacts directs et indirects sur l'écosystème (*Lovett et al, 2006 ; Gandhi et Herms, 2009*). En premier lieu la disparition d'une espèce fondatrice telle que le frêne cause de multiples modifications du sol. En effet, chaque arbre produit une litière ayant des caractéristiques propres à son espèce (rapport C/N, facilité de décomposition...) qui joue directement sur les propriétés du sol (pH, richesse ...) et donc sur les communautés microbiennes, la végétation herbacée et la régénération (*Finzi et al, 1998*). De plus, l'arbre mort finit par tomber et à se décomposer. Cet évènement permet un apport de matière organique aux communautés du sol (*Ulyshen et al, 2011*), et donc indirectement à la végétation, et permet aussi la création de nouveaux habitats (*Vodde et al, 2011*). Cependant l'arbre met plusieurs années avant de se retrouver au sol, la première conséquence de sa mort pourrait être inverse par la suppression d'apport de matière organique à l'automne. Ceci étant accru par le fait que le Frêne est une espèce intéressante du point de vue de sa litière riche par rapport aux autres espèces rencontrées dans les forêts décidues (C/N faible, pH élevé), (*Finzi, 1998*). En second lieu, la mort de ces arbres crée une trouée dans la canopée, ce qui va modifier plus ou moins, selon le milieu et les caractéristiques de la trouée (forme, taille) plusieurs facteurs (*Collins, 1985*) : i).les rayons lumineux atteignant le sol sont plus nombreux (*Emborg, 1998*), ii).la température a tendance à augmenter en réponse au rayonnement plus intense (*Stadler et al, 2005*), iii).selon les études, l'humidité peut soit augmenter en conséquence à la diminution d'eau de pluie interceptée par le feuillage de la strate dominante (*Moore et Vankat, 1986*), soit diminuer à cause d'une élévation de l'évaporation de l'eau du sol (*Gandhi et Herms, 2009*). En général on peut dire que le taux d'humidité est plus contrasté.

Plusieurs études ont été réalisées afin de déterminer l'impact des trouées sur la végétation herbacée (*Bartemucci, 2006 ; Collins, 1985*). Les résultats sont très variables en ce qui concerne la composition et la structure des communautés. La plus grande tendance serait une augmentation de la couverture des espèces compétitrices et particulièrement des héliophiles et des espèces invasives amenant à une dominance de quelques espèces (*Vodde et al, 2007 ; Stone et Wolfe, 1996 ; Moola et Vasseur, 2008 ; de Römer, 2007 ; Gandhi et Herms, 2010*).

3). Les espèces exotiques invasives

Pour commencer sans ambiguïté, nous utiliseront les définitions citées par *Alpert et al (2000)* : une espèce végétale invasive est une espèce se développant dans l'espace et qui a des effets négatifs sur les espèces installées dans le milieu envahit. Nous nous intéressons dans notre étude seulement aux espèces invasives exotiques. Le nombre d'espèces végétales exotiques invasives au Canada est estimé à 486. Elles sont apparues avec les premiers colons et les apports augmentent depuis les années 1800 suite à l'augmentation des échanges. Depuis leur rythme de colonisation est évalué à environ une espèce tous les 2 ans (*Agence Canadienne d'inspection des aliments, 2012*).

L'invasion par les espèces exotiques est une problématique actuelle pour 2 raisons : les échanges commerciaux et de personnes ont augmenté ces dernières années, les milieux sont en changement : élévation des températures, perturbations anthropiques croissantes dépôts atmosphériques de substances acidifiantes et eutrophisantes, changement des pratiques de sylviculture et changement du régime hydrique des sols (*Thimonier et al. 1994; Brunet et al. 1997; Lameire et al. 2000; Mooney et Hobbs, 2000*). Or ces modifications sont favorables aux espèces exotiques. Cette problématique devient ainsi de plus en plus préoccupante, et particulièrement parce que ces espèces peuvent avoir de nombreux impacts négatifs sur les écosystèmes. Selon des études (*Fei et al, 2009 ; Webster, 2006*) les invasions par les espèces exotiques peuvent causer une régression des espèces natives, une détérioration des processus naturels de régénérations, une baisse de la productivité forestière, une dégradation de l'environnement, et une altération de la disponibilité des nutriments (*Ehrenfeld, 2000*). Les espèces exotiques agiraient comme un « ecosystem simplifiers » diminuant la richesse spécifique (*Lodge, 1993*).

Plusieurs théories ont été formulées pour expliquer le succès des espèces exotiques invasives et pourraient s'appliquer dans notre étude :

- empty niche hypothesis (*Davis et al, 2000 ; Hierro et al, 2005*) : les forêts urbaines sont fortement perturbées, des niches sont disponibles.
- ressources hypothesis (*Davis et al, 2000*) : l'agrile du frêne augmente les ressources, ceci permettant l'invasion.
- invasion meltdown (*Simberloff et Von Holle, 1999*) : une espèce exotique, l'agrile, facilite l'installation d'autres espèces exotiques.

En plus de cela, les espèces exotiques sont libérées de leurs ennemis naturels (*Maron et Vila, 2001*), ceci leur permettant de n'allouer que peu d'énergie à leur défense et ainsi s'être plus compétitives face aux espèces natives (*Blossey et Notzold, 1995*). Et pour finir, les espèces natives ne sont pas adaptées aux substances chimiques libérées par les espèces exotiques et pouvant avoir un effet allélopathique (*Callaway et Ridenour, 2004*).

Les caractéristiques souvent associées aux espèces invasives sont : grande capacité de dispersion, fort pouvoir compétiteur, fort taux de reproduction, établissement rapide (*Dyer et Cowell, 2009*), fort taux de croissance, et fitness plus grande (*van Kleunen et al, 2010 ; Grotkopp et al, 2002*). Mais selon *Thompson et Davis (2011)* ces traits sont aussi présents chez les espèces natives, d'après *Elton, (1958)* ce sont les conditions du milieu qui sont les plus déterminantes, comme la richesse spécifique, ou les niches disponibles (*Davis et al, 2000 et Hierro et al, 2005*) etc...

C'est pourquoi nous avons exploré plusieurs approches afin de déterminer quels facteurs pourraient le plus influencer le développement des espèces exotiques après le passage de l'agrile.

D'après le chapitre précédent, l'impact principal des attaques d'agrile sur les écosystèmes est une création de trouées, augmentant ainsi principalement les ressources en lumière. Or une augmentation des ressources après une perturbation favorise l'installation des espèces invasives et augmentent le phénomène d'exclusion compétitive (*Elton, 1958; Crawley 1987; Lodge, 1993 ; Hobbs et Atkins 1988; Burke et Grime 1996*). Les attaques d'insectes pouvant être considérées comme des perturbations (*Davis et al, 2000*), on pourrait observer ces phénomènes dans le cas de l'agrile. A la suite d'une perturbation augmentant la lumière, la compétition baisse (*Bonan, 2002*), les espèces produisant beaucoup de graines, ayant une

croissance rapide, et se reproduisant tôt dans la saison sont favorisées (Flory et Clay, 2009). Par de nombreux processus physiologiques (faible taux de saturation, meilleure efficacité de l'utilisation de la lumière ...), les espèces invasives sont en général bien adaptées aux fortes intensités lumineuses et tolérantes à leur variation d'intensité. De plus, on observe une augmentation de la biomasse particulièrement importante lorsque les ressources en nutriments et lumières sont élevées (Godoy, 2011).

II. Matériels et Méthodes

1). Organismes participants au projet et financement

Ce projet est financé par le Service canadien des forêts, par l' "Invasive Species Center", établissement à but non lucratif, supporté par le ministère des ressources naturelles de la province de l'Ontario et le gouvernement canadien. Une partie du financement provient aussi du Serg-I (*Spray Efficacy Research Group International*), association de gestion et régulation des forêts, ainsi que d'agences de recherche intéressées dans la gestion des maladies forestières. Le projet est réalisé en partenariat avec l'OMNR (Ontario ministry of natural resources) et l'EOMF (Eastern Ontario model forest), organisation charitable à but non lucratif ayant pour but de développer des nouvelles méthodes de gestion durable des ressources forestières.

2). Zone d'étude

On retrouve 4 types forestiers en Ontario (*Ontario Ministry of Natural Resources, 2012*):

Type de forêt	Végétation	Superficie (hectares)
Basses-terres de la baie d'Hudson	Arbustes (épinettes, saules)	26 millions
Forêt boréale	Conifère (mélèze, pin gris) + quelque feuillus (bouleau blanc)	50 millions
Forêt des Grands Lacs et du St-Laurent	Mélange feuillus (chêne, érable) et espèces de la forêt boréale	20 millions
Forêt de feuillus (forêt carolinienne)	Feuillus (noyer, chêne ...)	130 000

Tableau 1 : types forestiers en Ontario



Figure1 : répartition des types forestiers en Ontario (Ontario Ministry of natural resources, 2012)

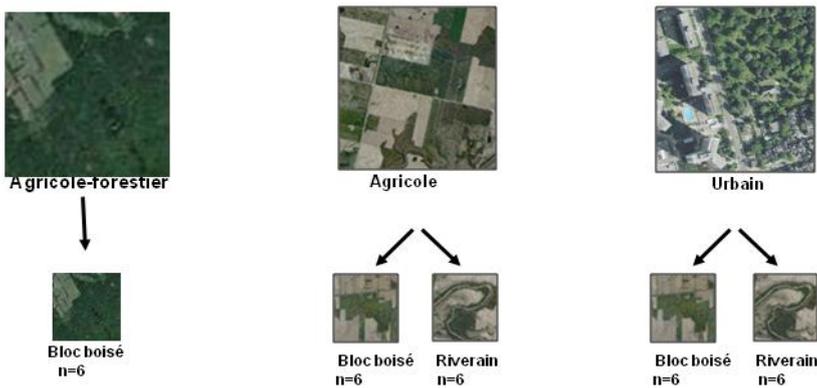
L'Agrile du Frêne a été détecté il y a 8 ans au Canada, il est donc intéressant d'avoir une référence préalable aux attaques afin de pouvoir estimer les impacts de celles-ci. C'est pourquoi la zone d'étude se situe dans le sud de l'Ontario. Cette région est mitoyenne avec les Etats-Unis et donc est une des portes d'entrée vers le Canada pour l'Agrile du Frêne. Des inventaires ont ainsi été réalisés sur des forêts récemment contaminées ou qui sont susceptibles d'être infectées dans les prochaines années. On a voulu avoir des sites présents dans divers contextes paysagers afin de savoir si ceux-ci influenceraient les réponses de l'écosystème aux attaques d'Agrile. Les points ont été réalisés dans la région de Toronto, et la région d'Ottawa plus au Nord.

La région de Toronto est la seule région du Canada où se trouvent les forêts caroliniennes (Henry et Quinby, 2010), forêts qui ne sont pas très importantes du point de vue de leur superficie mais par rapport à leur grande biodiversité. En effet, elles sont composées de 79 espèces d'arbres, soit la moitié des espèces du Canada. Les espèces dominantes sont le Chêne (*Quercus sp*) et l'Erable à sucre (*Acer saccharum*), accompagnées du Noyer (*Juglans nigra*), du Tulipier (*Liriodendron tulipifera*), de l'Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), et du Sassafras (*Sassafras albidum*). La dynamique de cette forêt est majoritairement due aux perturbations éoliennes, empêchant ainsi la dominance totale des Chênes et de l'Erable à sucre. Les espèces présentes sont en majorité à leur limite nordique de répartition ce qui confère une grande particularité à cette forêt. Le climat y est tempéré et le sol est de type luvisolique, possédant une forte activité biologique qui permet la formation d'un mull forestier (Armson, 2001). Ces conditions sont très favorables à la croissance des arbres, et permettent d'y trouver des arbres de taille particulièrement imposante.

L'autre partie de l'étude a été effectuée dans des érablières à caryer, ce sont des forêts laurentiennes, ou forêts du St-Laurent, ou encore forêts mixtes, qui constituent 20% des forêts ontariennes. Se trouvant au centre et sud de l'Ontario, elles font la transition entre la forêt décidue et la forêt boréale. Elles sont ainsi composées de plusieurs espèces dominantes retrouvées aussi en forêts boréales telles que le pin blanc (*Pinus strobus*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), le sapin baumier (*Abies balsamea*), mais aussi l'érable à sucre (*Acer saccharum*), le chêne rouge (*Quercus rubra*). Sa particularité est aussi d'avoir une strate herbacée très riche, rendant la région des Grands Lacs une des plus variées floristiquement. Cette particularité provient des différences géologiques et physiographiques de la roche mère (Armson, 2001)

3). Inventaires

Dans la région d'Ottawa, en forêts laurentiennes, les blocs forestiers sont plus étendus et les sols sont en général plus humides. Dans la région de Toronto, les forêts sont plus fragmentées, la matrice agricole est plus importante. On trouve dans ces forêts 4 espèces de frêne : le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.), le frêne blanc (*Fraxinus americana* L.), le frêne vert (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), et le frêne bleu (*Fraxinus quadrangulata* Michx.), (*Natural Resources Canada, 2012*). Ces espèces, étant inféodées aux milieux humides, elles sont généralement plus abondantes dans les forêts riveraines.



30 sites ont été utilisés en limite de la zone de contamination. Ces sites ont été classés dans 3 contextes paysagers : agricole-forestier (Ottawa), agricole, et urbain. Pour chaque contexte, des sites sont dans des blocs boisés et d'autres sont situés dans des bandes forestières en bordure de ruisseau. Les sites ont été inspectés en 2011 et 2012.

Figure 2 : répartition des sites d'inventaires en limite de la zone de contamination.

6 inventaires ont aussi été réalisés dans des forêts contaminées depuis 8 ans contenant des trouées dues à l'agriculture. 4 sites sont dans un contexte agricole-riverain, un en zone agricole dans un bloc boisé, et un autre dans un contexte urbain dans un bloc boisé. Ces inventaires seront utilisés uniquement pour se donner une idée de la façon dont les forêts pourraient évoluer, mais les résultats des analyses ne sont que peu exploitables car nous n'avons pas le même nombre de sites pour chaque contexte. Les inventaires ont été réalisés par paire, chacune des paires étant composée d'une placette dans une trouée due à la mortalité de frênes, et d'une placette sous une canopée fermée.



Figure 3 : carte des points d'inventaire.

Facteur	Contexte paysager			
	Agricole	Urbain	Riverain	Bloc Forestier
Lumière		+ routes, lisières (2,1,8)	+ lisières	- (11)
Eau	- drainage (23)	- (9)	++ (4)	
Fertilité	+ fertilisants (1,6)	+Dépôts atmosphériques (5, 6, 9)	++ apports alluviaux (4)	-
Température		+ (2,8)		
Accès	- champs agricoles = barrière (24)	++Perturbations anthropiques (6,9)	+ Perturbations : inondation, activités humaines (4)	Niches non saturées (7,10,11)
Vecteur	Apport de terres contaminées	+introductions intentionnelles (3, 6)	++ Eau = vecteur, (4)	
		+ Fragmentation (8,9), Routes (8)	+ Longues lisières (4)	
Propriétés du sol	Aérés (12)	Sols alcalins (6,9)		
		Litière mince (vers de terre), perturbation du cycle des nutriments (25)		

Tableau 2 : Caractéristiques des différents contextes paysagers.

Sources : (1) Moser et al, 2004, (2) Fei et al, 2009, (3) Reichard et Hamilton, 1997, (4) Dyer et Cowell, 2009, (5) Naaf et Wulf, 2011, (6) Vallet et al, 2010, (7) Alpert et al, 2000, (8) Flory et Clay, 2009, (9) Kowarik, 2011, (10) Gilbert et Lechowicz, 2005, (11) Martin et al, 2008, (12) Lameire et al, 2000, (13) Bohlen et al, 2004

Ces sites se trouvent en forêts mûres, sur un sol mésique et doivent contenir 30 à 60% de frênes. Pour cela des cartes de propriété ont été utilisées, et l'aide de forestiers connaissant les forêts de la région a été très utile pour savoir où se trouvaient les frênes. Dans les blocs boisés les inventaires ont été faits dans une placette circulaire de 30 m de diamètre (706.5m²). Dans les sites riverains, 2 placettes de 20m de diamètre (628m²) ont été échantillonnées, car par leur forme linéaire, leur largeur était trop étroite pour faire un cercle de 30m. Il a été relevé l'état de santé des frênes (pourcentage de branches mortes, vigueur), le PAR (Photosynthetically Active Radiation), les DBH des arbres ayant un diamètre supérieur à 5cm et la hauteur de 5 arbres dominants. Les inventaires floristiques ont été fait le long de 2 transects perpendiculaires de 20 ou 30m, orientés Nord/Sud et Est/Ouest passant par le centre de la placette. Sur ces transects la méthode de point count avec un espacement d'1,50m a été utilisée (Bauer, 1943), nous donnant des données d'occurrence de végétation. Les inventaires ont été effectués 2 fois : au printemps et en été afin de répertorier les espèces printanières qui disparaissent fin Mai, et en été afin d'avoir la couverture maximale des espèces. Le nombre et la couverture des arbustes et de la régénération ont été mesurés pour chaque parcelle sur 4 quadrats de 2x2m disposés sur les transects dans chaque direction.

4). Développement d'une base de données de traits

Un outil utilisé durant ce stage est une base de données de traits fonctionnels appelée TOPIC (Traits of Plants of Canada, *Natural Resources Canada, 2012*). Elle fonctionne en réseau : les scientifiques qui veulent des informations doivent en ajouter en retour. Ceci a pour but de créer une base de données s'enrichissant dans le temps pour un maximum d'espèces végétales vasculaires du Canada.



TOPIC contient pour le moment essentiellement de l'information provenant de la littérature. Les traits sont divisés en 3 groupes :

- morphologie et stratégie de la plante adulte
- stratégie de régénération et dispersion
- utilisation des ressources et distribution

Pour cette étude les traits ont été choisis en fonction de la disponibilité des informations et de la littérature, ils sont : forme de vie de Raunkiaer, hauteur maximale, cycle de vie, capacité à se reproduire végétativement, structure du feuillage, profondeur des racines, vitesse de croissance, début de floraison, durée de floraison, quantité de graines produites, vecteur de propagation des graines, nombre de graines par kg, tolérance à la lumière, à l'humidité et à l'azote.

En théorie, chaque espèce possède une valeur, appelée "attribut" pour chaque trait. Cette valeur peut être qualitative (eg. forme de vie) ou quantitative (eg. taille). Les attributs de type quantitatif sont généralement regroupés en classe, car il existe une variabilité inter-individuelle. On appelle traits de performance, les traits déterminants la fitness des individus, c'est-à-dire leur croissance, leur survie et leur reproduction. Les traits fonctionnels sont ceux qui vont influencer les traits de performance. Ils sont en rapport avec la physiologie, la morphologie ou la phénologie des espèces (*Garnier et Navas, 2011*).

5). Analyse des données

Photosynthetically active radiation (PAR) : La quantité de rayons lumineux atteignant la strate inférieure est un des facteurs influençant le plus les communautés végétales en milieu forestier. Ce facteur est également celui qui sera en majorité impacté par la mortalité des frênes. C'est pourquoi il est important de vérifier que la lumière traversant la canopée n'est pas une composante variant entre les différents contextes. Pour cela nous avons effectué un test d'ANOVA à un facteur sur les données de PAR mesurées dans les différents sites. Le PAR pour les sites d'Ottawa ne seront disponibles que en Août 2012.

Etude descriptive des données : En croisant les données des traits des espèces exotiques avec leur occurrence dans les sites j'ai pu répondre à quelques questions :

1. L'occurrence des espèces exotiques varie-t-elle entre les types de forêt ? Une analyse canonique de correspondances (CCA) a été réalisée afin de mettre en évidence les différences de composition spécifique des 5 types de sites.
2. La richesse spécifique, la diversité spécifique et fonctionnelle varient-elles en fonction de la matrice et le contexte paysager ? Pour cela différents indices ont été utilisés : la richesse spécifique alpha en espèces exotiques et en espèces totales, l'indice de Shannon, l'indice de Simpson et l'indice de Rao. La richesse spécifique nous donne une indication sur le nombre

d'espèces présentes dans les différents sites. L'indice de **Simpson (1949)**, ou Gini-Simpson nous donne une indication sur l'équitabilité des abondances relatives entre les espèces. Sa formule est : $E=1-\sum p_i^2$, avec p_i =probabilité qu'un individu tiré au hasard appartienne à l'espèce i . Il peut être interprété comme la probabilité que 2 espèces tirées au hasard appartiennent à des espèces différentes. L'indice de **Shannon (Shannon, 1948 ; Shannon et Weaver, 1963)** nous donne également une indication sur la régularité de la distribution des espèces. Sa formule est : $H=-\sum p_i \ln(p_i)$. Le premier donne une grande importance aux espèces abondantes, tandis que le deuxième aux espèces rares, donc même si leur but est similaire, il est intéressant d'utiliser les 2 indices en parallèle. L'indice de **Rao (Rao, 1982)** ou entropie quadratique est une mesure de dissimilarité car il calcule la dissimilarité moyenne concernant les traits, entre 2 individus choisis au hasard. En croisant le tableau des traits et le tableau des occurrences il nous donne une indication sur la diversité fonctionnelle de chaque site. Sa formule est : $Q=\sum d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j$, avec d_{ij} = dissimilarité entre l'espèce i et j . Nous avons utilisé cet indice pour l'ensemble de la communauté, il serait intéressant de calculer cet indice pour chaque trait dans chaque communauté mais cela n'a pas été possible dans notre cas. Enfin en soustrayant l'indice de Rao à l'indice de Simpson on peut mettre en évidence une divergence ou une convergence des traits (*Villéger et al, 2008*). Ces calculs ont été faits en prenant toutes les espèces et en prenant seulement les espèces exotiques. Ceci afin de vérifier s'il existe des liens entre les résultats obtenus permettant de tester l'hypothèse d'exclusion compétitive. L'indice de Rao n'a pu être calculé que pour les espèces exotiques, car les traits pour toutes les espèces ne sont pas complétés entièrement.

-les espèces exotiques possèdent-elles des traits particuliers leur permettant de s'établir sur un site et de s'interposer aux espèces natives (*Naaf et Wulf, 2011*) ? L'idéal serait de pouvoir comparer les traits des espèces exotiques et ceux des espèces natives, mais par faute de temps, les comparaisons se sont faites à partir des connaissances sur les valeurs traits moyennes des espèces. Le but étant de n'avoir qu'une indication superficielle.

Des tests ANOVA à un facteur par permutations ont été réalisés pour tester les différences entre les types forestiers. Au préalable un test de Kolmogorov-Smirnov a été effectué afin de vérifier la normalité de la série de données. Le seuil de significativité a été fixé à 0.05, et une correction de Holm (*Holm, 1979*) a été réalisée après chaque test afin d'affiner nos résultats (*Aicki and Gensle, 1996*). Lorsque le test ANOVA révélait une différence entre les contextes, un test Post-hoc de Bonferroni (*Bland et Altman, 1995*) a été utilisé.

Les groupes émergents : L'approche par groupes émergents (*Lavorel et al, 1997*) permet de regrouper les espèces partageant des traits similaires. Dans un premier temps le coefficient de similarité de Gower (*Gower, 1971*) est calculé, puis en utilisant la matrice de similarité obtenue, la méthode de classification de Ward est utilisée pour regrouper les espèces. Cette approche est indirecte car la mise en relation avec les variables environnementales se fait dans une deuxième étape en fusionnant le tableau des occurrences des espèces dans chaque site et le tableau des espèces et leur groupe. On procède ensuite à un test d'ANOVA à un facteur et 2 facteurs (matrice+contexte) afin de vérifier si les groupes sont distribués aléatoirement ou non dans les différentes matrices et contextes.

CWM-CCA : La CWM (community-weighted mean trait value) calcule la valeur moyenne de chaque trait pondérée par l'abondance relative de chaque espèce (*Garnier et al, 2004*). $CWM = \sum p_i x_i$, avec p_i = occurrence des espèces, et x_i =valeur du trait pour l'espèce i . On procède donc à une multiplication de la matrice contenant la valeur des traits pour chaque

espèce et la matrice des occurrences de chaque espèce par site. En effectuant une analyse multivariée (CCA) on peut mettre en évidence les liens entre site et valeur des traits. Avant de procéder aux analyses, une transformation d'Hellinger est appliquée sur le jeu de données d'occurrences. Cette transformation permet d'avoir un meilleur compromis entre linéarité et résolution (*Legendre et Gallagher, 2001*).

4corner : La méthode des 4 coins développée par *Dray et Legendre (2008)*, permet une analyse directe des liens entre traits fonctionnels et variables environnementales. Elle permet de croiser une matrice R des variables environnementales par site (contexte paysager), une matrice Q des traits fonctionnels par espèce, et une matrice L des occurrences des espèces dans les sites. Un test statistique dépendant de la nature des valeurs est effectué pour chaque paire de variables environnementales et de traits des espèces. Nous appliquons ensuite une correction de Holm. Avant l'analyse on applique à la matrice L une transformation d'Hellinger et de profils. La deuxième transformation permet de donner moins de poids aux espèces rares en transformant les données d'occurrence en profils de fréquences relatives (*Legendre et Gallagher, 2001*).

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 2.14.1 et les packages "vegan", "ade4", "FD", "cluster".

III.Résultats

1).Caractéristiques des espèces exotiques

Avec une première approche descriptive des traits des espèces (*annexe1*) on remarque que les traits pouvant expliquer le succès de ces espèces sont : une forte production de graines légères (29 espèces sur 41 produisent plus de 1000 graines par tiges et par an, avec une moyenne de 974 466 graines par kg) leur permettant de se disperser à grande distance surtout par anémochorie et zoochorie. Ceci est lié aux formes de vie de la majorité des espèces : les hémicryptophytes (15 sur 41) et les phanérophtes (11 sur 41). Celles-ci sont aussi majoritairement pérennes (29 sur 41) et de grande taille (plus de 3m d'hauteur maximale pour les ligneux, et une moyenne de 81.57cm pour les non-ligneux). De plus, une grande partie des herbacées se développent sous forme de rosette (11 sur 30), leur conférant une bonne résistance aux perturbations, comme le piétinement.

Cependant en opposition aux théories, les espèces n'ont pas une période de reproduction précoce (22 sur 41 commence leur floraison en Mai-Juin) ou longue (en moyenne 3 mois). La reproduction végétative ne semble pas être un caractère déterminant, bien que 15 espèces sur 41 possèdent des rhizomes, 15 ne se reproduisent pas par voie végétative.

Au niveau des préférences écologiques, la majorité des espèces est héliophile (32 sur 41) et affectionne les sols moyennement à très humides (36 sur 41). On a une différence entre les ligneux ayant une préférence pour les sols plutôt riches (6 sur 11), et les herbacées ayant une préférence pour les sols moyennement pauvres, à pauvres (27 sur 30).

2).Différences entre les contextes

Lumière selon les sites

La lumière à 2m est relativement constante entre les sites.

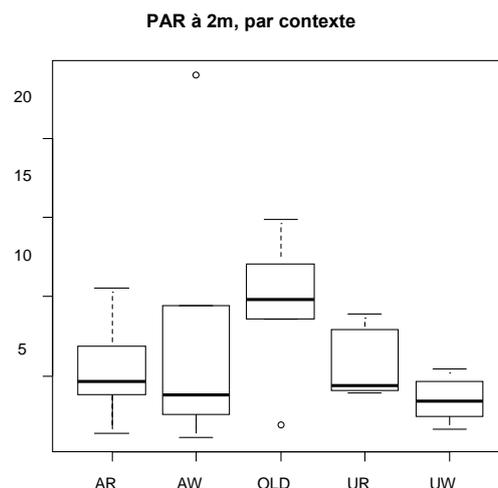
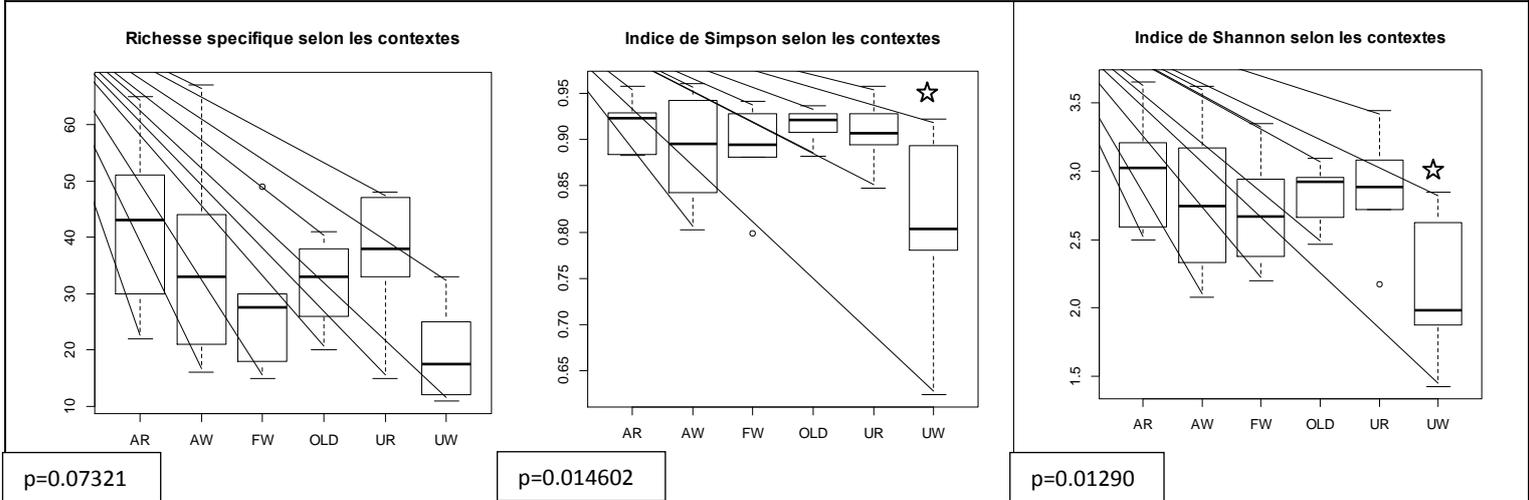


Figure 4 : photosynthetically active radiation par contexte (A=agricole, U=Urbain, W=bloc forestier, R=riverain, OLD = infesté depuis 8ans).

Richesse, diversité spécifique et fonctionnelle et occurrence de la communauté végétale et des espèces exotiques.

Espèces totales



Espèces exotiques

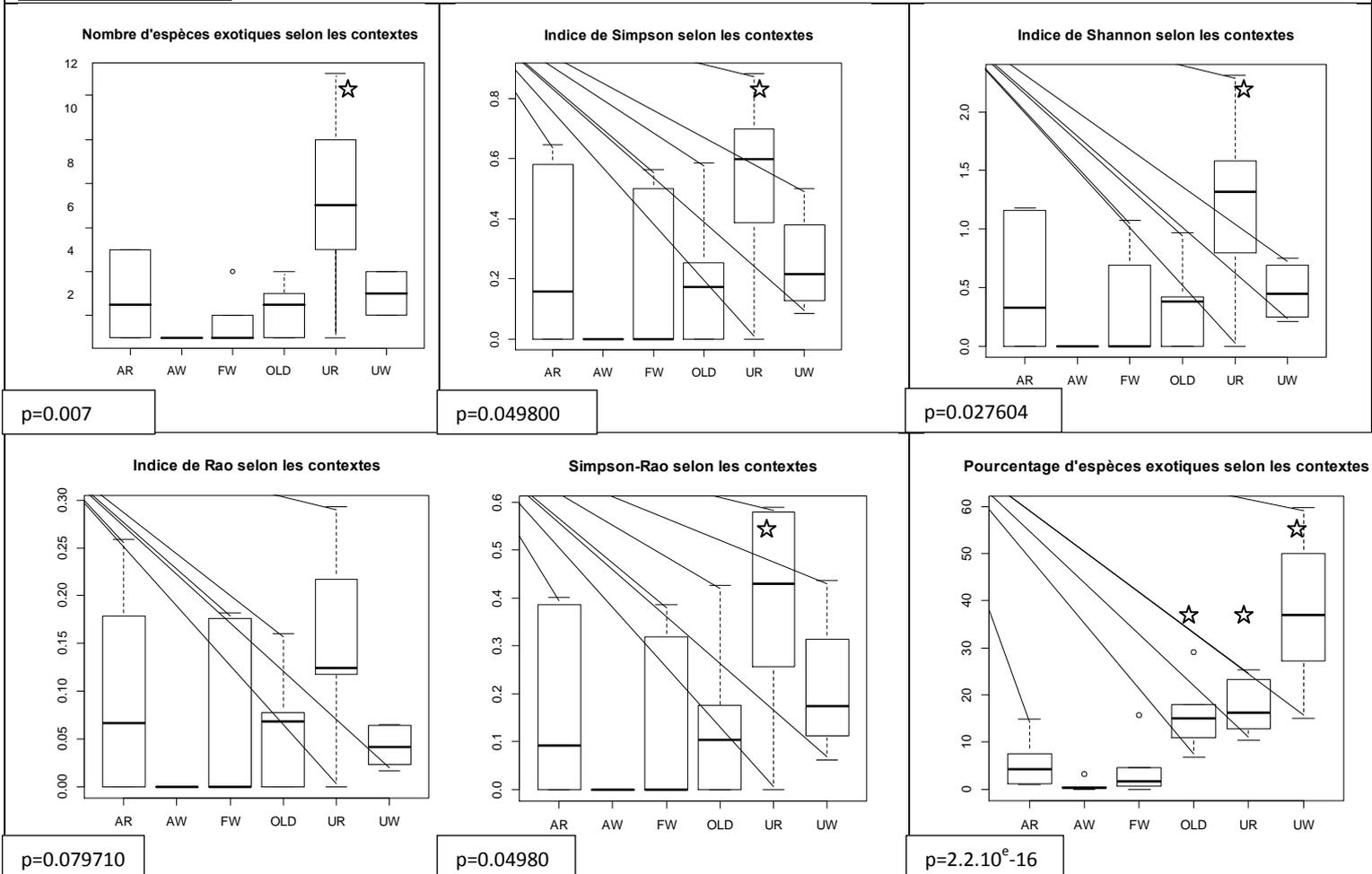


Figure 5 : Richesse spécifique, indice de diversité de Simpson et de Shannon, indice de Rao, indice de Simpson-Rao, et pourcentage d'occurrence du pool total d'espèce et seulement des espèces exotiques, en fonction du contexte (A=agricole, U=Urbain, F=agricole-forestier, W=bloc boisé, R=riverain, OLD = infesté depuis 8ans). p.value du test Anova suite à une correction de Holm. L'étoile désigne une différence significative à p<0.05.

Le test de Kolomogorov-Smirnov nous indique que les données suivent une loi normale ($p > 0.05$), on a pu donc effectuer des tests d'Anova. L'indice de Simpson et de Shannon pour le pool total d'espèces dans les sites urbains-blocs boisés sont significativement inférieurs à ceux des autres sites ($p = 0.033$, $p = 0.033$). La richesse en espèces exotiques est significativement plus élevée dans les sites urbains-riverains ($p = 0.00142$), ainsi que l'indice de Shannon ($p = 0.0160$) et l'indice Simpson-Rao ($p = 0.0340$). Le pourcentage des espèces exotiques est significativement supérieur dans les sites urbains ($p = 0.0197$ en riverain, $p = 2.27 \cdot 10^{-7}$) et les sites « Old-infested » ($p = 0.0406$).

Composition en espèces exotiques

CCA de l'occurrence des espèces exotiques par sites

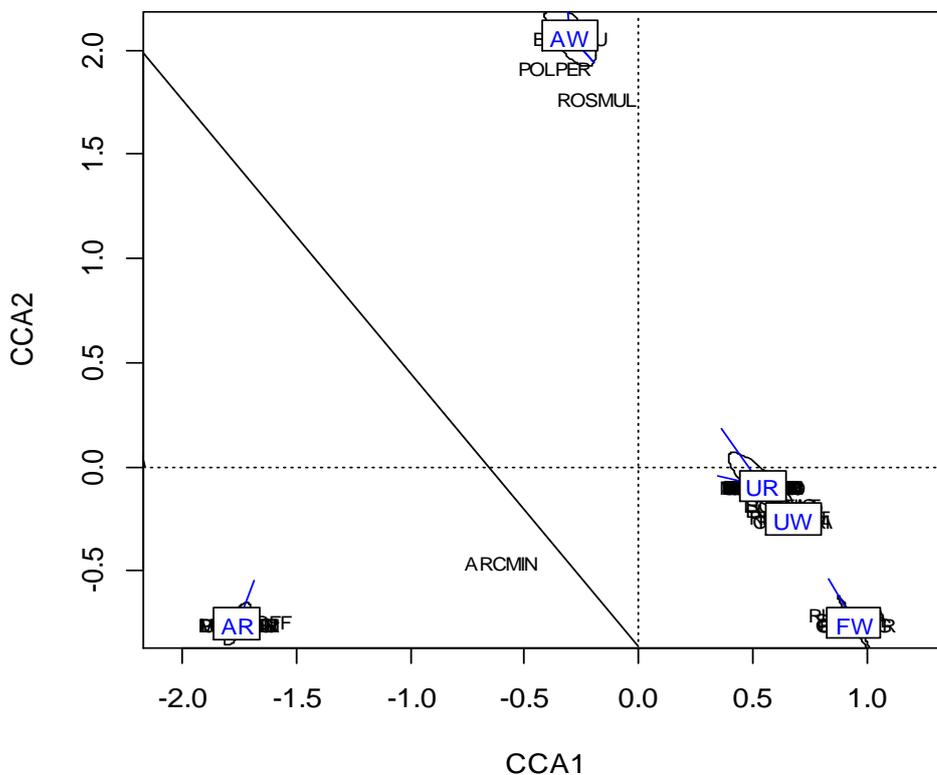


Figure 6 : CCA (Canonical Correspondence Analysis) des occurrences des espèces exotiques par sites croisées avec les contextes paysagers des sites.

Cette analyse canonique des correspondances souligne la différence en termes de composition des exotiques entre les différents contextes forestiers. On peut remarquer que contrairement aux sites agricoles, les sites urbains-riverains et urbains-blocs sont très proches.

Groupes émergents

La technique des groupes émergents nous dévoile 4 groupes :

-1(n=11) : Hémicryptophytes pérennes ou bi-annuelles, produisant une bonne quantité de graines. Ces espèces sont tolérantes aux milieux secs, affectionnent les sols moyennement riches et les grandes luminosités.

-2(n=10) : Phanérophytes pérennes ayant une période de floraison courte et précoce, produisant de nombreuses graines. Ces arbustes sont en général bien tolérants aux différentes radiations lumineuses, au sec et aux sols plus ou moins pauvres.

-3(n=11) : Plantes pérennes ayant une reproduction végétative performante mais une faible production de graines. Elles ont une préférence pour les sols plutôt riches et humides.

-4(n=9) : Thérophytes annuelles, ayant une période de reproduction longue et tardive, ne se reproduisant pas végétativement et affectionnant les sols plutôt riches et éclairés.

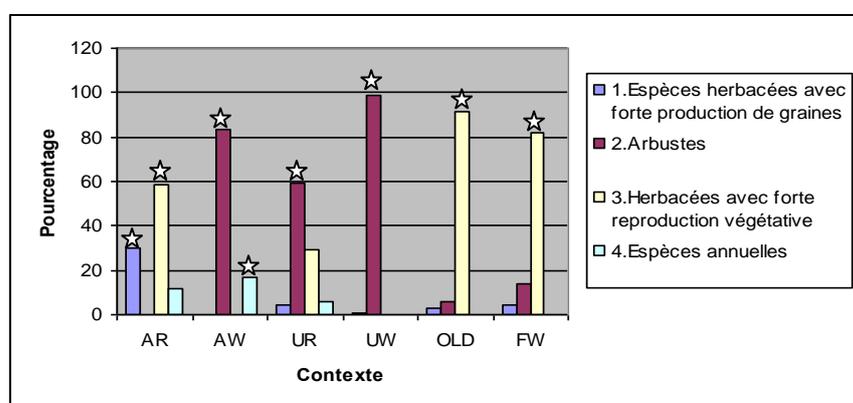


Figure 7 : Pourcentage de chaque groupe émergent par contexte (A=agricole, U=Urbain, F=agricole-forestier, W=bloc boisé, R=riverain, OLD = infesté depuis 8ans). L'étoile désigne une différence significative à $p < 0.05$.

Traits	1	2	3	4
Raunkiaer	Hémicryptophyte	Phanerophyte	Geophyte + hémicryptophyte	Thérophyte
Hauteur max (moyenne)	80.5 cm	520 cm	85	79.1
Pérennité	Pérenne (bi-annuelle)	Pérenne	Pérenne	Annuelle
Propag végétative	1(0)	0(0.5)	1	0
Structure du feuillage	Semi-rosette	Multi-tiges	Tige feuillée (décombante)	Tige feuillée
Profondeur des racines	Profondes	Profondes (superficielles)	Profondes	Profondes (superficielles)
Début de la floraison	Mai-Juin	Mai-Juin (Mars-Avril)	Mai-Juin (Mars-Avril+Juil-Août)	Mai-Août
Durée de floraison (moyenne)	4	2	3	4
Production de graines	Abondante	Abondante	Faible (Abondante)	Abondante (Moyenne)
Distance de dispersion	Grande (Moyenne)	Moyenne	Moyenne, Lointaine, (Faible)	Moyenne (Lointaine)
Nombre de graines par kg (moyenne)	8 488 361,4	168 827,7	28 118 623	2 251 184
Préférence lumineuse	Héliophile	Large spectre de tolérance	Sciaphile + Héliophile	Héliophile
Préférence à l'humidité	Meso-xerophile	Meso-xerophile	Mesophile	Meso-xerophile
Préférence à l'azote	Medium	Medium	Moyenne-grande	Moyenne-grande
Exemple	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Berberis thunbergii</i>	<i>Myosotis scorpioides</i>	<i>Lamium purpureum</i>

Tableau 3 : Attributs dominants pour chaque groupe, ceux entre parenthèse indiquent qu'ils sont présents, mais en plus faible proportion.

Le résultat du test ANOVA à 2 facteurs testant l'hypothèse que les groupes sont répartis aléatoirement dans les différentes matrices (agricoles / urbains), et contextes (bloc / riverain) révèle que la répartition des groupes 1,2 et 3 est influencée par la matrice ($p=0.037125$, $p=0.02845$, $p= 0.004844$, respectivement) et le contexte ($p=0.005357$, $p=0.01563$, $p= 0.009842$) et que celle des groupes 1 et 4 est aussi influencée par l'interaction matrice-contexte ($p=0.008989$, $p=0.04922$). Les espèces du groupe 1 sont significativement plus présentes dans les sites agricoles-riverains ($p= 0.0008956$), les espèces du groupe 2 sont en majorité en sites agricole-bloc, et en sites urbains ($p= 0.02099$), les espèces du groupe 3 se retrouvent plus en sites agricoles-riverains, en agricoles-forestiers, et en urbains-riverains ($p= 0.01399$). En regardant globalement (graphique) la somme des occurrences de chaque groupe par rapport à l'occurrence totale des exotiques (*Figure 6*), on remarque que les sites riverains possèdent différentes communautés. Les sites en bloc forestier dans une matrice urbaine ou agricole comportent presque exclusivement des espèces du groupe 2 (98%, $p= 0.0017$ et 83%, $p= 0.0175$). En matrice agricole-bloc boisé on a également la plus grande proportion d'espèces du groupe 4 (17%, $p= 0.0231$). Les sites agricoles-riverain ne comporte aucune espèce du groupe 2 mais contrairement aux autres, comporte des de nombreuses espèces du groupe 1 (30%, $p= 2.46e-06$), mais plus abondamment du groupe 3 (59%, $p= 0.00445$). Les sites en urbain-riverain comporte surtout des espèces du groupe 2 et 3 (59%, $p= 0.0257$ et 30%). Les sites en matrice agricole-forestière comporte aussi une majorité d'espèce du groupe 3. Les sites «Old» sont majoritairement composés d'espèces du groupe 3.

4^e coin

La technique du 4^{ème} coin ne permettant pas de diviser les types paysager par contexte et matrice, nous avons comparé les sites entre eux, ce qui nous a donné ce résultat :

En urbain-riverain on retrouve bien les caractéristiques des arbustes dominants : phanérophytes, ligneux de grande taille, se dispersant peu. Ceux-ci étant tolérants au sec et aux sols pauvres. En agricole-forestier, les espèces géophytes sciaphiles produisant des graines légères se dispersant à grande distance sont favorisées. En matrice agricole-riveraine on a une plus grand proportion d'hémicryptophytes se développant par reproduction végétative et affectionnant les sols plutôt riches. Elles ont plutôt une floraison précoce et se disperse loin. En agricole-bloc boisée, les thérophytes annuelles à faible production de graines se dispersant peu sont plus nombreuses.

Tableau 4: Synthèse des résultats de l'analyse du 4^{ème} coin, où les contextes sont liés aux traits des espèces. Pour les relations significatives à un seuil de 5% après une correction de Holm, les signes indiquent si la statistique est supérieure (+) ou inférieure (-) à la valeur attendue (moyenne des résultats de permutation). L'absence de signe indique une relation non significative. AR : Agricole-riverain, AW : Agricole-bloc, UR : Urbain-riverain, UW : Urbain-bloc, FW : Agricole-forestier.

Traits	Attributs	AR	AW	UR	UW	FW
Forme de vie de Raunkiaer	chamaephyte	+				
	geophyte					+
	hemicryptophyte	+	-			
	phanerophyte	-			+	
	therophyte		+			
Hauteur maximale		-	-		+	
Cycle de vie	Annuelle		+			
Propagation végétative	Performante		-			
	Moyenne	+				-
	Faible/abs	-				
Structure du feuillage	Decombant	+				
	Tige feuillée				-	+
	Ligneux	-			+	
	Rosette	+	-			-
Profondeur des racines	Arbustes sup	-	+			-
	Arbustes prof	-	-		+	
	Herbacées sup	+	-		-	
	Herbacées prof		+	-	-	
Date de floraison	Tardive		+			
	Moyenne		-		+	
	Précoce	+			-	
Durée de floraison			-	-	+	
Dispersion	lointaine	+	-		-	+
	proche			+		
Graines par kg					+	
Production de graines faible			+			
Lumière	faible					+
Humidité	moyenne					
	faible				+	-
Fertilité	faible	-			+	
	moyenne	+	-		-	
	grande		+			

CWM-CCA (*community-weighted mean trait value*)

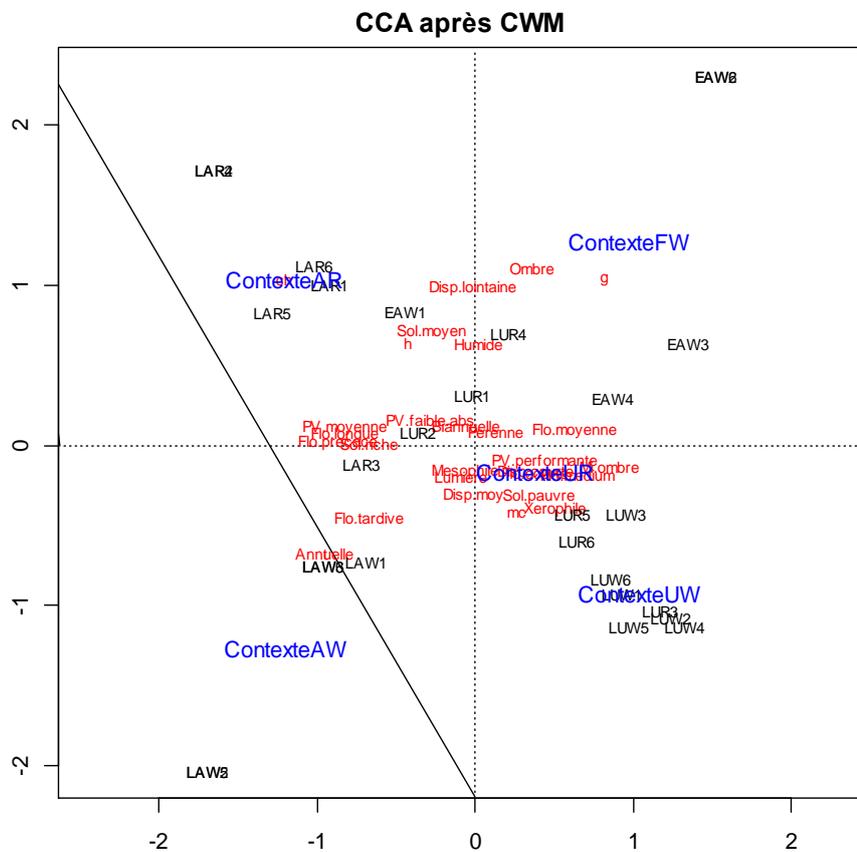


Figure 8 : CCA (*canonical correspondance analysis*) liant les résultats de la CWM et un tableau avec les contextes de chaque site.

Cette analyse nous révèle clairement une répartition inégale des valeurs de traits des espèces exotiques entre les différents contextes et matrices paysagers. On retrouve les espèces annuelles à floraison tardive majoritairement dans les sites agricoles-blocs, les chamaephytes et hémicryptophytes à faible propagation végétative se dispersant loin dans les sites agricoles-riverains, les géophytes sciaphiles à longue dispersion en sites agricoles-forestiers, et les arbustes en matrice urbaine, et particulièrement dans les blocs forestiers urbains.

IV. Discussion

1).Étant donné les communautés végétales en place, quelle serait leur évolution probable suite à la mortalité des frênes ?

Notre étude a permis de souligner des différences au niveau de la composition des communautés végétales selon la matrice et le contexte paysager des forêts. Comme l'ont remarqué *Barlott et al (1999)* les forêts urbaines sont plus riches en espèces par une forte richesse en espèces exotiques. Il en est de même dans notre étude pour les forêts urbaines-riveraines mais pas celles urbaines-blocs. Ces dernières possèdent des espèces exotiques très compétitives qui dominent les autres espèces, diminuant ainsi la richesse spécifique totale. L'influence du paysage sur le développement d'espèces exotiques comme les arbustes *Lonicera maackii* et *L.tatarica* a aussi été démontrée dans l'étude de *Borgmann et Rodewald (2005)*. En effet, ces 2 espèces ont été retrouvées plus fréquemment en forêts urbaines. Ces différences fonctionnelles et spécifiques des communautés exotiques proviendraient des caractéristiques des forêts : structure des communautés natives, accessibilité, fréquence de perturbations ...

Les forêts urbaines ont un accès facile à cause de la grande fréquentation humaine et surtout par l'apport d'espèces ornementales qui s'échappent des jardins, ou sont directement déposées en tant que déchets de tontes (*Vallet, 2010*). Les espèces arbustives (phanérophytes ligneux de grande taille, eg. *Rhamnus cathartica*) sont particulièrement utilisées en ornement et sont très tolérantes aux sols secs des forêts urbaines (*Kowarik, 2011*). De plus, elles sont très compétitives par leur grande taille, ce qui explique leur dominance dans les sites urbain-bloc et la faible richesse en espèces totales. Ceci est accentué par le haut taux de perturbations. Ces résultats sont en accord avec des études précédemment réalisées, comme celle de *Vallet et al, 2008*, on trouve plus d'espèces exotiques en milieu urbains, écosystèmes très perturbés, par rapport aux milieux forestiers. Cette grande proportion d'espèces exotiques peut également être due aux modifications des propriétés du sol et du climat en milieu urbain par les activités humaines (*Vallet et al, 2010*), et aussi par la présence de vers de terre exotiques, causant de nombreuses modifications des sols, auxquelles les espèces natives ne sont pas adaptées (*Bohlen et al, 2004*). Les indices de Shannon et Simpson, inférieurs dans les sites urbains par rapport aux autres sites reflètent bien cette dominance d'un faible nombre d'espèce.

En contexte urbain-riverain, les espèces exotiques dominant un peu moins qu'en contexte boisé, mais elles sont plus diversifiées, tout comme la communauté végétale entière. L'accès facile par l'eau et les lisières ainsi que les fortes disponibilités en ressources pourraient être la source de cette diversité (*Sabo et al, 2004*). Cette richesse spécifique amène également à une richesse fonctionnelle comme nous montrent l'indice de Simpson-Rao et la technique des groupes émergents : aux espèces arbustives ornementales s'ajoutent des herbacées exotiques et notamment celles ayant une forte reproduction végétative.

Dans ces forêts urbaines, la plupart des espèces exotiques étant tolérantes aux fortes luminosités, les trouées formées par la mort des frênes vont certainement les avantager. De plus, étant déjà dominées, les espèces natives risquent fortement d'être d'avantage défavorisées. Il est plus difficile de prévoir l'évolution des forêts riveraines car elles sont plus diversifiées, les herbacées à forte reproduction végétative pourrait se développer plus

rapidement que les arbustes. Et étant moins compétitives elles n'affecteront pas autant les espèces natives. Cependant, les frênes étant en général plus nombreux dans ces forêts, l'impact de l'agrile sera sûrement important.

Les forêts agricoles-bloc contiennent peu ou pas d'espèces exotiques. Ces espèces sont soit des arbustes compétitifs d'espèces différentes que celles qu'on retrouve dans les sites urbains (*Berberis thunbergii* et *Rosa multiflora*), soit une thérophyte annuelle (*Polygonum persicaria*). Cependant, ces sites sont composées uniquement d'un maximum de 3 espèces exotiques qui sont peu abondantes voir absentes, nombre trop faible pour que ces analyses soient pertinentes. La densité de frênes y est généralement plus faible dans ces forêts, les trouées seront relativement petites et la canopée se refermera probablement rapidement avec la croissance des arbres voisins. On peut donc supposer que l'impact de l'agrile y sera moins marqué.

Dans les forêts agricoles-riveraines la diversité spécifique et fonctionnelle est grande pour la communauté totale et seulement les espèces exotiques. Les espèces exotiques qui y dominent sont les chamaephytes ou hemicryptophytes à forte reproduction végétative et à moindre mesure celles à forte production de graines (*Traxacum officinale*, *Veronica officinalis*). Ces espèces ont les capacités de se développer rapidement mais sont moins compétitives que les arbustes. On peut supposer que par leur caractère héliophile, elles seront favorisées par l'agrile. La densité des frênes étant élevées en forêt agricoles-riveraines, les trouées qui seront formées suite à l'épidémie d'agrile seront de grandes tailles. Par sa forme, la lisière est également importante dans ce type de sites. Ceci devrait favoriser le développement de ces espèces exotiques. En matrice agricole, la dispersion d'essences arborescentes est parfois restreinte, amenant une faible régénération arborescente (D'Orangeville, 2008). On pourrait obtenir de nouveaux écosystèmes, plus proches des écosystèmes prairiaux que forestiers. Cependant, les espèces exotiques étant en quantité modérée leur développement sera potentiellement plus lent qu'en forêts urbaines. Les inventaires réalisés dans les forêts contaminés (Old) nous permettent de préciser cette hypothèse car on y remarque une majorité d'espèces herbacées à forte reproduction végétative et une relativement faible régénération arborescente. Pourtant elles ne dominent pas tellement les espèces natives car on conserve une forte richesse spécifique totale.

Dans cette matrice agricole, les espèces sont plutôt de petite taille et affectionne les sols fertiles ce qui vérifierai en partie l'hypothèse que les espèces exotiques dans ces forêts proviennent des bordures de champs. Mais la présence d'arbustes ornementaux comme *Berberis thunbergii* et *Rosa multiflora* en agricole-bloc, nous montre les fortes capacités de dispersion à grande distance de ces espèces grâce à l'ornithochorie et l'anémochorie. Une dominance d'espèces à forte reproduction végétative dans les milieux ruraux a également été constatée par l'étude de Vallet (2010).

Les forêts d'Ottawa, en agricole-forestier possèdent des communautés caractéristiques des forêts « naturelles » : la richesse spécifique est relativement faible, les espèces exotiques sont rares. On a également une plus grande proportion d'espèces exotiques géophytes (*Oxalis stricta*) et sciaphiles (*Epipactis helleborine*). Ces espèces produisent de nombreuses graines légères qui se dispersent à grande distance. Les communautés végétales ne

semblent pas extrêmement menacées par un développement d'espèces exotiques dans ces forêts, les frênes et les espèces exotiques étant peu nombreux. Pourtant, on peut s'inquiéter du fait que la plupart des espèces exotiques présentes sont tolérantes à l'ombre, et notamment *Rhamnus frangula*, qui se développe fortement par rejet. Il est difficile de savoir si ces espèces seront favorisées par la mortalité des frênes, mais ce qui est sûr c'est qu'elles vont persister dans le milieu forestier, comme l'a remarqué aussi *Martin (2008)*. Selon *Martin (2008)*, les espèces exotiques forestières se développent indépendamment des trouées, et ne provoquent pas une régression des espèces natives car la strate herbacée est insaturée (*Gilbert et Lechowicz, 2005*).

Bien que les résultats des analyses des sites infestés depuis 8 ans sont difficilement interprétables car ils ne contiennent pas autant de site de chaque contexte, on peut faire quelques remarques : la richesse et diversité spécifique totale n'est pas particulièrement faible, mais le pourcentage d'espèces exotiques est significativement plus élevé que dans les sites agricoles et agricoles-forestiers. Les sites contiennent en majorité des herbacées se développant par voie végétative. Ces résultats sont dus à la grande proportion de l'espèce *Lysimachia nummularia* en agricole-riverain et bloc. On peut donc supposer, que les trouées ont favorisé le développement de *Lysimachia nummularia*. Cette espèce se développe surtout végétativement, formant ainsi des tapis denses, et est également tolérante aux fortes et faibles luminosités. Ceci est inquiétant pour 2 des 6 sites agricoles-riverain qui contiennent déjà cette espèce. Les arbustes ornementaux (*Rhamnus cathartica* et *Ribes sativum*) se trouvent dans le site urbain-bloc, en faible quantité, contrairement aux autres sites urbain-blocs. Mais il est intéressant de constater que dans un site agricole-riverain on retrouve un arbuste ornemental (*Rosa multiflora*), alors que dans les sites récemment infestés, nous n'en avons aucun.

2). Comment gérer ces forêts afin de minimiser les impacts de l'agrile ?

Cette étude a pour but principal d'avoir un état initial des communautés végétales forestières, afin de suivre leur évolution suite aux attaques de l'agrile. Ceci permettant ensuite de définir des mesures de gestion servant à minimiser les impacts et notamment de conserver les fonctions et services des forêts. Nous pouvons dès à présent réfléchir sur les techniques de gestion possibles. Pour les forêts agricole-bloc et agricole-forestier, les menaces sont relativement faibles, on peut espérer un maintien de l'intégrité écologique de ces écosystèmes. En effet, le nombre de plantes exotiques est relativement faible, les trouées formées seront rapidement refermées par les arbres voisins, et les phénomènes favorisant les espèces exotiques comme les perturbations y sont faibles.

En forêts agricole-riverain, il est difficile de prévoir l'évolution de l'écosystème. On peut imaginer qu'après la mort des frênes, on aura un milieu ouvert, mais comme les espèces exotiques sont en majorité des espèces herbacées, elles n'empêcheront pas la régénération. Cependant l'agrile du frêne persiste longtemps dans le milieu et s'attaque aux jeunes individus. Il se peut qu'une solution soit que d'autres espèces comme le saule ou le peuplier remplace le frêne, soit naturellement, soit à l'aide d'interventions humaines. Bien que les espèces exotiques risquent fortement de se développer avec l'ouverture du milieu, elles ne persisteront pas si le milieu se referme car elles sont en majorité héliophiles.

L'impact risque d'être plus important en forêts urbaines, qu'elles soient riveraines ou en bloc. En riverain, il y a moins d'individus exotiques mais ils sont plus divers et les frênes sont plus nombreux. En bloc, il y a beaucoup d'arbustes exotiques, très compétitifs mais moins de frênes. Dans les 2 cas, l'invasion par les espèces exotiques est déjà fortement enclenchée et risque d'augmenter avec la mort des frênes dans un contexte d'écologique meltdown (*Simberloff et Von Holle, 1999*). On risque d'obtenir non plus des forêts mais des fourrés d'arbustes exotiques. Ces fourrés empêchent les activités récréatives et la régénération. La question est de savoir comment garder le rôle de filtres, stabilisateur des berges, de couvert... des forêts riveraines, et le rôle esthétique et récréatif des forêts-bloc, souvent rattachées à des parcs. Dans le cas d'une contamination, 99% des frênes vont mourir. Des premières recommandations préconisent de couper les gros frênes afin de diminuer le développement de l'agrile. Afin de garder une forêt il serait préférable d'assister le développement d'autres espèces d'arbres. Une gestion dans le but d'éliminer les espèces exotiques ne serait pas forcément la meilleure solution. Même si selon *Daehler (2003)*, un régime de perturbations (eg. coupe), pourrait permettre une régression de certaines exotiques et une augmentation des espèces natives. Vouloir restaurer des milieux aussi modifiés que les forêts urbaines seraient un travail difficile, d'une part pour éliminer les espèces exotiques, et d'autre part parce que les conditions abiotiques sont particulières. Un concept récent est celui des « Novel ecosystem », écosystèmes possédant de nouvelles combinaisons d'espèces et étant le résultat de l'action de l'Homme (*Hobbs et al, 2006*). Ces nouveaux écosystèmes ne sont pas forcément moins bons que les écosystèmes d'origine, ils peuvent avoir une grande richesse spécifique comme les sites urbains-riverains, et conserver les fonctions de l'écosystème. On préconise alors une gestion qui maximise les bénéfices de ces écosystèmes. Des études approfondies sont nécessaires, et les résultats des inventaires des prochaines années seront très utiles afin de guider l'évolution des écosystèmes en conservant leurs fonctions essentielles et leur résilience. C'est pourquoi la gestion choisie serait celle d'« adaptative management ». Ce concept préconise de mettre en place un plan de gestion et de le modifier selon l'évolution du milieu.

3). Remarques sur l'étude

Un des problèmes rencontrés pendant cette étude est que le nombre de sites était trop faible pour faire des analyses vraiment pertinentes. Ceci parce que ces inventaires étaient à l'origine réalisés afin de faire un suivi de forêts représentatives des forêts du Sud de l'Ontario. Les forêts d'un même type avaient souvent des communautés très différentes en terme de composition spécifique, cependant ce problème semble moins grave dans le cadre d'une étude par traits.

Au niveau des analyses, une étude a été faite par *Aubin et al. (2009)* afin de comparer la technique des groupes émergents et du 4^e coin. Il en ressort qu'aucune technique est plus efficace qu'une autre mais elles se complètent. On peut également affirmer cela avec cette étude. En effet, la technique des groupes émergents nous donne une bonne vision des communautés végétales de chaque type de forêt, mais ne fait pas ressortir les détails des différences intra-groupes entre les forêts. La technique du 4^{ème} coin et CWM-CCA nous donnent les valeurs d'attributs qui sont plus fréquents dans un type forestier par rapport aux autres. Elles ne nous montrent pas forcément les attributs qui sont majoritaires dans la communauté. Il faut donc retourner dans le tableau de données initiales afin de vérifier si

l'attribut significativement plus important dans le type forestier est du à la présence d'une seule espèce qui ne se retrouve pas dans les autres types, ou si plusieurs espèces partagent cet attribut. Ces techniques marchent très bien pour des communautés ayant des traits convergents (en urbain-bloc). Ces analyses utilisées de façon complémentaires sont donc très efficaces, cependant dans notre étude le nombre d'espèces étaient trop faibles pour qu'elles soient totalement pertinentes.

L'approche par traits pour répondre à la problématique de cette étude est intéressante car elle permet d'évaluer le potentiel d'invasion des forêts en prenant les caractéristiques des espèces affectant leur potentiel de développement liés à leur compétitivité, leur reproduction et leur persistance. Elle permet notamment une généralisation des résultats à des écosystèmes ayant un fonctionnement similaire. On peut alors prévoir plus précisément que par l'approche classique comment vont évoluer les espèces. Il est tout de même intéressant de mixer les 2 approches afin de vérifier nos conclusion, notamment parce qu'il existe une variation inter-individuelle qui peut être importante.

Afin d'affiner nos résultats il serait intéressant de mettre en place un modèle comme l'a énoncé *Moles (2008)* qui place les espèces en fonction de leur traits sur des gradients environnementaux. En faisant varier la disponibilité en lumière on pourrait prédire l'impact sur les communautés. Pour cela il faudrait compléter les données de traits des espèces et des variables environnementales pour chaque site. Il faudrait également augmenter le nombre de sites inventoriés. En ayant la chance d'avoir un état initial des sites avant épidémie et la possibilité de suivre leur évolution, nous pourrions croiser nos données avec les résultats du modèle. Ceci pourrait servir à d'autres épidémies, ou à des sites encore préservés de l'agrile.

V. Conclusion

Cette étude nous montre l'efficacité de l'utilisation d'une approche par traits fonctionnels pour prévoir l'évolution des communautés végétales. En croisant des analyses de composition spécifique et fonctionnelle directes et indirectes nous avons pu faire ressortir les variabilités entre les forêts se trouvant dans différents contextes paysagers. Les forêts en matrice urbaine sont les plus vulnérables aux invasions par les espèces exotiques, et ces espèces sont en majorité compétitives et persistantes. L'agrile du frêne, en créant une perturbation sous forme de trouée, favorisera certainement les espèces exotiques quelque soit leur contexte paysager. Les forêts urbaines semblent être à un point de non retour et leur gestion face à l'agrile reste à discuter car de nouvelles approches semblent nécessaires afin de conserver les fonctions de ces écosystèmes hautement modifiés.

La caractérisation de ces sites avant les attaques d'agrile sera très utile afin de suivre leur évolution permettant ainsi de préserver au mieux les écosystèmes.

Remerciements

Je tiens à remercier fortement ma maitre de stage, Isabelle Aubin pour son aide, ses connaissances qu'elle m'a apporté, et sa bonne humeur. Je remercie Jean-Lionnel Payeur Poirier de m'avoir accompagné à Sault Ste Marie et de m'avoir initié à la base de données TOPIC. Craig Zimmerman a été aussi de très bonne compagnie pour le travail de terrain.

Bibliographie

Agence Canadienne d'inspection des aliments. Mise à jour : 19-03-2012, « plantes envahissantes ». <http://www.inspection.gc.ca/1300991336455>.

Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C., (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Urban & Fischer Verlag*, Vol. 3/1, pp. 52–66.

Armson, K.A. (2001) *Ontario forests, A historical perspective*, Fitzhenry & Whiteside. 233p, ISBN : 1550416243

Aubin, I., Ouellette, M.-H., Legendre, P., Messier, C. and Bouchard, A. (2009), Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science*, 20: 185–198. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.05513.x

Bartemucci P, Messier C, Canham C.D, (2006) « Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec », *Revue canadienne de recherche forestière*, 36:(9) 2065-2079

Bauer, H. L. (1943). The statistical analysis of Chaparral and other plant communities by means of transect of samples. *Ecology*, 24, 45-60.

Bland JM, Altman DG. (1995). Multiple significance tests: the Bonferroni method; 310(6973):170.

Blossey, B. and Notzold, R., (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants : A hypothesis, *J. Ecol.*, 83, 887.

Bonan, G., (2002) *Ecological Climatology: Concepts and Applications*. Cambridge University Press, 678 pp.

Bohlen, P.J, Scheu, S., Hale, C.M., McLean, M.A., Migge, S., Groffman, P.M., and Parkinson, D. (2004) Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Front Ecol Environ*; 2(8): 427–435.

Borgmann K.L. et Rodewald A.D., (2005) Forest Restoration in Urbanizing Landscapes: Interactions Between Land Uses and Exotic Shrubs. *Restoration Ecology* Vol. 13, No. 2, pp. 334–340

Brunet, J., Falkengren-Grerup, U. & Tyler, G. (1997). Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. *Ecography* 20: 513–520.

Burke, M.J.W. & Grime, J.P. (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77, 776±790.

Callaway, R.M. and Ridenous, W.M., (2004) Novel Weapons : Invasive success and the evolution of increased competitive ability, *Front. Ecol. Environ.*, 2,8,436.

Collins BS, Dunne KP, Pickett STA, (1985), « Responses of forest herbs to canopy gaps. » In: Pickett STA, White PS (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, pp 217–234

Crawley, M.J. (1987) What makes a community invisable? Colonization, Succession, and Stability (eds A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards), *Blackwell Scientific*, London. pp. 429±453.

Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-536.

DeFerrari, C.M. & Naiman, R.J. (1994) A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 5, 247–258.

D'Orangeville L., Bouchard A., Cogliastro A., (2008) Post-agricultural forests: Landscape patterns add to stand-scale factors in causing insufficient hardwood regeneration. *Forest Ecology and Management* 255, 1637–1646.

Dray, S., Legendre, P. (2008) Testing the species traits-environment relationships : the fourth-corner problem revisited, *Ecology*, vol. 89 pp.3400-3412

- Dyer, J.M. and Cowell, C.M.**, Invasive Species and the Resiliency of a Riparian Environment in *"Invasive Plants and Forest Ecosystems"*, R.K. Kohli, S. Jose, H.P. Singh, D.R. Batish, p-87, CRC Press, 2009.
- Ehrenfeld, J.G.**, Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes, *Ecosystems*, 6, 503, 2003.
- Elton, C.S.** (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Emborg J.** (1998) « Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark », *Forest Ecology and Management* 106, n°. 2-3, p 83–95.
- Eschtruth, A.K. and Battles, J.J.** (2009). Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, species diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion. *Ecological Monographs* 79:265-280.
- Fei, S., Kong, N., Stringer, J. and Bowker, D.** (2008). Invasion Pattern of Exotic Plants in Forest Ecosystems. In: Jose S. ed., *Invasive plants and forest ecosystems* (In press)
- Finzi A.C, Van Breemen N, et Canham C.D.** (1998). Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen, *Ecological applications* 8, n°. 2, p 440–446.
- Fleischmann, K.** (1997) Invasion of alien woody plants on the islands of Mahé and Silhouette, Seychelles. *Journal of Vegetation Science*, 8, 5–12
- Flory, S.L., Clay, K.** (2009) Effects of roads and forest successional age on experimental plant invasions. *Biol. Conserv.*
- Gandhi K.J.K et Herms D.A.** (2009). Direct and indirect effects of alien insect herbivores on ecological processes and interactions in forests of eastern North America, *Biological Invasions* 12, n°. 2, p 389-405.
- Garnier, E. & Navas, M.-L.** (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. *Agronomy for Sustainable Development*, 32 : 365-399. doi: 10.1007/s13593-011-0036-y
- Gilbert B and Lechowicz MJ.** (2005). Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. *Ecology* 86: 1848–55.
- Godoy, O., Valladares F. and Castro-Diez, P.** (2001) Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity, *Functional Ecology*, 25, 1248–1259.
- Gower, J.C.** (1971), A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, Vol. 27, No. 4., pp. 857-871
- Grotkopp E. Rejmánek M. Rost T. L.** (2002) Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* 159: 396-419.
- Harrison, S.** (1999) Local, regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80, 70–80.
- Henry, M., and Quinby, P.** (2010), *Ontario's Old-growth forests*, Fitzhenry & Whiteside, 224 p, ISBN-10 : 1550415808
- Herms, D.A, Stone, A.K, Chatfield, J.A.** « Emerald ash borer: the beginning of the end of ash in North America? » In: Chatfield, J.A., Draper, E.A., Mathers, H.M., Dyke, D.E., Bennett, P.J., Boggs, J.F. (Eds.), *Ornamental Plants: Annual Reports and Research Reviews*, 2003. OARDC/OSU Extension Special Circular 193. 2004 , pp.62–71.
- Hierro, J.L., Maron, J.L., and 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.
- Hobbs, R.J. & Atkins, L.** (1988) Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australia wheatbelt. *Australian Journal of Ecology*, 13, 171±179.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S, Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora, R. and Zobel, M.** (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, (*Global Ecol. Biogeogr.*) 15, 1–7
- Holm, S.** (1979). "A simple sequentially rejective multiple test procedure". *Scandinavian Journal of Statistics* 6 (2): 65–70.
- Kotani, P.M., Bergelson, J. & Hazlett, D.L.** (1998) Habitats of native and exotic plants in Colorado shortgrass steppe: a comparative approach. *Canadian Journal of Botany*, 76, 664–672
- Kowarik, I.** (2011) Novel ecosystems, biodiversity, and conservation, *Environmental pollution*, 159, p 1974-1983.
- Lameire, S., Hermy, M. & Honnay, O.** (2000). Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 11: 695–704.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes D.** (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474–478

I.Laigle, Mémoire de Master FAGE, 2012

- Legendre, P., Gallagher, E.D.,** (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Lodge, D.M.,** (1993) Biological invasions : Lessons from ecology, *Trends Ecol. Evol.*, 13, 195.
- Lovett, G.M., Canham,C.D., Arthur,M.A., Weathers, K.C., Fitzhugh,R.D.,** (2006) Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America, *BioScience* 56, n° 5, p 395–405.
- Maron, J.L. and Vila, M.,** (2001) When do herbivores affect plant invasion ? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses, *Oikos*, 95, 361.
- Martin P.H., Canham C.D., and Marks P.L.,** (2008) Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6.
- McCullough D.G,** (2006) «*Agilus planipennis*», Global Invasive Species Database, <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=722>
- Moles, A.T., Gruber, M.A.M. and Bonser,S.P.** (2008), A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology*, 96: 13–17. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01332.x
- Moola F.M and Vasseur L,** (2008) The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America, *Environmental Review*. 16: 141-155
- Mooney, H.A. and Hobbs, R.J.**(2000), *Invasive Species in a Changing World*, Island Press, Washington, DC.
- Moore M.R et Vankat J.L,** (1986) Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest , *American Midland Naturalist*: 336–347.
- Moser,W.K., Hansen,M.H., Nelson,M.D. and McWilliams,W.H.,** (2009) Relationship of Invasive Groundcover Plant Presence to Evidence of Disturbance in the Forests of the Upper Midwest of the United States, in “*Invasive Plants and Forest Ecosystems*”, R.K. Kohli, S. Jose, H.P. Singh, D.R. Batish, p-29, CRC Press.
- Naaf,T. & Wulf,M.** (2011), *Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany. Journal of Vegetation Science* 22, 516–527
- Natural Resources Canada,** « About the Canadian forest service », « Trees », « Traits of Plants in Canada (TOPIC) », <http://scf.rncan.gc.ca>, 23-01-2012
- Ontario ministry of Natural Resources,** dernière mise à jour :12-07-2012, “Les forêts de l’Ontario en bref”. http://www.mnr.gov.on.ca/fr/Business/Forests/2ColumnSubPage/STEL02_168559.html
- Planty-Tabacchi, A.M., Tabacchi, E., Naiman, R.J., Deferrari, C. & Décamps, H.** (1996) Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology*, 10, 598–607
- Poland T.M et McCullough D.G,** (2006) Emerald Ash Borer: Invasion of the Urban Forest and the Threat to North Americas Ash Resources , *Journal of Forestry* 104, n° 3: 118–124.
- Rao, C.R.** (1982). Diversity and dissimilarity measurements: A unified approach.*Theor. Popul. Biol.*, 21, 24–43
- Reichard, S. H. and Hamilton,C.W.** (1997). Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conserv. Biol.* 11:193–203.
- de Römer A.H, Kneeshaw D.D, et Bergeron Y,** (2007) Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? , *Journal of Vegetation Science* 18, n°. 6 : 815–826.
- Sabo,J.L., Sponseller,R., Dixon,M., Gade,K., Harms,T., Heffernan,J., Jani,A., Katz,G., Soykan,C., Watts,J., and Welter,J.,**(2004) Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecolog.* Vol. 86, No. 1, pp. 56-62
- Shannon C.E.,** (1948), Reprinted with corrections from *The Bell System Technical Journal*, Vol. 27, pp. 379–423, 623–656.
- Shannon, C.E. and W. Weaver,** (1963). *The Mathematical Theory of Communications*. University of Illinois Press, *Urbana*, pp: 125.
- Simberloff,D., Von Holle,B.** (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *BIOLOGICAL INVASIONS*. 1 (1) : 1387-3547.
- Simpson E.H,** (1949), [Nature](#) 163 : 688, Macmillan Publishers Ltd.
- Stadler B et al.,** (2005) Hemlock Woolly Adelgid in New England Forests: Canopy Impacts Transforming Ecosystem Processes and Landscapes, *Ecosystems* 8, n°. 3: 233-247.
- Stohlgren, T.J., Bull, K.A., Otsuki, Y., Villa, C.A. & Lee, M.** (1998) Riparian zones as havens for exotic plant species in central grasslands. *Plant Ecology*, 138, 113–125.
- Stone W.E et Wolfe M.L,** (1996) Response of understory vegetation to variable tree mortality following a mountain pine beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern Utah, *Plant Ecology* 122, n°. 1 : 1–12.

- Tilman, D.** (1986). "Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: The importance of the soil resource: light gradient." In *Community Ecology*. Edited by Jared Diamond and Ted J. Case, p. 359–380. New York: Harper and Row.
- Thimonier A., Dupouey, J.-L., Bost, F., Becker, M.** (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of forest vegetation in northeastern France. — *New Phytol.*, 126, pp. 533-539.
- Thompson K. and Davis M.A.**, (2011) Why research on traits of invasive plants tells us very little, *Ecology and Evolution*, Vol. 26, No. 4.
- Ulyshen M.D, Klooster W.S, Barrington W.T, Herms D.A.** (2011) Impacts of emerald ash borer-induced tree mortality on leaf litter arthropods and exotic earthworms, *Pedobiologia* 54, 261–265
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S.** (2010), Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* 13: 412–424
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V. & Roze', F.** (2008). Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology* 23: 1205–1217.
- van Kleunen, M., Dawson, W. and Dostal, P.**, (2011) Research on invasive-plant traits tells us a lot, *Ecology and Evolution*, Vol. 26, No. 7.
- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J.M. and Fischer, M.**, (2010) Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13: 947–958.
- Vidra, R.L. and Shear, T.H.**, (2008) *Thinking locally for urban forest restoration: A simple method links exotic species invasion to local landscape structure*, *Restoration Ecology*, vol. 16, pp. 217-220
- Villegger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot.** (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Vodde F et al.**, (2011) The influence of storm-induced microsites to tree regeneration patterns in boreal and hemiboreal forest, *Journal of Forest Research* 16, n° 3: 155-167.
- Webster, C.R., Jenkins, M.A., and Jose, S.**, (2006) Woody invaders and the challenges they pose to forest ecosystems in the eastern United States, *J. Forestry*, 104, 366.

Annexe 1 : Tableau des traits des espèces exotiques.

Nom	RA	HT	PER	VP	SFO	RSD	DFPH	NFPH	SOPRC	DI	SDWT	LI	WP	F
Arctium minus	h	150	2	na	sr	hp	Juil	3 a		2	153546	l, m	hm, xm	3
Barbarea vulgaris	h	60	2	na	sr	hp	Mai	4 a		3	166666.6	i	m, hm	2
Cardaria draba	h	60	3	r	sr	hp	Avr	3 a		1	507614	l, m	hm, m, xm	1,2
Cirsium arvense	h	100	3	r	sr	hp	Mai	5 a		1	1000000	l, m	hm, m	2
Leonurus cardiaca	h	120	3	r	el	hp	Mai	3 m		3	1000000	m	NA	3
Oxalis stricta	g	25	3	r	el	hs	Juin	8 m		2	4587156	i	m, xm	3
Pastinaca sativa	h	100	2	r	sr	hp	Mai	1 a		1	333333.3	m, s	hm, m	2
Plantago major	h	60	3	rf	r	hp	Juin	5 a		2	51044954	s	hm, m, xm	1
Rumex crispus	h	100	3	cs	sr	hp	Juin	5 a		1	666666.7	s, m, i	hm, m, xm	1,2
Taraxacum officinale	h	50	3	c	r	hp	Avr	3 a		1	1124900	s, m, i	hm	2,3
Veronica officinalis	ch	60	3	na	de	hs	Mai	3 a		2	7692307.7	l, m	hm, m, xm, x	2,3
Berberis thunbergii	mc	200	3	na	mu	ap	Aou	3 a		2	60000	s, m	h, hm	3
Euonymus fortunei	mc	2000	3	c	mu	as	Avr	2 a		2	76219	m, i	hm	3
Forsythia viridissima	mc	300	3	na	mu	as	Mars	1 a		1	26250	l, m	hm	3
Lonicera maackii	mc	500	3	c	mu	ap	Juil	2 a		2	325600	l, m	xm	1,2
Lonicera tatarica	mc	300	3	c	mu	ap	Mai	2 a		2	357142	i	m	1,2
Rhamnus cathartica	mc	800	3	a	mu	as	Mai	2 a		2	29325	l, m	m, xm	1,2
Rhamnus frangula	mc	500	3	na	mu	as	Juin	2 a		2	59559	s, m	hm, h	3
Ribes sativum	mc	150	3	r	mu	ap	Juil	1 a		2	500000	i	h, hm	2,3
Rosa multiflora	mc	300	3	r	mu	ap	Aou	3 a		2	119047	s, m	hm, h	2
Symphoricarpos orbiculatus	mc	150	3	na	mu	hp	Juin	3 a		2	135135	l, m	hm, m, xm	2
Carex gigantea	h	120	3	r, rf	g	hp	Mai	2 m		1	1020408	l, m	hm, h	2
Convallaria majalis	g	30	3	r	el	hp	Mars	2 s		2	55555	i	hm, m, xm	2
Epipactis helleborine	g	60	3	na	el	hp	Juillet	5 a		1	250000000	l, m	xm, hm	2
Juglans nigra	mc	3000	3	c, r	ms	ap	Juin	2 a		2	80	l, m	m, xm	1,2
Lysimachia nummularia	hel	20	3	rf	de	hs	Juil	3 s		2	4000000	m, i	hm	2
Lythrum salicaria	h	100	3	a	el	hp	Juil	3 a		1	1818182	i	h, hm	3
Mentha x piperita	h	100	3	a	el	hp	Juil	3 s		1	50000000	l, m	m, xm, hm	3
Myosotis scorpioides	h	60	3	b, r	de	hp	Avr	5 s		3	1897903	l, m	hm	3
Ranunculus ficaria	g	30	3	a	sr	hs	Mai	2 s		3	250000	i	m, hm, xm	1,2
Scilla siberica	g	30	3	a	el	hp	Mai	2 a		3	250000	l, m	h, hm	2
Solanum dulcamara	h	300	3	a	de	hs	Avril	3 s		2	22727	m, i	hm	2
Hesperis matronalis	h	100	2	cs	el	hp	Avr	2 m		2	400000	l, m	m, hm, xm	1
Impatiens glandulifera	t	200	1	r	el	hp	Juin	3 a		1	98425	i	hm, m	2
Lamium purpureum	t	40	1	b	el	hp	Mars	8 m		1	1428571	i	m, hm	3
Mollugo verticillata	t	3	1	na	sr	hs	Juin	4 a		2	11111111	i	hm, m, xm	2
Polygonum convolvulus	t	100	1	r	de	hs	Juil	4 a		2	144928	l, m	hm, m	3
Polygonum hydropiper	t	49	1	na	el	hp	Mai	3 a		2	137500	i	hm, m, xm	3
Polygonum persicaria	t	60	1	r, c, cs	el	hs	Juin	4 s		2	511550	m, s	hm, m, xm	2,3
Sisymbrium altissimum	t	100	1	c	sr	hp	Avr	3 a		1	5000000	m, i	m, hm, xm	2,3
Solanum nigrum	t	60	1	r	de	hp	Mai	4 a		2	1428571	l, m	xm, m	2

RA: forme de vie de Raunkiaer (h: hémicryptophyte, mc: phanérophYTE, g: géophyte, t: thérophYTE, hel: helophyte, ch: chamaephyte), HT: Hauteur maximale (cm), PER: cycle de vie (1: Annuelle, 2: Bi-annuelle, 3: Pérenne), VP: propagation végétative (r: rhizome, rf: racines fibreuses, co: rejet, b: bulbe, c: stolon), RSD: profondeur des racines (hp: herbacée superficielle, hs: herbacée superficielle, ap: arbuste profond, as: arbuste superficielle), DFPH: début de floraison, NFPH: durée de floraison, SDPRO: production de graines (a: abondante, m: moyenne, s: faible), DI: distance de dispersion (1: lointaine, 2: moyenne, 3: faible), SDWT: nombre de graines par kg, LI: préférence pour la lumière (i= héliophile, m= médium, s= sciophile), WP: préférence pour l'humidité (h= hygrophile, hm= humo-mésique, m= mésique, xm= méco-xérophile, x= xérophile), F: préférence pour l'azote (1: nitrophobe, 2: médium, 3: nitrophile)

Résumé

L'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*, Faimair) est un coléoptère asiatique introduit en 2002 au Nord des Etats Unis. Ses larves entraînent la mort des arbres *Fraxinus sp* créant ainsi des trouées dans les forêts. Ces trouées, en augmentant les radiations lumineuses atteignant la strate herbacée vont modifier les communautés végétales. Nous nous sommes intéressés aux forêts du sud de l'Ontario où l'agrile commence ses attaques afin d'avoir un état initial des communautés végétales. La problématique de l'étude est d'estimer le potentiel d'invasion par des espèces végétales exotiques suite à la mortalité des frênes en utilisant une approche par traits fonctionnels. Nous avons comparé des forêts se situant dans différentes matrices paysagères (agricole, urbain, agricole-forestier) et contextes (riverain, bloc boisé). Selon leur matrice et contexte les forêts sont plus ou moins soumises aux perturbations et ont différents taux d'accessibilité. Ceux-ci influencent la structure des communautés et notamment le pourcentage d'espèces exotiques. Ces espèces possèdent également différents traits pouvant influencer leur développement après la mort des frênes. D'après ses caractéristiques nous pouvons faire différentes hypothèses sur les évolutions possibles de la strate herbacée en fonction des types forestiers.

Mots clés : Agrile du frêne, *Agrilus planipennis*, espèces exotiques, invasives, frêne, forêts, paysage.

Abstract

Ontario forest vulnerability to invasion by exotic plant species after emerald ash borer outbreaks.

The emerald ash borer (EAB), (*Agrilus planipennis*, Faimair) is a small asian carabid introduced in 2002 in Northern United States. In Southwestern Ontario, this exotic wood-boring beetle has already killed several hundred thousand ash trees (*Fraxinus spp.*). A long-term monitoring study has been set up to evaluate a critical issue for forest management: the impact of understory vegetation response to the massive mortality of ash trees on forest ecosystem functions and services. One key aspect of this project is how landscape (urban and agricultural with different level of forest retention) and forest patch configuration (woodlot or riparian) affect the invasion potential of exotic plant species following EAB outbreak. The use of a trait-based approach shows that exotic plant species possess different characteristics (i.e. trait values) according to the landscape and configuration of the forest. This variability, especially in traits related to competitiveness of the exotic species, may lead to different plant community responses following EAB outbreak. Because urban and riparian forests are more disturbed and more prone to exotic propagule pressure, they are expected to be more vulnerable to exotic plant species invasion. Understanding facilitative interactions between EAB outbreak and exotic plant responses are crucial information for managing and mitigating the loss of these foundation tree species.

Key words : Emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, exotic species, invasive, ash, forest, landscape.