

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
GUILLAUME RHEAULT

INFLUENCE DE LA DIVERSITÉ VÉGÉTALE SUR LA SAISON DE CROISSANCE
DES BANDES RIVERAINES EN MILIEU AGRICOLE

JUILLET 2014

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*To be interested in the changing season is a
happier state of mind than to be hopelessly in
love with spring.*

George Santayana

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de maîtrise, M. Raphaël Proulx, d'avoir cru en moi et de m'avoir donné l'opportunité de travailler avec lui sur un projet aussi stimulant. Je te remercie pour ton soutien exceptionnel et pour le temps que tu as consacré à me transmettre un peu de tes connaissances chaque fois que tu en avais l'occasion. Je remercie aussi les membres de mon comité d'orientation soit M. Stéphane Campeau et Mme Esther Lévesque. Les questionnements et suggestions dont vous m'avez fait part ont grandement contribué à faire avancer ma réflexion sur mon projet et sur l'interprétation des résultats que j'ai obtenus.

Je remercie Laurianne Bonin avec qui j'ai travaillé en étroite collaboration tout au long de mon projet de maîtrise. Cette collaboration m'a permis de réaliser ce projet de maîtrise et d'obtenir les résultats intéressants que je présente dans ce mémoire. Je tiens aussi à remercier les autres membres de l'équipe de la Chaire de recherche UQTR de Biologie Systémique de la Conservation soit Charles Martin, Justine Giroux, Louis Desrochers, Irene Torrecilla Roca, Ian Seinferling et François Beaubien. Le travail aurait été beaucoup plus ardu et surtout moins enrichissant sans votre participation. Merci aussi à Patricia Bolduc pour l'aide dans l'installation du réseau de suivi en 2012 et pour son soutien moral tout au long de ce projet.

Un remerciement particulier à l'endroit des propriétaires et exploitants de terres agricoles impliqués dans le projet ainsi qu'à la Société de Conservation, d'Interprétation et de Recherches de Berthier et ses Îles (S.C.I.R.B.I) pour les autorisations d'installer notre matériel dans les bandes riveraines présentes sur leur propriété.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier reçu par M. Raphaël Proulx du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et Génie du Canada (CRSNG) et du Fond de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise a été réalisé dans le cadre du programme de maîtrise en sciences de l'environnement sous la direction de M. Raphaël Proulx, titulaire de la Chaire de recherche UQTR en biologie systémique de la Conservation de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Ce mémoire de maîtrise est une synthèse de mes recherches débutées en mai 2011 et qui ont pris fin en février 2014. L'objectif principal de mon projet de recherche était de vérifier l'influence de la richesse spécifique herbacée présente dans les communautés de bandes riveraines en milieu agricole sur la période photosynthétique active de la végétation.

Ce mémoire comprend trois chapitres. Le premier chapitre, qui est rédigé en français, présente un résumé substantiel du projet de recherche et est divisé en trois sections: l'introduction, la problématique ainsi que les objectifs. Le second chapitre présente l'article scientifique qui découle des recherches effectuées dans les bandes riveraines de la plaine inondable du Fleuve Saint-Laurent (Annexe A) et ayant pour titre « Plant species richness prolongs the growing season of freely assembled riparian herbaceous communities under dry climatic conditions ». Le dernier chapitre présente un résumé des conclusions retenues à partir des résultats obtenus.

L'article scientifique présenté au chapitre II et dont je suis l'auteur principal a été rédigé en anglais en collaboration avec M. Raphaël Proulx et Mme Laurianne Bonin. Cet article a été soumis au comité de lecture de la revue scientifique *Agriculture, Ecosystems and Environment*.

RÉSUMÉ

Les facteurs abiotiques, tels que le climat, sont souvent considérés comme les principaux facteurs influençant la phénologie des communautés végétales. Cependant, les interactions biotiques au sein des communautés végétales peuvent aussi avoir une influence sur la saison de croissance de ces communautés selon deux mécanismes non exclusifs : la complémentarité fonctionnelle (angl. : complementarity effect) et la sélection fonctionnelle (angl. : selection effect). L'objectif principal de ce projet était d'évaluer l'influence de la richesse spécifique herbacée sur la période photosynthétique active (PPA) des communautés végétales herbacées de bandes riveraines en milieu agricole. Dans le but de former un gradient de richesse spécifique herbacée, 44 communautés végétales herbacées de bandes riveraines ont été sélectionnées. Les facteurs abiotiques mesurés dans chacune des communautés, soit la température du sol, la profondeur moyenne de la nappe phréatique et le contenu en argile étaient toutes similaires. En 2012, indépendamment des conditions environnementales, une relation positive a été observée entre la richesse spécifique herbacée et la PPA des communautés riveraines herbacées. Au cours de cette année, les communautés plus riches en espèces ont eu une PPA en moyenne 30 jours plus longue que les communautés plus pauvres en espèces. Le retrait de la biomasse a aussi permis de prolonger de 85 jours la PPA en 2012 dans les communautés pauvres en espèces comparativement aux communautés pauvres n'ayant pas subi ce traitement. Les communautés herbacées riveraines plus riches en espèces abritaient des espèces avec une PPA plus longue et une date de fin de PPA plus tardive comparativement aux communautés dominées par *Phalaris arundinaceae* qui est une espèce très compétitive dans les bandes riveraines de milieu agricole. La relation positive observée en 2012 n'a pas été observée en 2013 ce qui peut être attribuée aux conditions climatiques chaudes et sèches de 2012 qui n'ont pas été observées en 2013. La promotion de méthodes de gestion des bandes riveraines en milieu agricole favorisant la diversité végétale permettrait d'augmenter la quantité de carbone absorbée de 900 kg C par année par hectare de bandes riveraines lors de conditions chaudes et sèches. Les résultats obtenus sont particulièrement intéressants dans le contexte actuel de disparition des espèces et d'homogénéisation des communautés végétales de bandes riveraines puisque de nombreuses fonctions réalisées par les écosystèmes dépendent d'un couvert végétal photosynthétique actif tout au long de la saison.

Mots-clés : Phénologie, Biodiversité, Effet d'échantillonnage, Photographie numérique, Vert chromatique, Productivité primaire

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS	iv
RÉSUMÉ.....	v
LISTE DES FIGURES ET TABLEAU.....	viii
CHAPITRE I	
RÉSUMÉ SUBSTANTIEL.....	1
1.1 Introduction.....	1
1.1.1 Mise en contexte	1
1.1.2 Biodiversité.....	3
1.1.3 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.....	5
1.1.4 La phénologie	7
1.1.5 Phénologie et processus écosystémiques.....	8
1.1.6 Méthodes de suivi de la phénologie à l'échelle des communautés.....	10
1.2 Problématique	15
1.3 Objectifs.....	16
1.3.1 Objectif général.....	16
1.3.2 Objectifs spécifiques.....	16
CHAPITRE II	
PLANT SPECIES RICHNESS PROLONGS THE GROWING SEASON OF FREELY ASSEMBLED RIPARIAN HERBACEOUS COMMUNITIES UNDER DRY CLIMATIC CONDITIONS	18
Abstract	19
Introduction	20
Methods.....	22
Experimental design	22
Biotic and abiotic factors.....	22
Active photosynthetic period (APPL)	24
Validation experiment	25
Statistical analysis.....	25

Results	26
Discussion	27
Acknowledgements	30
References	31
Tables	35
Figure captions	38
Appendix	43
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	52
3.1 Contextualisation	52
3.2 Principaux résultats.....	52
3.3 Conclusion	54
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	55
ANNEXE A	
LOCALISATION DES BANDES RIVERAINES À L'ÉTUDE.....	61
ANNEXE B	
ESPÈCES VÉGÉTALES HERBACÉES RETROUVÉES DANS LES	
COMMUNAUTÉS RIVERAINES ÉTUDIÉES.....	62

LISTE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure		Page
1.1	Définition de la diversité spécifique	4
1.2	Modèle conceptuel de la phénologie à l'échelle des communautés végétales.....	10
1.3	Évolution des valeurs d'intensité de lumière des couleurs Rouge, Verte et Bleue au cours d'une saison de croissance	11
1.4	Suivi de l'indice de saturation de vert	12
1.5	Extraction de la saison de croissance basé sur la méthode de la valeur seuil	14
A.1	Localisation des communautés herbacées riveraines à l'étude	61

Tableau

B.1	Liste des espèces de plantes vasculaires retrouvées dans les 26 communautés riveraines herbacées suivies en 2012.....	62
-----	---	----

CHAPITRE I

RÉSUMÉ SUBSTANTIEL

1.1 Introduction

1.1.1 Mise en contexte

L'être humain sollicite et exploite les processus naturels qui se déroulent dans les écosystèmes pour répondre aux divers besoins des populations humaines. Une des fonctions très sollicitées par ceux-ci est la productivité primaire nette des agroécosystèmes, soit la conversion de l'énergie solaire en biomasse végétale. En effet, la nourriture nécessaire pour répondre aux besoins alimentaires des populations humaines dépend grandement de la productivité de biomasse végétale de ces écosystèmes. Pour répondre à la demande croissante des populations humaines, une manipulation de ces écosystèmes particuliers (ex. : utilisation de fertilisants et d'herbicides, travaux mécaniques des sols, utilisation d'organismes transgéniques) est désormais nécessaire pour augmenter leur productivité de biomasse végétale (Godfray et al., 2010, Beddington, 2011). Ces pratiques agricoles axées sur le productivisme contribuent à la simplification des paysages agricoles à l'échelle de la planète (Benton et al., 2003) et à la diminution de la biodiversité retrouvée dans ces agroécosystèmes (Tilman et al., 2001, Geiger et al., 2010).

Les bandes riveraines sont des écosystèmes qui font partie des paysages agricoles un peu partout à la surface du globe. Au Québec, les bandes riveraines en milieu agricole se définissent comme des zones de végétation permanentes composées d'un mélange d'arbres, d'arbustes et de plantes herbacées et constituent un milieu de transition entre les écosystèmes terrestres (c.-à-d. les champs agricoles) et aquatiques (Tilman et al., 2001, Gagnon and Gangbazo, 2007). Leur proximité avec les champs agricoles les rend particulièrement vulnérables aux effets néfastes de l'agriculture intensive.

Malgré la faible superficie qu'elles occupent dans le paysage agricole (Rioux et al., 2009), les bandes riveraines remplissent leur part de services écosystémiques. Ces services écosystémiques se définissent comme des bénéfices retirés par l'être humain suite à l'utilisation et à l'exploitation de certains processus écologiques qui sont indispensables au bon fonctionnement des écosystèmes (Boyd and Banzhaf, 2007, Costanza et al., 1997).

Dans le domaine de l'agriculture, le service écosystémique principalement visé par la préservation de bandes riveraines en bordure des milieux humides est de réduire l'impact des activités agricoles sur les écosystèmes aquatiques. En effet, les bandes de végétation riveraines permettent de réduire le ruissellement des nutriments (Hickey and Doran, 2004), des sédiments (Yuan et al., 2009) et des pesticides (Arora et al., 1996) provenant du milieu agricole vers les milieux aquatiques, favorisant ainsi la conservation de la qualité des écosystèmes aquatiques. Les services écosystémiques rendus par les bandes riveraines ne se résument cependant pas uniquement à la conservation de la qualité des milieux aquatiques. En effet, les bandes riveraines jouent aussi un rôle important dans l'absorption du carbone atmosphérique, dans la régulation de la température des écosystèmes terrestres et aquatiques, servent de refuge pour la faune et la flore et assurent la connectivité et le maintien de la biodiversité dans les paysages agricoles (Naiman et al., 1993, Naiman and Decamps, 1997, Maisonneuve and Rioux, 2001). Les services écosystémiques mentionnés précédemment dépendent en grande partie de la productivité primaire nette (c.-à-d., de l'activité photosynthétique du couvert végétal et de la biomasse végétale produite par unité d'espace et de temps) et de la biodiversité végétale présente dans les bandes riveraines. Ceux-ci sont donc considérés comme des services écosystémiques essentiels au bon fonctionnement des écosystèmes riverains (Zedler, 2003, Mace et al., 2012).

Les bandes riveraines sont soumises à de nombreuses perturbations naturelles comme les variations spatio-temporelles du régime hydrologique des milieux humides et des températures. Les perturbations naturelles auxquelles sont soumises les bandes riveraines contribuent à la création d'une mosaïque d'habitats qui sont temporellement

dynamiques. Ce dynamisme temporel favorise la diversité végétale ainsi que la succession spatiale et temporelle des assemblages d'espèces végétales qui se retrouvent dans ce type d'écosystème (Decamps et al., 2004); (Annexe B).

Les bandes riveraines en milieu agricole sont aussi soumises aux perturbations engendrées par les activités anthropiques liées à l'agriculture; que ce soit par le piétinement du bétail, l'érosion liée au travail aux champs ou encore par les activités de déboisement (Gagnon and Gangbazo, 2007). Les pratiques agricoles et les méthodes de gestion des cours d'eau actuelles en agriculture visant à réduire les effets négatifs de ces perturbations naturelles (c.-à-d. érosion des sols) sur les cultures contribuent à l'homogénéisation des communautés végétales retrouvées dans les bandes riveraines (Gagnon and Gangbazo, 2007) et favorise la présence de bandes riveraines herbacées (Rioux et al., 2009). La dégradation de ces écosystèmes riverains par les activités agricoles et l'homogénéisation des espèces végétales qui se retrouvent dans le paysage agricole entraînent donc une perte nette de biodiversité et de services écosystémiques fournis par les bandes riveraines.

1.1.2 Biodiversité

Lorsqu'il est question de la biodiversité présente dans les bandes riveraines, à quoi fait-on référence exactement? Une des premières définitions de la biodiversité faisait simplement référence au nombre d'espèces animales et végétales présentes dans un système donné (Schwarz et al., 1976). Les espèces animales et végétales étaient donc considérées comme des unités descriptives fondamentales du monde vivant. Cette définition un peu minimaliste a beaucoup évolué depuis et le terme maintenant associé au nombre d'espèces présentes dans un écosystème est connu sous le nom de richesse spécifique et constitue seulement une des composantes de la diversité spécifique (Fiedler and Jain, 1992). Ainsi, la biodiversité est désormais divisée en 3 niveaux emboîtés et interdépendants soit la diversité génétique, la diversité spécifique et la diversité écosystémique (Primack, 2008).

Le terme biodiversité, dans le cas des bandes riveraines, fait généralement référence à la diversité spécifique et est utilisé pour désigner le nombre d'espèces animales et végétales retrouvées dans ce type d'écosystème (Decamps et al., 2004, Naiman and Decamps, 1997). La diversité spécifique se divise en 2 composantes soit la richesse spécifique et l'équitabilité entre les espèces (Hill, 1973). La richesse spécifique est la mesure la plus simple et correspond simplement au nombre d'espèces observées dans un milieu donné. L'équitabilité (angl. : « evenness ») représente la régularité de l'abondance des espèces. Ainsi, une espèce qui est abondamment représentée n'aura pas la même contribution dans un écosystème qu'une espèce représentée par un seul individu (Figure 1.1). Le maximum de diversité est donc observé lorsque toutes les espèces d'un écosystème donné sont également représentées. L'utilisation de ces deux composantes est nécessaire lorsque l'on veut comparer la diversité de deux écosystèmes différents (Whittaker, 1965).

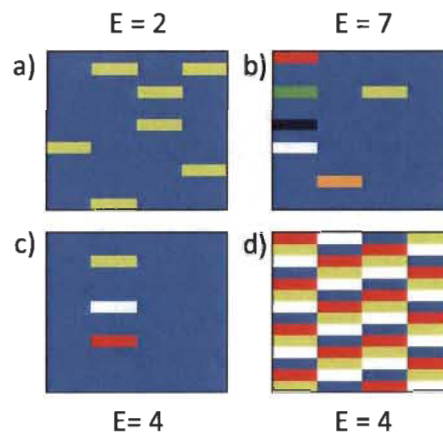


Figure 1.1 Définition de la diversité spécifique.

Importance des concepts de richesse en espèce (a-b) et d'équitabilité entre les espèces (c-d) pour définir et comparer la diversité spécifique de plusieurs habitats où E représente le nombre d'espèces. Chaque espèce est représentée par une couleur différente. La proportion d'espace occupée par chacune des couleurs représente l'abondance de chacune des espèces présente.

C'est dans cette optique que plusieurs indices de diversité ont été développés pour mesurer de manière quantitative la diversité spécifique à un endroit particulier. Parmi

ces indices, l'indice d'entropie de Shannon et l'indice de Simpson sont parmi les plus cités dans la littérature.

La diversité spécifique peut être partitionnée selon différentes échelles d'espaces. Pour cette raison, Whittaker (1960, 1972) a défini un système hiérarchique composé de trois indices reliés à la variation de la diversité spécifique à différentes échelles spatiales soit alpha (α), gamma (γ) et bêta (β). L'indice de diversité alpha correspond au nombre d'espèces retrouvées dans un milieu homogène (ex. : communautés) et de taille fixe. L'indice de diversité gamma correspond au nombre d'espèces retrouvées à une échelle spatiale plus grande comme à l'échelle d'une région. L'indice de diversité bêta consiste à comparer la diversité spécifique entre des communautés et correspond au taux de changement dans la composition en espèces (angl. : « turnover ») entre les communautés à l'étude et correspond à l'équation suivante : $\beta = \gamma/\alpha$. Désormais, ces indices sont aussi utilisés pour comparer la diversité à différentes échelles de temps où alpha correspond au nombre d'espèces échantillonnées à un moment précis et gamma correspond au nombre total d'espèces observées au cours de la période à l'étude. L'indice de diversité bêta correspond dans ce cas particulier au taux de changement dans la composition en espèces tout au long de la période à l'étude (Guo, 2001, Capitanio and Carcaillet, 2008).

1.1.3 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

La perte de diversité végétale dans les bandes riveraines attribuée aux pratiques agricoles est très préoccupante. Ces préoccupations proviennent des résultats de nombreuses études effectuées dans les dernières années et qui ont révélé que la diversité végétale était un facteur clé dans la régulation du fonctionnement des écosystèmes et donc des services fournis par ces écosystèmes (Mace et al., 2012). Ainsi, il a été démontré que la diversité végétale présente dans les communautés végétales de prairie avait un effet positif sur le nombre de fonctions écosystémiques réalisé par ces communautés. En effet, selon une méta-analyse réalisée par Isbell et al. (2011), 84 % des 147 espèces de plantes herbacées recensées dans 7 études réalisées dans des communautés de prairie ont joué un rôle clé dans la réalisation d'une fonction au sein de

la communauté où elles évoluaient à des moments différents et dans des conditions environnementales différentes. La diminution du nombre d'espèces végétales présente dans les bandes riveraines ne permettrait donc pas de faire face aux variations des conditions environnementales (ex. : fluctuations des niveaux d'eau) ce qui aurait des répercussions sur le nombre de fonctions réalisées par ces écosystèmes particuliers.

Parmi les fonctions sur lesquelles agit la diversité végétale, la productivité primaire des écosystèmes est une des fonctions les plus fréquemment citées. Une relation positive avec la diversité végétale est généralement décrite dans la littérature. En effet, il a été démontré qu'une communauté végétale contenant un plus grand nombre d'espèces avait une productivité interannuelle de biomasse végétale plus élevée que dans les communautés contenant moins d'espèces (Allan et al., 2011). Les études s'intéressant à la relation entre la productivité primaire et la diversité végétale spécifique à l'échelle des communautés suggèrent deux mécanismes sous-jacents à cette relation: i) un effet d'échantillonnage (angl. : « sampling effect » ou « selection probability ») et ii) un effet de complémentarité entre les espèces présentes (Cardinale et al., 2007).

L'augmentation des probabilités de sélectionner une espèce qui performe bien dans certaines conditions ou encore de sélectionner une «super-espèce» dans une communauté contenant plusieurs espèces correspond à l'effet d'échantillonnage. Selon ce concept, une communauté végétale aura une productivité primaire qui sera égale ou moindre à la productivité de l'espèce la plus productive observée dans cette communauté (Cardinale et al., 2006). La productivité primaire des communautés végétale dépend donc de l'identité des espèces présentes.

Le concept de complémentarité entre les espèces d'une même communauté peut s'exprimer de deux façons. Dans un premier temps, la présence de plusieurs espèces d'une même communauté favorise la présence de traits fonctionnels différents, un partitionnement des niches écologiques disponibles et une capture des ressources disponibles de manière complémentaire dans le temps et l'espace (Tilman, 1999). Ainsi, une communauté végétale plus riche en espèces est plus susceptible d'héberger des

plantes à croissance hâtive ou tardive (Ram et al., 1988), et plus tolérante à la compétition ou à la consommation par les herbivores (Grime, 2006). Il existe donc une complémentarité entre les caractéristiques phénotypiques (traits fonctionnels), ce qui influence le fonctionnement des écosystèmes. Une plus grande diversité d'espèces de plantes favorise la présence d'une plus grande diversité de traits fonctionnels et le nombre de fonctions réalisé par un écosystème à divers moments et sous diverses conditions environnementales. Cette diversité de stratégies fonctionnelles permet donc une optimisation dans l'utilisation des ressources disponibles et une stabilisation de la période de croissance des communautés végétales sous diverses conditions (Proulx et al., 2010). Dans un deuxième temps, ce concept peut aussi s'expliquer par l'existence d'interactions positives entre certaines espèces, augmentant ainsi l'utilisation des ressources disponibles lorsqu'elles cohabitent comparativement à lorsqu'elles sont seules (Cardinale et al., 2002). Basé sur les principes de ce concept, la productivité primaire des communautés végétales serait le résultat de la combinaison de l'ensemble des traits fonctionnels présents dans ces communautés.

1.1.4 La phénologie

L'étude des phases du cycle vital des organismes vivants est désormais considérée comme un domaine particulier de l'écologie qui se nomme la phénologie. Plus précisément, la phénologie est l'étude de la séquence datée des événements (phénophases) faisant partie du cycle vital des organismes vivants. Les variations dans l'occurrence temporelle de ces événements sont expliquées par des combinaisons de facteurs biotiques et abiotiques (Lieth, 1974). Initialement orientées sur l'étude du développement des organismes vivants, les études phénologiques tentent désormais de comprendre comment la phénologie des organismes vivants influence le fonctionnement des écosystèmes (Noormets et al., 2009).

L'identification des facteurs qui influencent la phénologie de ces organismes est nécessaire pour comprendre comment la phénologie des organismes vivants influence le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, une des grandes tendances actuelles dans le

domaine de la phénologie est d'estimer la force des interrelations existantes entre les changements dans les phases phénologiques des organismes vivants et les changements climatiques. Grâce à ces nombreuses études, il est désormais connu que la migration de nombreuses espèces animales, tout comme le développement des espèces animales et végétales, sont grandement influencés par les facteurs climatiques. Ainsi, bon nombre d'espèces animales ont devancé leur période de reproduction et de migration (Parmesan, 2007) tout comme plusieurs espèces végétales ont devancé leur période de floraison (Cleland et al., 2007) en relation avec le réchauffement des températures observées au cours du XX^e siècle.

Dans les régions tempérées du globe, l'influence des facteurs climatiques sur le développement des végétaux, notamment sur la floraison (Primack et al., 2009, Ellwood et al., 2013), l'émergence des feuilles (Schwartz et al., 2006) et la période de croissance, a été démontrée à maintes reprises. Par exemple, Myneni et al. (1997) ont démontré que la période de croissance active de la végétation (c.-à-d. la période pendant laquelle la végétation est de couleur verte) au nord du 45^e parallèle a été prolongée de 12 ± 4 jours au cours de la décennie des années 1980. Ce prolongement est en grande partie attribuable à un devancement de 8 ± 3 jours du début de la saison de croissance et un retard de 4 ± 2 jours de la fin de cette période. Ce départ hâtif et cette fin tardive de la saison de croissance sont attribués aux réchauffements des températures à ces latitudes au cours de la période étudiée. Des résultats similaires ont été observés en Europe depuis 1960 où un allongement de 10.8 jours a été observé (Menzel and Fabian, 1999) et dans plusieurs autres endroits sur la planète (Linderholm, 2006).

1.1.5 Phénologie et processus écosystémiques

À l'échelle des écosystèmes, les recherches effectuées visent de plus en plus à augmenter notre niveau de connaissance sur la façon dont les facteurs climatiques et l'allongement de la saison de croissance suite à ce réchauffement vont influencer la productivité primaire des écosystèmes. L'étude de Lieth (1975) est l'une des premières à avoir fait mention d'une relation entre la longueur de la saison de croissance et la

productivité primaire dans les forêts décidues. Selon cette étude, la quantité de carbone absorbée dans les forêts décidues augmente de 5.2 g C m^{-2} pour chaque jour qui s'ajoute à la saison de croissance. Des résultats similaires dans le même type d'écosystème forestier ont aussi été obtenus par Baldocchi et al. (2001), où la quantité de carbone atmosphérique absorbée augmente de 5.7 g C m^{-2} pour chaque jour de prolongation de la saison de croissance. Dans les écosystèmes de prairie, caractérisés par de la végétation de type herbacée, la quantité de carbone assimilée augmente de $4 - 5 \text{ g C m}^{-2}$ pour chaque jour ajouté à la saison de croissance (Richardson et al., 2013). Ces études démontrent donc que la phénologie des communautés végétales, qui dans ce cas est représenté par la saison de croissance, peut avoir un impact sur les fonctions réalisées par les écosystèmes tel que la productivité primaire.

La relation entre les facteurs climatiques et le développement de la végétation a été décrite à maintes reprises à des échelles spatiales réduites (ex. : individus d'une espèce) et très grandes (ex. : continentale). Cependant, tel que soulevé par Richardson et al. (2009), ces études ont surtout mis l'emphasis sur les observations du développement d'un nombre limité d'espèces végétales et de communautés végétales prises séparément et réparties sur des échelles spatiales réduites ou encore sur le développement de la végétation à des échelles beaucoup plus grandes. Ces études ne permettent donc pas d'isoler l'influence potentielle des facteurs biotiques (ex. : compétition, structure de la communauté, facilitation) sur les phases phénologiques de diverses espèces végétales évoluant au sein d'une même communauté (Figure 1.2).

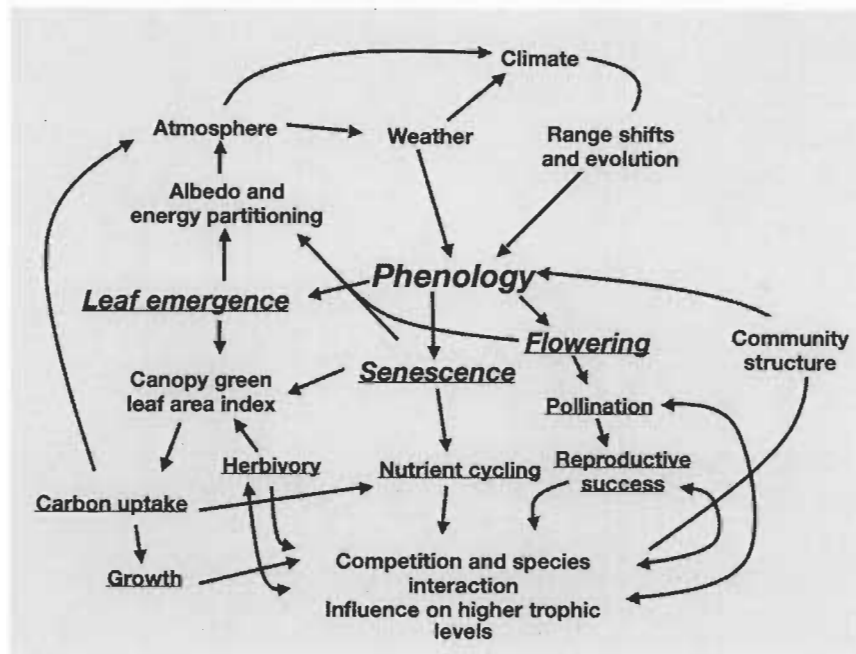


Figure 1.2 Modèle conceptuel de la phénologie à l'échelle des communautés végétales.

Facteurs biotiques et abiotiques ayant une influence potentielle sur le développement de la végétation à l'échelle des communautés végétales (Tiré de Morissette et al., 2009).

Il est donc difficile en ce moment de comprendre comment la relation entre les facteurs biotiques et la phénologie à l'échelle des communautés végétales peut avoir des répercussions sur les fonctions réalisées par les écosystèmes.

1.1.6 Méthodes de suivi de la phénologie à l'échelle des communautés

Traditionnellement, les études phénologiques étaient basées sur des séries temporelles d'observations de phénophases précises effectuées directement sur le terrain (Lechowicz, 1984). Pour effectuer le suivi de la phénologie de la végétation à des échelles plus importantes, l'imagerie numérique est désormais utilisée. Ainsi, pour effectuer les suivis de la phénologie à l'échelle des communautés, l'utilisation des caméras numériques connaît une popularité grandissante (Richardson et al., 2007, Crimmins and Crimmins, 2008, Richardson et al., 2009).

Pour extraire l'information relative à la phénologie de la végétation contenue dans les photos issues des caméras numériques, il est nécessaire d'utiliser des algorithmes développés dans des environnements de programmation comme Matlab ou R (Richardson et al., 2007, Lebourgeois et al., 2008, Ide and Oguma, 2010). À partir de ces algorithmes, il est possible d'extraire 3 valeurs d'intensité de lumière pour chacun des pixels présents dans l'image. Une valeur est extraite pour chaque couleur primaire, une pour la couleur rouge (R), une pour la couleur verte (G) et une pour la couleur bleue (B). Chacune des images recueillies est donc divisée en 3 canaux d'information relative à chacune de ces couleurs. L'information contenue dans ces canaux *RGB* peut être extraite de manière séparée pour ensuite en extraire une valeur quantitative de couleur associée à chacun de ces canaux (Figure 1.3); (Sonnentag et al., 2012).

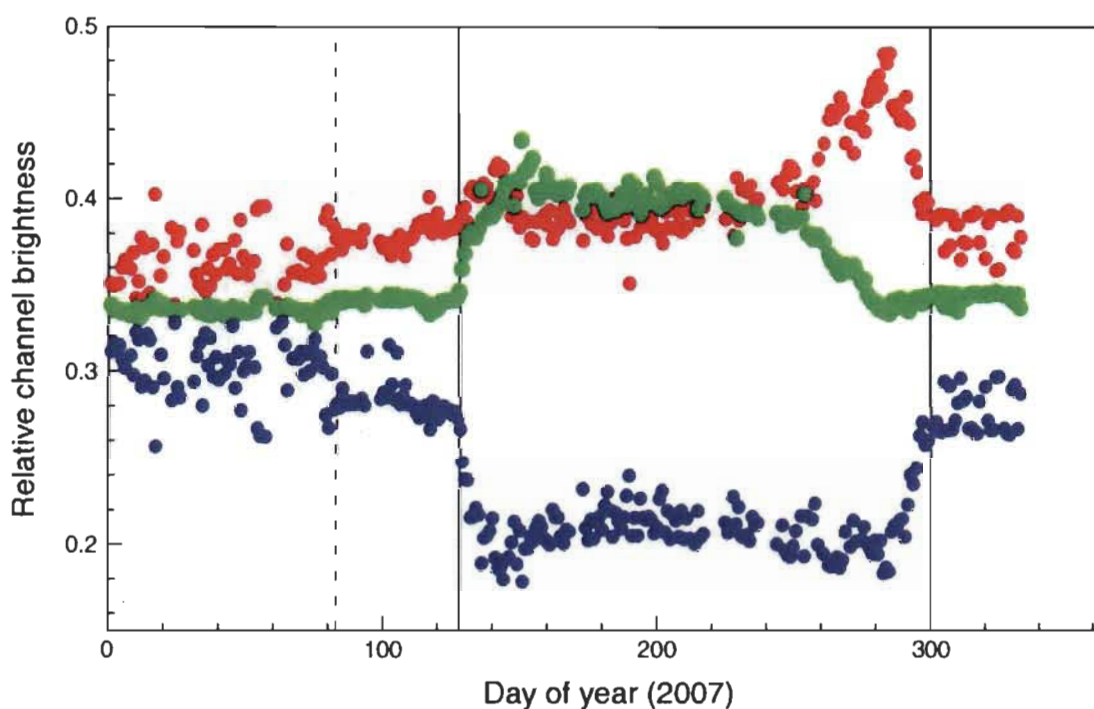


Figure 1.3 Évolution des valeurs d'intensité de lumière des couleurs Rouge, Verte et Bleue au cours d'une saison de croissance.

Évolution des valeurs de couleurs extraites des canaux RGB suite à l'analyse des photos prises à l'aide de caméras digitales au cours de l'année 2007 (Tiré de Richardson et al. 2007). Les points de chacune des couleurs correspondent à une photo prise au cours de l'année 2007.

Une des phases les plus suivies à l'aide des caméras numériques est la saison de croissance soit le début, la fin ou encore la longueur de cette phénophase. Pour ce faire, de nombreux indices de couleur ont été développés à partir des canaux d'information *RGB*. Des indices reliés à la couleur verte ont été créés pour suivre l'activité photosynthétique et la croissance de la végétation. Ces indices peuvent fréquemment être reliés à la productivité primaire (Figure 1.4).

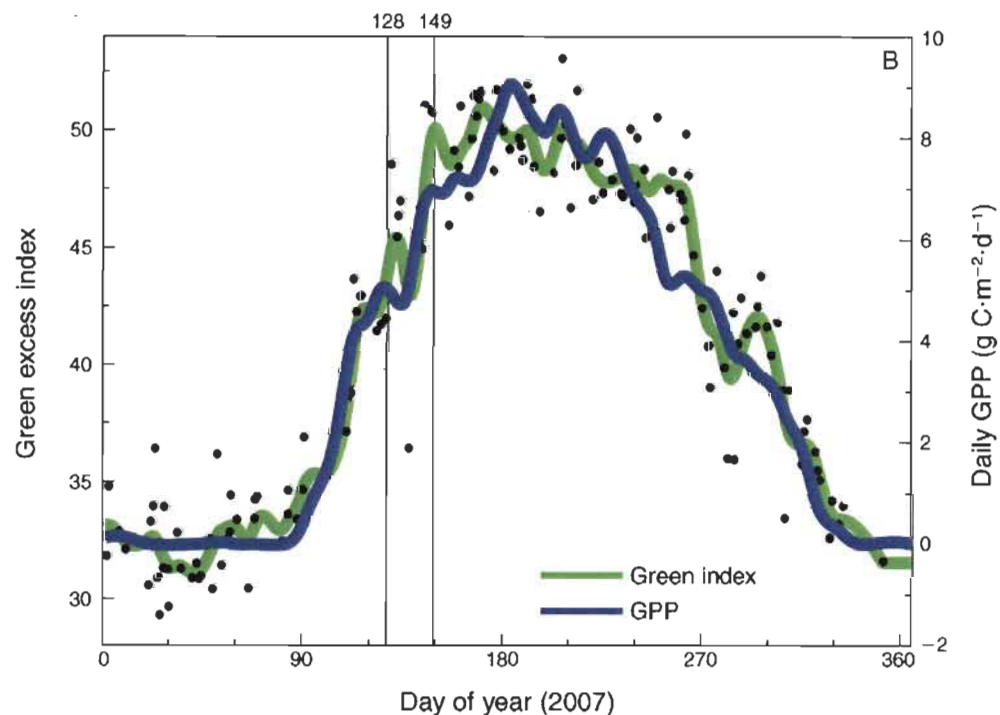


Figure 1.4 Suivi de l'indice de saturation de vert.

Synchronisme entre l'évolution de la couleur verte (Green index) extraite des images numériques et de la productivité primaire brute (GPP) au cours de l'année 2007 (Tiré de Richardson et al. 2007). Chaque point correspond à une valeur de saturation de vert pour chacune des photos prises au cours de la saison de croissance de 2007.

Les indices de vert peuvent être déterminés de plusieurs façons. Une première façon est de calculer l'indice de saturation de vert (Richardson et al., 2007) :

$$2G - R_{bi} = 2rG - rR + rB,$$

où les termes R, G, B correspondent aux valeurs numériques enregistrées dans les bandes rouge (R), verte (G) et bleue (B) d'une image. Une deuxième façon est de

calculer la différence normalisée entre les bandes vertes et rouges d'une image (Lebourgeois et al., 2008) :

$$VI_{green} = (G-R) / (G+R).$$

L'avantage avec cet indice est qu'il est l'équivalent mathématique dans le visible de l'indice de végétation normalisé (angl. : NDVI : Normalized Difference Vegetation Index). Le NDVI est communément utilisé pour quantifier la productivité primaire à partir d'images satellitaires. Cependant, tout comme l'indice présenté précédemment, ces deux indices sont influencés par les variations de l'illumination dans les images et sont donc sensibles aux mouvements du soleil et aux variations du couvert nuageux au fil du temps (Sonnentag et al., 2012). Pour diminuer l'effet des variations d'illumination sur les valeurs d'indice de couleur mesurées dans des images, Gillespie et al. (1987), ont proposé l'utilisation d'indices de couleur chromatique. Ainsi, Sonnentag et al. (2012) ont démontré que l'indice de vert chromatique permettait de soustraire de manière efficace l'effet des variations d'illumination au fil du temps :

$$G_{cc} = G / (R+G+B).$$

Pour déterminer le début, la fin et la longueur de la saison de croissance à partir des indices de vert, il existe plusieurs méthodes qui peuvent être divisées en 4 catégories soit : les valeurs seuil, les dérivées, les courbes de lissages et les modèles ajustés (de Beurs and Henebry, 2010). Les deux classes de méthode les plus fréquemment utilisées dans les suivis à l'aide de caméras numériques sont les valeurs seuils ainsi que les dérivées.

La méthode de détermination des phénophases à l'aide des valeurs seuils sont basées sur les ratios de valeurs de vert. La valeur seuil la plus fréquemment utilisée correspond à 50 % de la valeur de vert maximale atteinte au cours d'une saison de croissance (White et al., 1997). Une valeur seuil inférieure à 50 % est susceptible d'être confondue avec la réflectance du sol ce qui peut ajouter un biais dans le signal de la

couleur verte perçue (de Beurs and Henebry, 2010). Le moment où la valeur seuil de 50 % est atteinte est considéré comme étant le moment où l'augmentation de la couleur verte est la plus rapide au cours de la saison de croissance. La première fois où cette valeur est observée correspond au début et la dernière à la fin de la saison de croissance. Ainsi, la période de temps où les valeurs de l'indice de vert sont au-dessus de ce seuil correspond à la longueur de la période de croissance (Figure 1.5).

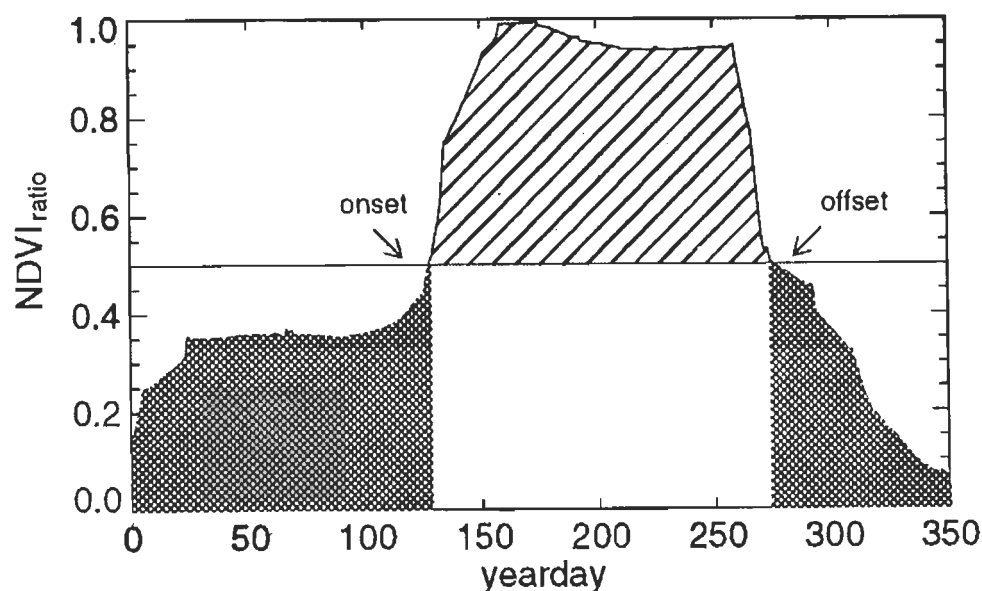


Figure 1.5 Extraction de la saison de croissance basé sur la méthode de la valeur seuil.

La valeur seuil dans ce cas correspond à 0.5 (50 % de la valeur maximale de l'indice de vert NDVI observé au cours d'une année). La zone hachurée correspond à la durée de la saison de croissance soit la période de temps entre le début (onset) et la fin (offset) de la saison de croissance (Tiré de White et al., 1997).

La méthode de détermination à l'aide des dérivées est aussi simple et très fréquemment utilisée. Une courbe de lissage est généralement appliquée dans le but d'épouser le plus fidèlement possible la distribution des valeurs de vert au fil de la saison. Le moment où la dérivée première de cette courbe de lissage atteint son maximum correspond à l'augmentation maximale de l'indice de vert et la valeur minimale de la dérivée correspond à la diminution maximale de l'indice de vert. Les auteurs qui étudient la dérivée des courbes de lissage d'indice de vert considèrent

généralement le maximum d'augmentation et de diminution de l'indice de vert comme étant le début et la fin respectivement de la période de croissance (White et al., 1997, Balzter et al., 2007). La période de temps entre ces deux valeurs correspond à la longueur de la saison de croissance. Puisque cette méthode s'intéresse aussi au moment où l'augmentation et la diminution de la couleur verte sont à leur maximum, la combinaison des méthodes des dérivées et des valeurs seuils permet de comparer et de valider les résultats obtenus avec l'une ou l'autre de ces méthodes (de Beurs and Henebry, 2010).

1.2 Problématique

Les bandes riveraines sont caractérisées par des assemblages d'espèces végétales qui se succèdent au cours d'une même saison, ce qui fait en sorte qu'elles sont généralement les zones de végétation les plus dynamiques du paysage agricole (Decamps et al., 2004). L'un des principaux facteurs régissant ces successions d'espèces végétales est le régime hydrique du sol dans les bandes riveraines (Naiman and Décamps 1997). Au Québec, le sol des bandes riveraines s'assèche graduellement au cours de l'été, alors qu'il est saturé en eau au printemps et à l'automne. Ces fluctuations du régime hydrologique influencent la diversité végétale, mais aussi la température du sol des bandes riveraines et, par conséquent, la phénologie de l'ensemble des espèces végétales qui s'y trouvent. Il est donc difficile de partitionner l'influence de ces différents facteurs sur la phénologie des communautés végétales herbacées colonisant les bandes riveraines et sur le fonctionnement de ces écosystèmes.

Les études qui démontrent une relation entre la diversité végétale et le fonctionnement des écosystèmes ont généralement été réalisées dans des communautés végétales dont la composition en espèce végétale a été manipulée. Il est donc difficile de déterminer si les résultats obtenus dans ces études peuvent être généralisés aux communautés dont l'assemblage des espèces qui s'y trouvent est le résultat des facteurs biotiques et abiotiques auxquelles sont soumises ces communautés.

La phénologie des communautés végétales en milieu naturel (par opposition aux populations observées à plus petite échelle ou aux écosystèmes à plus grande échelle) est un aspect encore peu étudié. Dans une communauté végétale, la croissance, la floraison et la sénescence ne sont pas des événements simultanés entre les espèces qui composent une communauté végétale (Ram et al., 1988). Il existerait donc une complémentarité temporelle dans l'utilisation des ressources entre les espèces d'une même communauté végétale (Tilman, 1999). L'effet de cette complémentarité temporelle entre les espèces d'une même communauté végétale sur la productivité primaire de cette communauté (p. ex., dynamique temporelle de croissance et sénescence) a été très peu étudié jusqu'à maintenant. Les études antérieures effectuées sur la phénologie des communautés végétales ont surtout mis l'accent sur les observations de quelques communautés réparties sur de grandes superficies ou encore sur une seule communauté pendant plusieurs années. Ces études ne permettent donc pas d'isoler l'effet potentiel que pourraient avoir des facteurs biotiques, tels que la richesse végétale spécifique, sur la phénologie de ces communautés végétales et l'influence que cela pourrait avoir sur le fonctionnement des écosystèmes.

1.3 Objectifs

1.3.1 Objectif général

L'objectif principal de ce projet de recherche était de vérifier l'influence de la richesse végétale herbacée spécifique, présente dans les bandes riveraines en milieu agricole, sur la longueur de la saison de croissance des communautés végétales de bandes riveraines.

1.3.2 Objectifs spécifiques

Le premier objectif spécifique de ce projet de maîtrise était d'évaluer l'influence des facteurs environnementaux sur la longueur de la saison de croissance. Les facteurs environnementaux mesurés étaient la température du sol, la hauteur de la nappe

phréatique, la biomasse végétale des parties aériennes ainsi que le contenu en argile du sol.

Le second objectif spécifique était de déterminer l'influence d'une perturbation d'origine anthropique sur la longueur de la saison de croissance. Dans ce projet, la perturbation d'origine anthropique était représentée par un retrait de la biomasse végétale des parties aériennes.

Le troisième objectif spécifique était de déterminer l'influence de la richesse spécifique sur la longueur de la saison de croissance.

Le quatrième objectif spécifique était de déterminer le mécanisme sous-jacent à la relation entre la richesse spécifique et la longueur de la saison de croissance, soit un effet de complémentarité fonctionnelle entre les espèces ou un effet de sélection fonctionnelle.

CHAPITRE II

PLANT SPECIES RICHNESS PROLONGS THE GROWING SEASON OF FREELY ASSEMBLED RIPARIAN HERBACEOUS COMMUNITIES UNDER DRY CLIMATIC CONDITIONS

Guillaume Rheault*, Raphaël Proulx, Laurianne Bonin

*Corresponding author; Email address: guillaume.rheault@uqtr.ca;

Département des Sciences de l'environnement, Chaire de recherche du Canada en
Intégrité Écologique, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351 Des Forges,
Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7

Abstract

Phenological studies have so far considered abiotic factors as the main drivers of the growing season length of plant communities. Additionally, plant species diversity may influence the growing season of vegetation stands according to two main, non-exclusive, developmental scenarios: functional complementarity among species (the complementarity effect) and functional selection (the selection effect). The objective of this study was to evaluate if plant species richness can prolong the active photosynthetic period length (APPL) of freely assembled riparian herbaceous communities in agroecosystems of Eastern Canada. We selected a total of 44 herbaceous communities in riparian buffers of varying species richness. All riparian buffers were comparable to one another in their clay content, water table depth and degree-day values. Independently of abiotic factors such as ground water depth and air temperature, we observed a general positive relationship between species richness and APPL of riparian herbaceous communities. In 2012, the APPL of species-rich communities was, on average, 30 days longer than the APPL of species-poor communities. Species-rich communities were sheltering herbaceous species with delayed green offset dates in comparison to communities dominated by *Phalaris arundinacea*, a competitive and dominant species in these riparian buffers. This relationship was not observed in 2013, probably because the summer of 2013 was within climate averages in comparison to the exceptionally dry climatic conditions of 2012. We estimated that restoring the species diversity and composition of riparian herbaceous communities in intensively managed agroecosystems could account for a net carbon uptake gain of up to $900 \text{ kg C yr}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ of riparian buffers. This effect may be of particular relevance in an era of ongoing species extirpation and community homogenization.

Key words

Agroecosystems. Carbon uptake, Greenness, Phenology, Sampling effect, Timelapse Photography.

Introduction

Phenology is the study of periodic life cycle events, such as plant greening or flowering onset, and how these events are driven by environmental factors (Lieth, 1974, Morisette et al., 2008). Over the last decades, studies of vegetation phenology have reported an extended growing season (e.g., Menzel and Fabian, 1999, Linderholm, 2006) and earlier flowering onset in several plant species (e.g., Abu-Asab, 2001; Ellwood et al., 2013). At the ecosystem level, Baldocchi (2008) observed that net carbon uptake in savannas was increased by 3.7 g C m^{-2} for each additional growing day. Richardson et al. (2013) reviewed the effect of the growing season length on interannual patterns of carbon uptake and reported an increase in the range of $4\text{-}5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for grassland ecosystems. Most phenological studies of the vegetation have so far considered that the growing season is largely driven by abiotic factors. Vegetation growth is also commonly studied for a single community over time (e.g., Richardson et al., 2010), or different communities across space (e.g., Baldocchi, 2008), making it difficult to disentangle of species' functional characteristics.

At the level of plant communities, species richness and diversity are known to influence the seasonality and the timing of ecosystem functions such as plant biomass production (Al-Mufti et al., 1977; Ansquer et al., 2009). The recent study of Allan et al. (2011), synthesizing 7 years of results in a large grassland biodiversity experiment, reported a strong positive relationship between plant species diversity (including measures of both species evenness and functional diversity) and the interannual production of aboveground biomass. Turnover in functionally complementary species over years rather than the presence of species with consistently high biomasses was identified as the key mechanism (Allan et al., 2011). However, the vast majority of published relationships between plant species diversity and ecosystem functions are derived from experimental (randomly assembled) communities, preventing any direct generalization to freely assembled plant communities.

Independently of other environmental factors, plant species diversity may influence the growing season of vegetation stands according to two main, non-exclusive,

developmental scenarios (e.g., Cardinale et al., 2007) : functional complementarity (the complementarity effect) and functional selection (the selection effect). Communities composed of plants with complementary growth phenologies may show a longer growing season because of species turnover and replacement over time (functional complementarity; Fig. 1a). Alternatively, plant communities sheltering species with extended growth periods may show a growing season at least as long as the dominant species' phenology (functional selection; Fig. 1b). In both scenarios, reducing plant species diversity would reduce growing season length, unless monospecific communities are systematically dominated by plant species with extended growth phenologies.

In farmlands, riparian buffers are transition zones of vegetation established along drainage ditches, rivers, lakes and other wetlands to mitigate the impact of agricultural practices on aquatic ecosystems. The list of ecosystem functions provided by riparian buffers notably includes reducing nutrient (Hickey and Doran, 2004), herbicide (Arora et al., 1996) and sediment loads (Yuan et al., 2009) to aquatic ecosystems, as well as regulating flooding events and riverbank erosion (Naiman and Décamps, 1997). Riparian buffers cover only a small fraction of the territory, and yet they represent areas of high primary productivity that are used as dispersion corridors and refuges by many plant and animal species (Naiman and Décamps, 1997, Naiman et al., 1993). The seasonality and timing of vegetation growth in farmlands drive the provisioning of ecosystem functions, which in turn are supported by the diversified pool of species in riparian buffers and other marginal lands.

The objective of this study is to evaluate if plant species richness can prolong the active photosynthetic period length (APPL) of freely assembled riparian herbaceous communities, independently of other environmental factors. If functional complementarity among plant species is involved, we predict that, after controlling for abiotic factors, the APPL of riparian herbaceous communities should correlate positively with beta diversity (species turnover) but not alpha diversity (mean species number). If functional selection is the leading scenario, we predict that the APPL of herbaceous communities should correlate positively with alpha diversity but not beta diversity. A

third possibility is that the two scenarios are at play; that is the APPL correlates positively with both alpha and beta diversity.

Methods

Experimental design

The study was conducted in the floodplain of the St-Lawrence River near Berthierville (Québec, Canada). The landscape is flooded every year in spring and dominated by agricultural activities. This region is characterized by a growing season length varying from 100 to 201 days (110 to 125 days without freezing events), and annual precipitations ranging from 825 to 975 mm (Gouvernement du Québec, 2002).

In 2011, the year before the experiment started, we conducted a stratified selection of 13 riparian herbaceous buffers along a gradient of varying plant species richness. All riparian buffers were at least 4 m wide and located next to cultivated fields. In each riparian buffer, we selected two herbaceous communities for a total of 26 communities (Table 1).

In 2012, we harvested the aboveground biomass of half of our communities on July 18-20, at the peak of production, to stimulate species turnover (beta diversity) and further comparison of our results with those from biodiversity experiments of managed grasslands (Fig. 2).

Biotic and abiotic factors

On July 18-20, 2012, we assessed the aboveground dry biomass of all communities. To not interfere with our measures of the growing season, we clipped aerial plant tissues at 5 cm above the ground in one small 25 x 25 cm quadrat. We oven dried the samples at 72 °C for 48 hours to obtain estimates of dry biomass (Table 1).

In each riparian buffer we measured the ground water depth using a piezometer. Each piezometer consisted of one 150 cm long plastic pipe perforated with holes of 0.2 cm at fixed intervals. We buried the piezometers in the soil at depths ranging from 80 to 114 cm depending on the substrate (Faulkner et al., 1989). Every two weeks over the growing season, we monitored the ground water depth by measuring the water line depth on a wooden stick. Depth measures were corrected to account for the volume of water displaced by the wooden stick. We averaged ground water depths obtained throughout the growing season (Table 1).

To determine clay content in each riparian buffer we pooled three soil cores taken from the first 0-10 cm layer. We analyzed the soil granulometry using the standard method of the Centre d'Expertise en Analyse Environnementale du Québec (2010). We oven dried the soil samples at 105 °C for 24 hours (VWR model 1330, West Chester, PA) and sieved (2 mm) them to remove coarser particles. We digested the soil organic matter with 20 ml of hydrogen peroxide 30% and dried the samples at 105 °C for another 24 hours. We measured clay content using an Analysette 22 laser particle sizer (Fritsch GmbH, Germany; Table 1).

Between April 8 and October 24, 2012, we recorded air temperature hourly in each community using HOBO® Pendant loggers (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) buried 5 cm below the soil surface (Bahn et al., 2009). We calculated growing degree-days over this period by summing all hourly air temperatures within the interval [Tbase_min - Tbase_max] and dividing the result by 24 (Table 1). We used values of Tbase_min = 0 °C and Tbase_max = 30 °C (Moot et al., 2000, Trudgill et al., 2000).

We identified plant species in each community from field surveys conducted every two weeks throughout the growing season. Cover estimates were always scored by the same observer standing 3 m away from the surveyed community, such that both the observer and the timelapse camera could "see" the same assemblage of species. We also identified plant species through a visual assessment of four photographs taken in the third week of the months of June, July, August and September (more details below). For

both survey methods, we evaluated the cover of each species using a Braun-Blanquet scale with six categories: 0 = traces, 1 = 1 - 5%, 2 = 6 - 25%, 3 = 26 - 50%, 4 = 51 - 75% and 5 = 76 - 100%. We then constructed a presence-absence community matrix for each method and calculated alpha, gamma, and beta diversity indices (Whittaker, 1960). The alpha diversity index corresponds to the average number of plant species observed in each community over the growing season. Gamma diversity corresponds to the total number of species observed and beta diversity is the ratio of gamma over alpha diversity. Beta diversity is an index of temporal species turnover (e.g., Capitanio and Carcaillet, 2008).

Active photosynthetic period (APPL)

We installed timelapse cameras (Model 8.0 WSCT01, Wingscapes, Alabaster, AL, USA) to estimate the APPL of each riparian herbaceous community. We programmed the cameras to take three JPEG images per day at 9 am, 12 pm and 3 pm at a resolution of 2592 x 1944 pixels with white balance set on the automatic mode. Other built-in camera parameters were set to aperture-priority f/2.8, ISO 200, and a focal length of 35 mm. We positioned each camera 3 m away from the community center point, at 1.5 m above the ground, and inclined it downward with an angle of 45 ° relative to the ground to exclude the horizon line.

For each image of a time-series we extracted its green chromatic coordinate (G_{cc}) as follows (Sonnentag et al., 2012):

$$G_{cc} = \text{Green}_{DN} / (\text{Red}_{DN} + \text{Green}_{DN} + \text{Blue}_{DN}),$$

where DN refers to the digital numbers in each of the three channels of each RGB image (Red_{DN} , Green_{DN} , Blue_{DN}). We calculated the median (percentile 50th) of G_{cc} pixel values as a measure of image greenness. To isolate seasonal trends in greenness, we applied to time-series of G_{cc} median values a smoothing spline function with parameter $p = 1 \times 10^{-4}$. We then used the first derivative of the smoothing function to determine

dates of maximum increase (Green onset) and maximum decrease (Green offset) (White et al., 1997, Balzter et al., 2007). We defined the APPL of a riparian herbaceous community as the number of days elapsed between onset and offset dates. Because harvested communities showed two green-up events (i.e., at the beginning of the season and after harvesting the aboveground biomass; Appendix S1 in Supporting Information), the APPL of these communities was calculated by taking the first derivative of each onset-offset period separately and summing the two APPLs. To evaluate the robustness of the approach, we also implemented the method proposed by White et al. (1997), in which green onset and offset dates are determined by applying thresholds to the smoothing function. For our analyses, we used 60% of the rescaled greenness range as the threshold value; meaning that onset and offset dates are found when median G_{cc} values increase above or decrease below the threshold, respectively. We performed all images and time-series analyses in MATLAB version 2009a (MathWorks 2009, Natick, USA).

Validation experiment

In 2013, we replicated the experiment in 18 new herbaceous communities from the same riparian buffers. We used the time-series of digital images to calculate the APPL as well as alpha, gamma, and beta diversity indices (Table 2) as explained in the above sections. Vegetation growth in 2013 was strongly influenced by repeated spring flooding events that attenuated the greenness values in digital images (See Appendix S1). To circumvent this attenuation effect, we determined the green onset date of each community using the first derivative of the smoothing function of G_{cc} values recorded before June 11th, 2013 (Table 2; Appendix S1).

Statistical analysis

We fitted linear regression models between the APPL and the following nine predictor variables: clay content, water table depth, growing degree-days, dry aboveground biomass, biomass removal treatment (factorial grouping with two levels:

with or without), beta diversity, gamma diversity, alpha diversity and an interaction term between alpha diversity and the biomass removal treatment. We used a two-fold cross validation procedure to determine the subset of predictor variables selected in the training set that minimized the root mean square error (RMSE) in the validation set. The RMSE term can be loosely interpreted as an estimate of the magnitude of the residual from the fitted model. We re-ran our analyses several times using different random assignments of sites to cross-validation groups and found that our results were robust. We applied the same statistical procedure on the 2013 data, with only beta, gamma and alpha diversity indices as predictor variables. All analyses were performed in the R computing environment (R core team, 2013).

Results

Herbaceous buffer strips were comparable to one another, showing clay content, water table depth and degree-day values within the same range (Table 1). Alpha diversity estimates obtained from photographs were highly correlated with those obtained from field surveys (Pearson's r correlation = 0.86). Alpha diversity was also highly correlated with gamma diversity (Pearson's $r > 0.90$), but not with beta diversity (Pearson's $r < 0.01$) in each experimental year. We therefore only used alpha and beta diversity variables derived from the photographs in subsequent analyses.

The two methods of calculating the APPL (i.e., first derivative or threshold) provided comparable results in terms of both relative APPL ranks (Pearson's r correlation of 0.81 between the two methods) and absolute means ($APPL_{\text{derivative}} = 117 \pm 29$ days; $APPL_{\text{threshold}} = 109 \pm 20$ days) (Table 2). Snapshot G_{cc} values were not related to dry biomass at the time of harvest (linear regression; $n = 26$, $R^2 = 0.001$, $p = 0.86$), indicating that absolute greenness in close-range digital images is not a proxy for the aboveground biomass in this experimental system.

The most parsimonious model of the APPL of herbaceous communities selected in 2012 retained the alpha diversity, the biomass removal treatment and their interaction

(Fig. 3a, Table 3). Model fit improved when using green offset date (GOD) as the response variable, suggesting that APPL is largely driven by phenological differences in plant senescence (Fig. 4a; Table 3). No such relationship was detected in the 2013 validation experiment (Fig. 4b, Table 3).

The relationship of APPL to alpha diversity was positive in communities not subjected to biomass removal and negative in harvested communities (Fig. 3a). Reversal of the relationship for communities with or without biomass removal was driven by contrasted differences in the APPL of species-poor communities. In particular, the biomass removal treatment prolonged the APPL of two species-poor communities by more than two months. When excluding these two communities, a general bivariate positive alpha diversity-APPL relationship was observed (Fig. 3b; $n = 24$, slope = 4.84, $R^2 = 0.25$, $p = 0.01$). Moreover, the relationship remained strong and positive after excluding all communities subjected to the biomass removal treatment ($n = 13$, slope = 6.94, $R^2 = 0.41$, $p = 0.02$). Similar conclusions were reached using APPL values estimated from the threshold method.

Discussion

We observed a general positive relationship between alpha diversity and the APPL of riparian herbaceous communities in the first experimental year, and that independently of abiotic factors such as ground water depth and air temperature. The APPL of species-rich communities was, on average, 30 days longer than the APPL of species-poor communities. The positive alpha diversity-APPL relationship supports the functional sampling scenario; i.e., species-rich communities shelter herbaceous species with delayed green offset dates in comparison to communities with fewer species.

Riparian buffers in agricultural landscapes of the St-Lawrence floodplain are typically dominated by herbaceous communities of *Phalaris arundinaceae* L. (Reed canary grass), which form an extensive cover. We estimated that 75% of riparian buffers in this region are covered by this species and, therefore, our selection of herbaceous

buffers represented a gradient of *P. arundinacea* dominance. In other words, the established gradient of increasing plant species richness (e.g., alpha diversity) reflected, at least in part, the dilution of *P. arundinacea* cover.

Phalaris arundinacea is known to be a fast growing and competitive species under various environmental conditions (Paine and Ribic, 2002, Lavergne and Molofsky, 2004). The morphological attributes of *P. arundinacea* (e.g. high elongated stems and leaves, rapid vegetative reproduction and growth) are fostering the acquisition of light and nutrient resources early in the season. Under elevated spring temperatures followed by extensive periods of water deficit, premature senescence of *P. arundinacea* communities may follow from its diminished photosynthetic capacity later in the season (Ge et al., 2011). Incidentally, the year 2012 was one of the hottest spring and driest summer over the last 65 years in Eastern Canada (LeComte, 2013). Those extreme climatic conditions probably contributed to shorten the APPLs of species-poor, *P. arundinacea* dominated, herbaceous communities in our experiment.

The biomass removal treatment realized in 2012 extended the APPL of species-poor herbaceous communities covered with *P. arundinacea* by more than two months. This result can be explained by the fast rate of resource acquisition in *P. arundinacea* communities. Considering that these communities attain their peak biomass early in the season, light limitation might have prevented vegetative regrowth as well as the establishment of slow growing species (Budelsky and Galatowitsch, 2000, Perry et al., 2004). Removal of the aboveground biomass in those communities increased light penetration and enabled a second growth phase later in the season (G. Rheault, personal observation).

Interannual variation in the green offset dates (GOD) of *P. arundinacea* communities could also explain why we did not observe the alpha diversity-GOD relationship in 2013. GODs of species-poor communities dominated by *P. arundinacea* were attained around August 10th in 2012, whereas they were attained one month later in 2013. While summer 2012 was an exceptionally dry and hot (LeCompte, 2013), the

summer of 2013 was well within the long-term climate averages for Eastern Canada. This suggests that the observed positive effect of plant species richness on the growing season length was revealed under the particularly dry conditions of 2012. Ongoing long-term studies of these riparian buffers will allow us to investigate if the strength of the diversity-GOD relationship is modulated by interannual variations in climatic conditions. Alternatively, the narrow range of plant diversity values in 2013 could also explain the absence of a relationship between alpha diversity and GOD. Indeed, maximum alpha diversity values recorded in 2012 and 2013 were of 12.25 and 6.25 species, respectively.

In the context of this study the question arises whether riparian buffers in farmlands should be harvested at peak biomass for the sake of increasing species richness and extending the APPL of species-poor communities. We believe that harvesting riparian buffers is not a sustainable strategy because of the importance of the vegetation cover for reducing water and soil runoff from agricultural fields in summer time (Naiman and Décamps, 1997). The riparian zone also represents a keystone habitat for organisms like pollinating insects (Lagerlöf et al., 1992), birds (Smith et al., 2008), amphibians and small mammals in farmlands (Maisonneuve and Rioux, 2001). Considering the functional importance of riparian ecosystems, removal of the vegetation cover at peak biomass may in fact cause more harm than good. Nevertheless, management strategies are needed to prevent the homogenization of herbaceous plant communities dominated by fast growing competitive species such as *P. arundinacea*. Such strategies should consider restoring the meandering course and dynamical flow regime of natural rivers in agricultural landscapes, as these factors have had a reported positive effect on plant species richness (Décamps et al., 2004).

The positive relationship between alpha diversity and APPL in the riparian buffers of agroecosystems could translate into net carbon uptake gains. For instance, the study of Richardson et al. (2013) reported net rates of 4 to 5 g C m⁻² d⁻¹ in grasslands. The area covered by riparian herbaceous communities in agroecosystems of the St-Lawrence floodplain averages to approximately 33.6 m² ha⁻¹ (Rioux et al., 2009). Acknowledging

that 75% of riparian areas are dominated by communities of reed canary grass, and that restoring the species composition of these communities could extend their APPL by 30 days on average, plant species richness would account for a net gain of $900 \text{ kg C yr}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ of riparian buffers. This represents a substantial increase of productivity considering that riparian buffers cover only 0.34% of the territory in these intensively managed agroecosystems.

Plant species richness may be an important determinant of the growing season length and net primary productivity of riparian buffers, especially when subjected to dry climatic conditions. This effect should become of particular relevance in a global era of ongoing species extirpation and community homogenization. For instance, many ecosystem functions and services provided by riparian buffers critically depend on an active photosynthetic vegetation cover throughout the season. Future studies will have to generalize the beneficial effects of species richness on the APPL of plant communities in other experimental designs and ecosystem types.

Acknowledgements

We would like to thank Irene Torrecilla Roca, Charles Martin, Justine Giroux, Louis Desrochers, Patricia Bolduc and François Beaubien for their technical assistance in the field. We also thank the Société d'Interprétation, de Conservation et de Recherche de Berthier et ses Îles (S.C.I.R.B.I) and all the farmland owners for the access provided to the riparian buffers located on their properties. We also thank the Centre de recherche sur les interactions bassins versants-écosystème aquatique (RIVE). Raphaël Proulx was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Fond de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT).

References

- Abu-Asab, M., Peterson, P., Shetler, S. & Orli, S., (2001). Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity & Conservation* 10, 597-612.
- Al-Mufti, M. M., Sydes, C. L., Furness, S. B., Grime, J. P. & Band, S. R., (1977). A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65, 759-791.
- Allan, E., Weisser, W., Weigelt, A., Roscher, C., Fischer, M. & Hillebrand, H., (2011). More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 17034-17039.
- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J. P., Therond, O., & Duru, M., (2009). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and forage science* 64, 57-70.
- Arora, K., Mickelson, S. K., Baker, J. L., Tierney, D. P. & Peters, C. J., (1996). Herbicide retention by vegetative buffer strips from runoff under natural rainfall. *Transactions of the ASAE* 39(6), 2155-2162.
- Bahn, M., Schmitt, M., Siegwolf, R., Richter, A. & Brüggemann, N., (2009). Does photosynthesis affect grassland soil-respired CO₂ and its carbon isotope composition on a diurnal timescale? *New Phytologist* 182, 451-460.
- Baldocchi, D., (2008). Breathing of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany* 56, 1-26.
- Balzter, H., Gerard, F., George, C., Weedon, G., Grey, W., Combal, B., Bartholomé, E., Bartalev, S. & Los, S., (2007). Coupling of vegetation growing season anomalies and fire activity with hemispheric and regional-scale climate patterns in central and east Siberia. *Journal of Climate* 20, 3713-3729.
- Budelsky, R. A. & Galatowitsch, S. M., (2000). Effects of water regime and competition on the establishment of a native sedge in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology* 37, 971-985.
- Capitanio, R. & Carcaillet, C., (2008). Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management* 255, 431-439.

- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M. & Weis, J. J., (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 18123-18128.
- Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, (2010). Détermination de la granulométrie, MA. 100 – Gran. 2.0. Ministère du Développement Durable de l'Environnement et des Parcs du Québec, Québec, Canada.
- Décamps, H., Pinay, G., Naiman, R. J., Petts, G. E., McClain, M. E., Hillbricht-Ilkowska, A., Hanley, T. A., Holmes, R. M., Quinn, J. & Gibert, J., (2004). Riparian zones: where biogeochemistry meets biodiversity in management practice. *Polish Journal of Ecology* 52, 3-18.
- Ellwood, E. R., Temple, S. A., Primack, R. B., Bradley, N. L. & Davis, C. C., (2013). Record-breaking early flowering in the eastern United States. *Plos One* 8(1), e53788.
- Faulkner, S. P., Patrick, W. H. & Gambrell, R. P., (1989). Field techniques for measuring wetland soil parameters. *Soil Science Society of America Journal* 53, 883-890.
- Ge, Z. M., Zhou, X., Kellomäki, S., Wang, K. Y., Peltola, H. & Martikainen, P. J., (2011). Responses of leaf photosynthesis, pigments and chlorophyll fluorescence within canopy position in a boreal grass (*Phalaris arundinacea* L.) to elevated temperature and CO₂ under varying water regimes. *Photosynthetica* 49, 172-184.
- Gouvernement du Québec, (2002). Profil de l'industrie bioalimentaire de la région de Lanaudière. Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Québec, Canada.
- Hickey, M. B. C. & Doran, B., (2004). A review of the efficiency of buffer strips for the maintenance and enhancement of riparian ecosystems. *Water Quality Research Journal of Canada* 39, 311-317.
- Lagerlöf, J., Stark, J. & Svensson, B., (1992). Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40, 117-124.
- Lavergne, S. & Molofsky, J., (2004). Reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) as a biological model in the study of plant invasions. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23, 415-429.
- LeComte, D., (2013). International weather highlights 2012: winter and summer extremes. *Weatherwise* 66, 20-27.

- Lieth, H., (1974). Phenology and seasonality modeling. Springer - Verlag, New-York.
- Linderholm, H. W., (2006). Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* 137, 1-14.
- Maisonnette, C. & Rioux, S., (2001). Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 83, 165-175.
- MathWorks, (2009). MATLAB. version R2009a, MathWorks Natick, Massachusetts, USA.
- Menzel, A. & Fabian, P., (1999). Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 659-659.
- Moot, D., Scott, W., Roy, A. & Nicholls, A., (2000). Base temperature and thermal time requirements for germination and emergence of temperate pasture species. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 43, 15-25.
- Morisette, J. T., Richardson, A. D., Knapp, A. K., Fisher, J. I., Graham, E. A., Abatzoglou, J., Wilson, B. E., Breshears, D. D., Henebry, G. M., Hanes, J. M. & Liang, L., (2008). Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 253-260.
- Naiman, R. J. & Décamps, H., (1997). The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 621-658.
- Naiman, R. J., Décamps, H. & Pollock, M., (1993). The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3, 209-212.
- Paine, L. K. & Ribic, C. A., (2002). Comparison of riparian plant communities under four land management systems in southwestern Wisconsin. *Agriculture, ecosystems & environment* 92, 93-105.
- Perry, L. G., Galatowitsch, S. M. & Rosen, C. J., (2004). Competitive control of invasive vegetation: a native wetland sedge suppresses *Phalaris arundinacea* in carbon-enriched soil. *Journal of Applied Ecology* 41, 151-162.
- R Development Core Team, (2013). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

- Richardson, A. D., Andy Black, T., Ciais, P., Delbart, N., Friedl, M. A., Gobron, N., Hollinger, D. Y., Kutsch, W. L., Longdoz, B., Luyssaert, S., Migliavacca, M., Montagnani, L., William Munger, J., Moors, E., Piao, S., Rebmann, C., Reichstein, M., Saigusa, N., Tomelleri, E., Vargas, R. & Varlagin, A., (2010). Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3227-3246.
- Richardson, A. D., Keenan, T. F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. & Toomey, M., (2013). Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology* 169, 156-173.
- Rioux, S., Latendresse, C., Jobin, B., Baril, A., Maisonneuve, C., Boutin, C. & Côté, D., (2009). Dynamique des habitats fauniques dans les Basses terres du Saint-Laurent de 1950 à 1997. *Le Naturaliste Canadien* 133(2), 20-28.
- Smith, T. A., Osmond, D. L., Moorman, C. E., Stucky, J. M. & Gilliam, J. W., (2008). Effect of vegetation management on bird habitat in riparian buffer zones. *Southeastern Naturalist* 7, 277-288.
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., Milliman, T., O'Keefe, J. & Richardson, A. D., (2012). Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 152, 159-177.
- Trudgill, D., Squire, G. & Thompson, K., (2000). A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist* 145, 107-114.
- White, M. A., Thornton, P. E. & Running, S. W., (1997). A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles* 11, 217-234.
- Whittaker, R. H., (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338.
- Yuan, Y. P., Bingner, R. L. & Locke, M. A., (2009). A Review of effectiveness of vegetative buffers on sediment trapping in agricultural areas. *Ecohydrology* 2, 321-336.

Tables

Table 1. Environmental factors measured in 2012 (Mean water table depth \pm 1SD, Clay content, Growing degree-days, dry aboveground biomass) in each riparian herbaceous community. Aboveground vegetation was removed at peak biomass in half of the communities.

Community	Biomass removal treatment	Clay (%)	Water table depth (cm)	Dry biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	Degree-days ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}^{-1}$)
1	Biomass removal	16.6	50.7 ± 8.1	1026.72	2115.47
2	Control	16.2	73.1 ± 7.8	1390.24	2003.23
3	Biomass removal	16.2	73.1 ± 7.8	1101.76	2098.19
4	Control	17.7	78.5 ± 16.9	866.56	1889.27
5	Biomass removal	17.7	78.5 ± 16.9	1546.08	1926.554
6	Biomass removal	N/A	61.1 ± 23.2	823.84	2174.52
7	Control	N/A	61.1 ± 23.3	1154.88	2149.29
8	Control	16.9	68.8 ± 12.9	987.52	2046.09
9	Biomass removal	16.9	68.8 ± 12.9	810.40	1943.19
10	Control	22.7	57.00 ± 23.8	1017.12	2152.96
11	Biomass removal	22.7	57.00 ± 23.8	487.36	2276.81
12	Biomass removal	18.1	65.8 ± 21.2	859.36	2035.99
13	Control	18.1	65.8 ± 21.2	639.52	1866.63
14	Control	19.8	76.7 ± 20.4	1463.36	1974.46
15	Biomass removal	19.8	76.7 ± 20.4	493.28	1947.71
16	Control	17.8	89.9 ± 18.0	2406.72	1832.43
17	Biomass removal	17.8	89.9 ± 18.0	1230.72	1829.75
18	Control	16.2	92.4 ± 14.5	509.12	1911.71
19	Biomass removal	16.2	92.4 ± 14.5	1193.12	2014.30
20	Biomass removal	11.5	100.4 ± 6.1	1644.64	2128.03
21	Control	11.5	100.4 ± 6.1	797.44	2051.56
22	Biomass removal	16.2	47.7 ± 9.00	946.40	2102.21
23	Control	16.2	47.7 ± 9.00	1896.96	1959.17
24	Control	16.6	51.3 ± 10.2	774.40	1953.89
25	Biomass removal	16.6	51.3 ± 10.2	644.64	2071.33
26	Control	16.6	50.7 ± 8.1	688.00	1924.28

Table 2. Active photosynthetic period length (APPL; days) of 44 riparian herbaceous communities as determined using two methods: first derivative and threshold. Green offset dates (GOD; days) estimated using the first derivative method are also reported. Plant species richness is defined by the total number of species (gamma diversity), the average number of species per survey period (alpha diversity) and the temporal turnover in species composition (beta diversity). Diversity metrics were calculated from visual assessments of the photographs taken in 2012 and 2013.

ID	2012						ID	2013				
	APPL (First derivative)	APPL (Threshold)	GOD	Alpha	Gamma	Beta		APPL (First derivative)	GOD	Alpha	Gamma	Beta
1	128	113	292	4.50	5	1.11	27	125	287	6.00	8	1.33
2	79	109	218	3.00	4	1.33	28	117	279	6.25	8	1.28
3	117	105	286	3.00	3	1.00	29	111	273	5.75	9	1.57
4	89	118	218	1.75	4	2.29	30	116	278	5.75	9	1.57
5	175	145	316	2.00	4	2.00	31	150	312	2.75	4	1.45
6	117	119	265	5.00	7	1.40	32	104	266	5.25	7	1.33
7	124	107	257	5.25	7	1.33	33	120	282	4.75	6	1.26
8	119	104	259	3.00	3	1.00	34	129	280	2.25	3	1.33
9	109	102	277	3.25	4	1.23	35	118	280	2.75	4	1.45
10	106	96	250	6.50	11	1.69	36	110	262	4.25	6	1.41
11	117	99	278	7.00	11	1.57	37	116	265	3.25	4	1.23
12	73	78	266	3.75	6	1.60	38	103	265	5.50	9	1.64
13	51	58	212	3.50	5	1.43	39	112	274	3.75	7	1.87
14	137	114	274	6.25	9	1.44	40	121	281	1.25	2	1.60
15	154	137	310	6.50	8	1.23	41	96	254	2.00	2	1.00
16	91	88	221	1.50	3	2.00	42	157	310	1.25	2	1.60
17	169	147	319	1.50	2	1.33	43	116	278	4.25	6	1.41
18	167	136	297	11.00	18	1.64	44	109	271	5.50	7	1.27
19	109	114	272	12.25	18	1.47						
20	116	123	262	6.00	12	2.00						
21	88	118	216	5.50	7	1.27						
22	141	113	294	6.25	11	1.76						
23	110	95	248	7.25	9	1.24						
24	117	96	258	5.25	7	1.33						
25	133	114	290	7.75	10	1.29						
26	122	102	264	2.25	3	1.33						

Table 3. Best models for the APPL and GOD of riparian herbaceous communities in years 2012 (n = 26) and 2013 (n = 18). Models were selected on the basis of cross-validation root mean square error (RMSE) terms. The list of predictor variables in 2012 models included the following: alpha diversity, beta diversity, growing degree-days, mean ground water depth, soil clay content, aboveground biomass, biomass removal treatment and an interaction factor between alpha diversity and biomass removal treatment. The list of predictor variables in the models of 2013 included only alpha and beta diversity.

Year	Predicted variable	Predictor variables	Adjusted R^2	RMSE
2012	APPL	Alpha+Treatment + Alpha*Treatment	0.25	25.09
2012	GOD	Alpha+Treatment + Alpha*Treatment	0.59	20.09
2013	APPL	Alpha	0.14	13.78
2013	GOD	Alpha	0.02	14.69

Figure captions

Fig. 1. Schematic representation a) functional selection and b) functional complementarity scenarios to the active photosynthetic period (APPL) of herbaceous communities. The APPL of each individual species in the community (all species) is represented by a different curve.

Fig. 2. Digital images of undisturbed species-poor herbaceous communities (Upper panels), species-poor communities subjected to the biomass removal treatment (Middle panels), and undisturbed species-rich communities (Lower panels) photographed on 2012, July 17th (left panels) and October 1st (right panels).

Fig. 3. Relationship between plant species richness and the active photosynthetic period (APPL) determined using the first derivative method, for a) control (triangle, dashed line) and harvested herbaceous communities (dot, solid line). b) The diversity-APPL relationship obtained after excluding the two species-poor communities dominated by *Phalaris arundinacea* and subjected to the biomass removal treatment.

Fig. 4. Relationship between plant species richness (Alpha diversity) and green offset date (GOD; day of the year) in a) summer 2012 and b) summer 2013. Two species-poor communities dominated by reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) and subjected to the biomass removal treatment were excluded from the 2012 relationship.

Figures

Fig. 1.

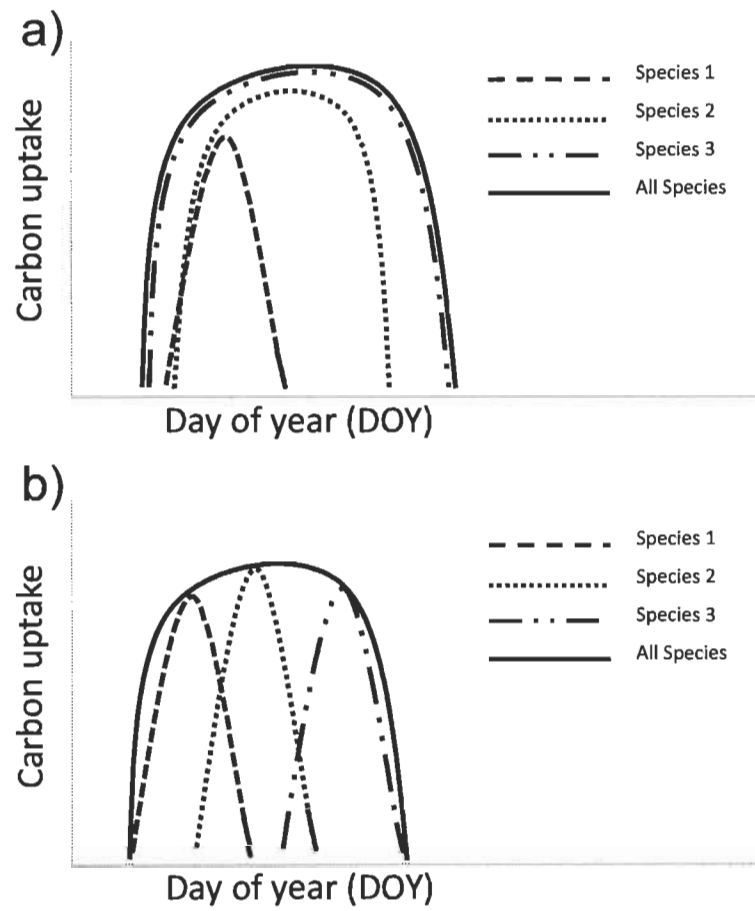


Fig. 2.

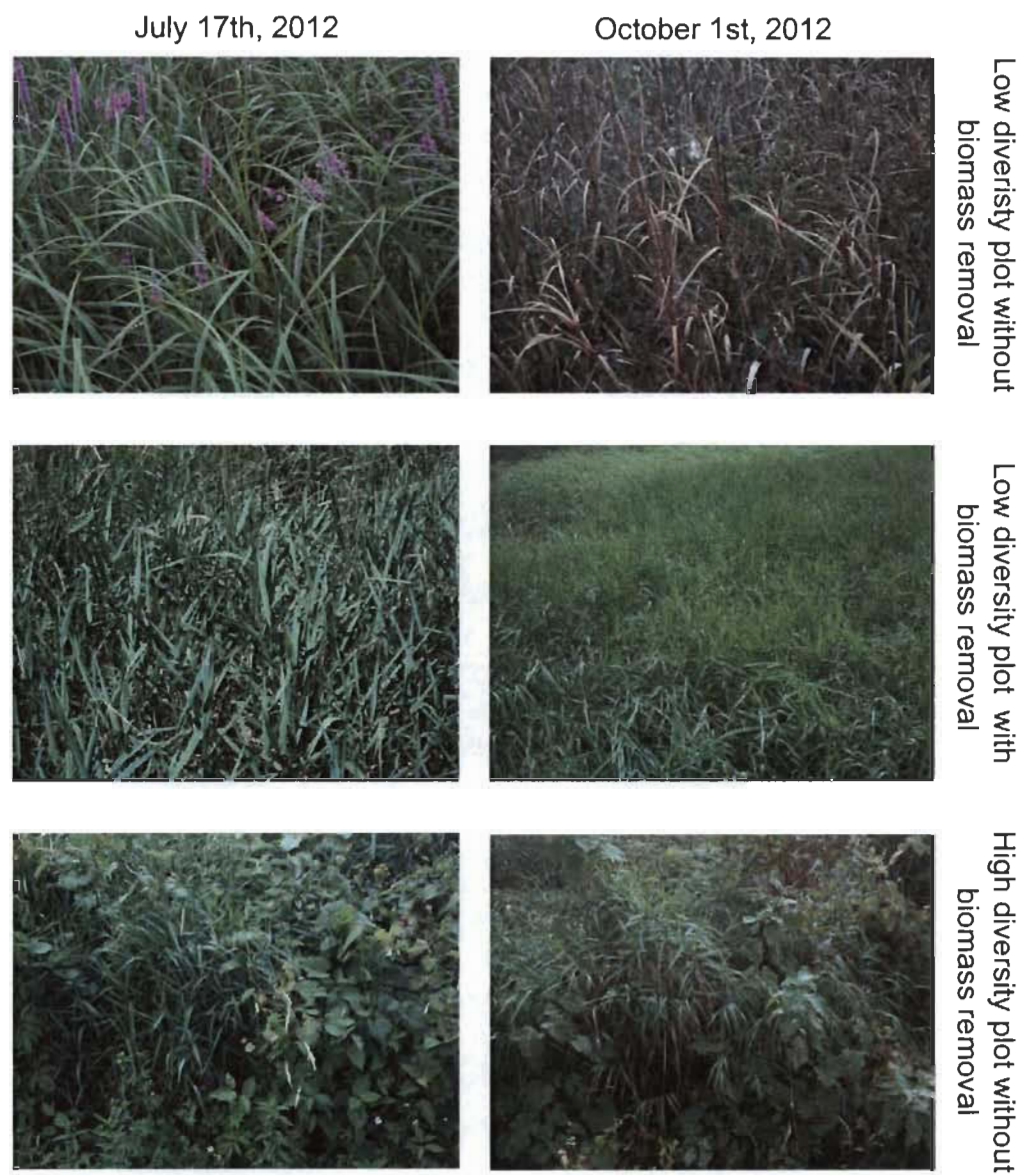


Fig. 3.

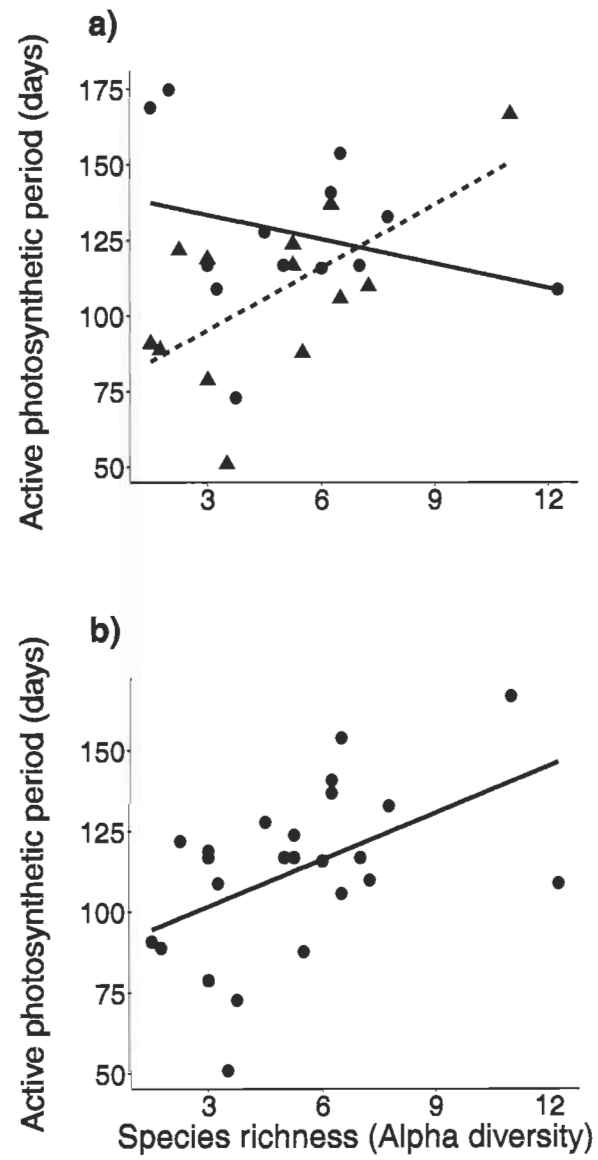
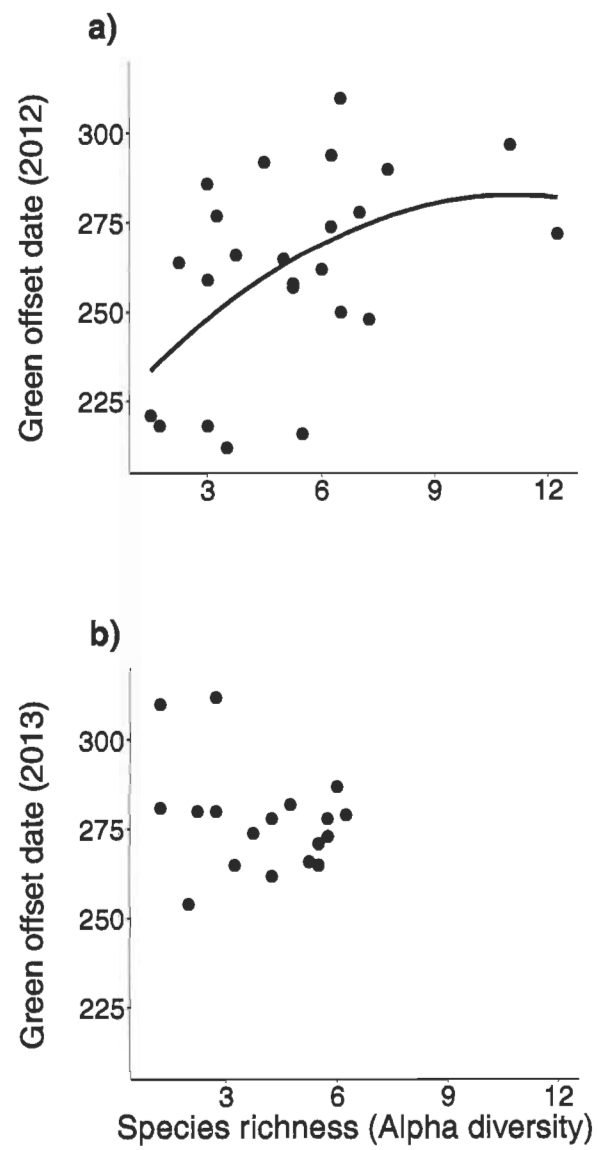


Fig. 4.



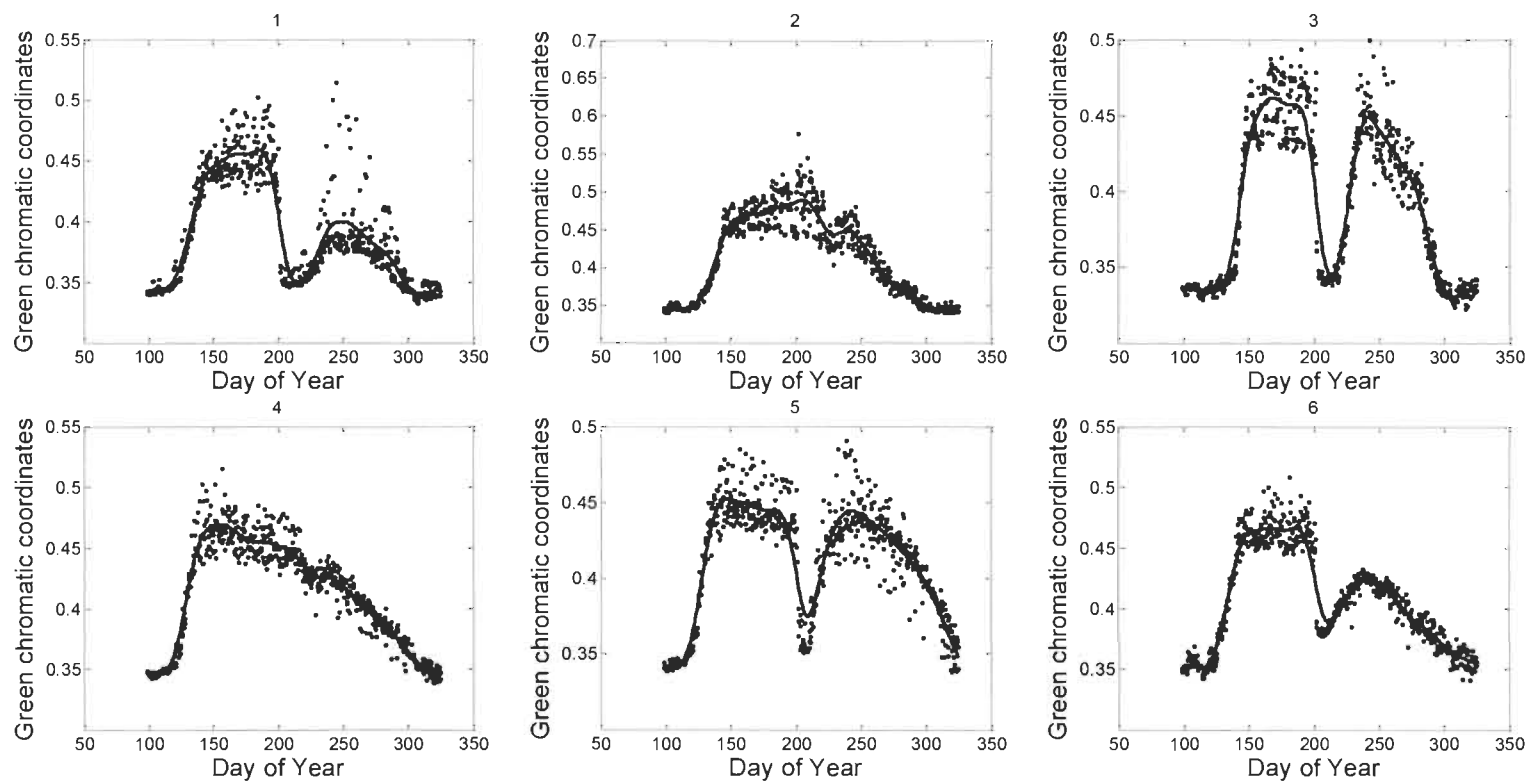
Appendix

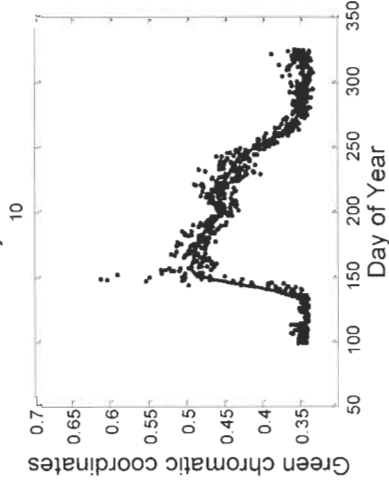
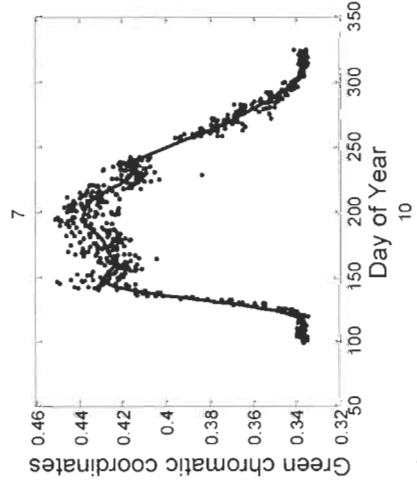
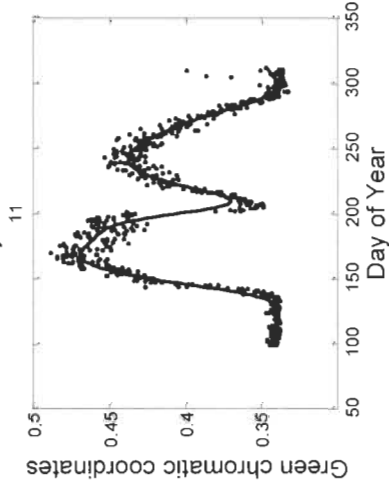
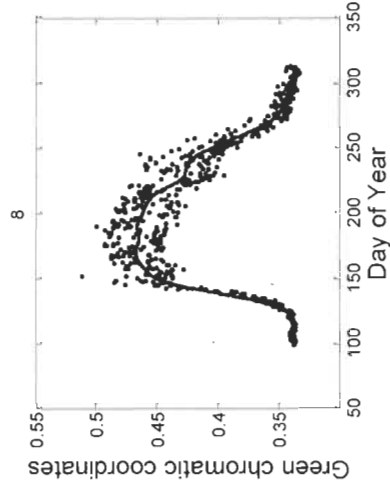
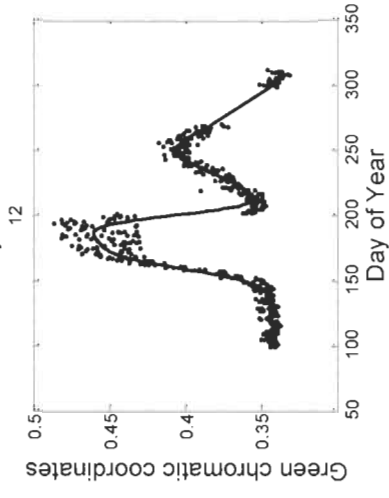
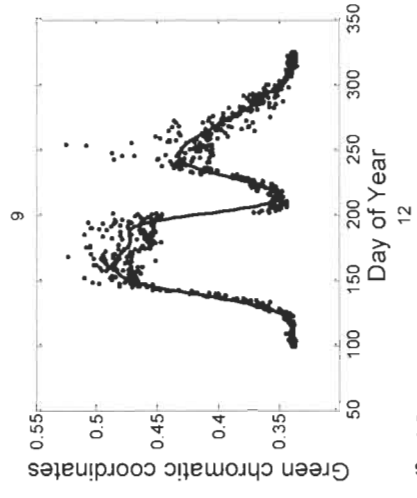
Supporting Information

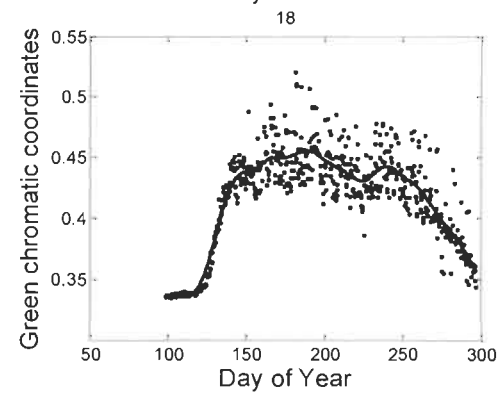
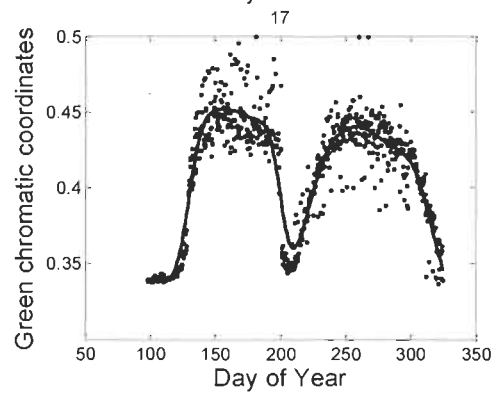
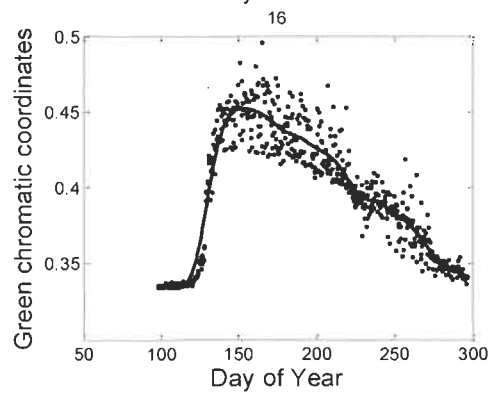
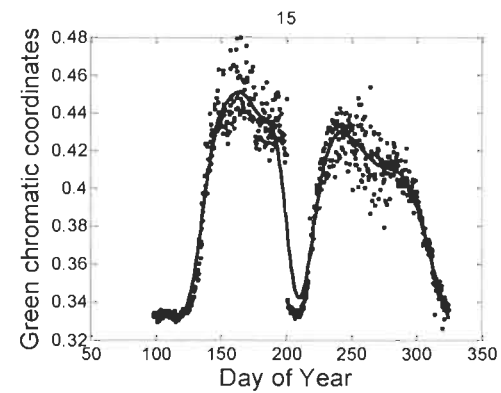
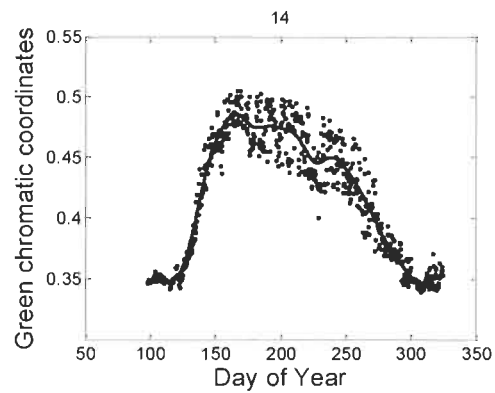
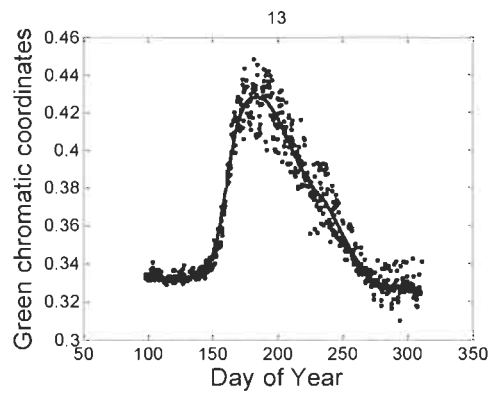
Additional supporting information may be found in the online version of this article:

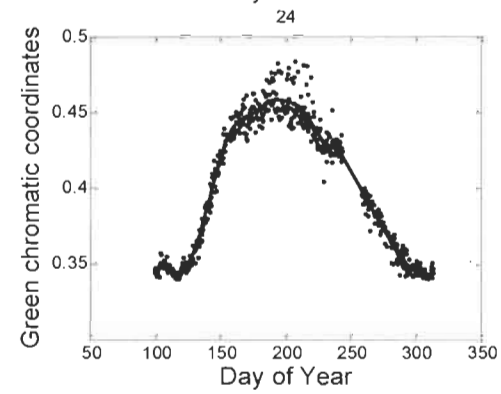
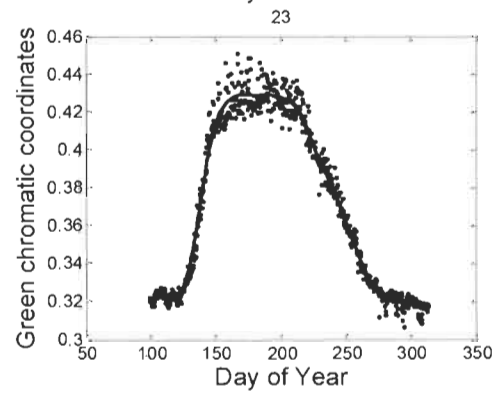
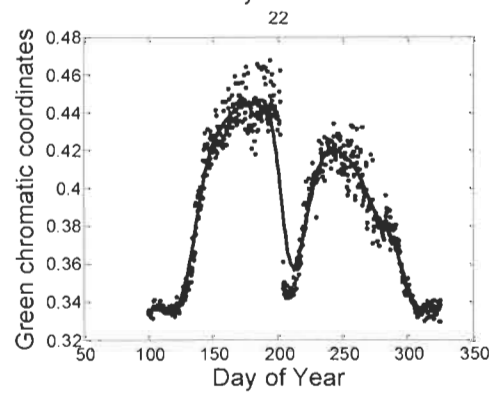
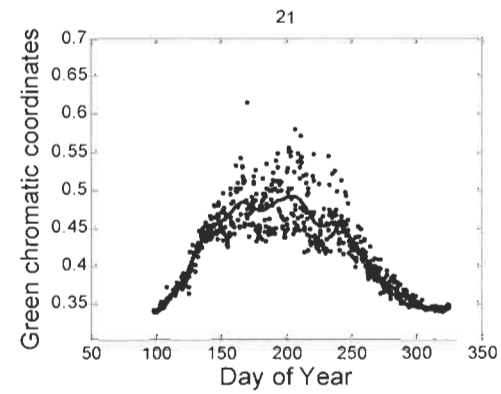
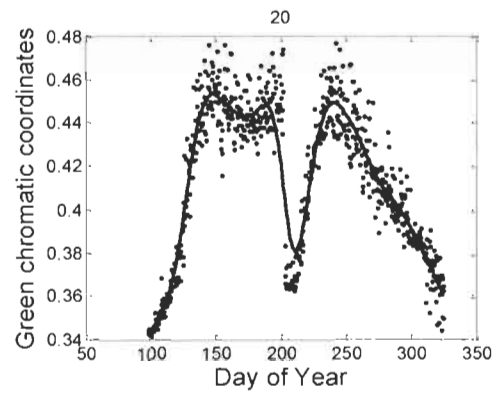
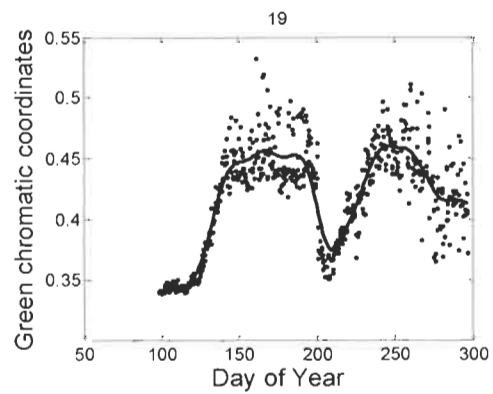
Appendix S1 *Time evolution of green chromatic coordinates (G_{cc}) values for all communities in 2012 (Figures 1 to 26) and 2013 (Figures 27 to 44).*

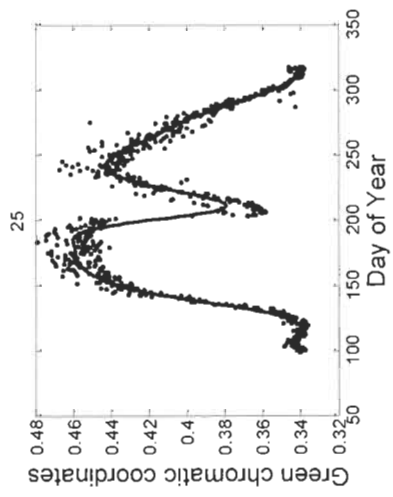
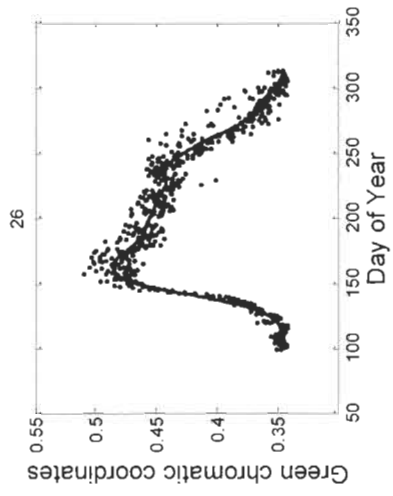
Appendix S1 Time evolution of green chromatic coordinates (G_{cc}) values for all communities in 2012 (Figures 1 to 26) and 2013 (Figures 27 to 44).

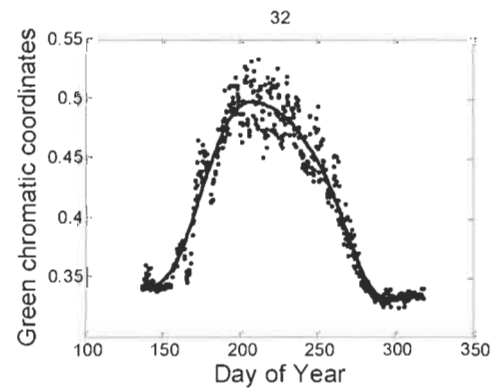
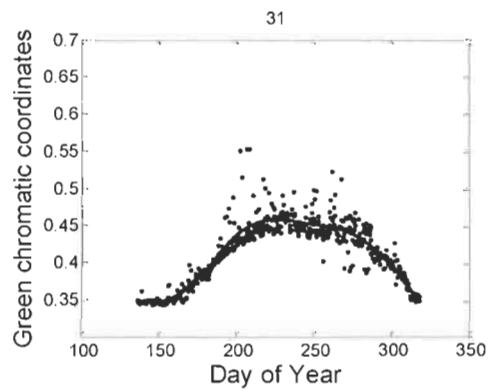
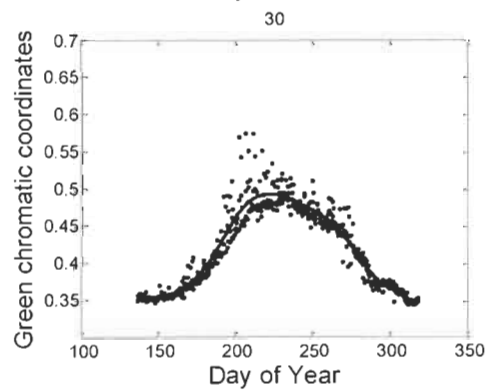
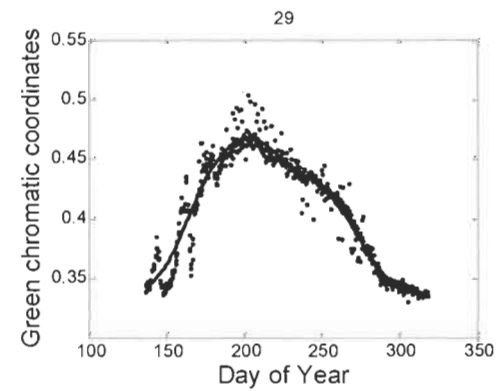
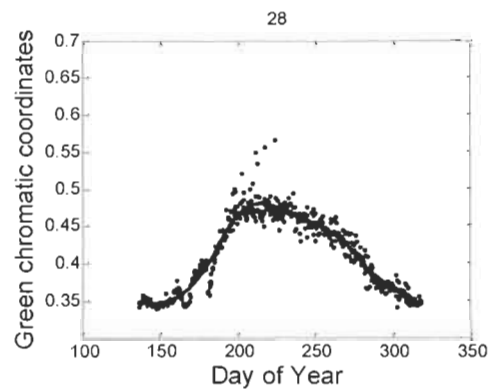
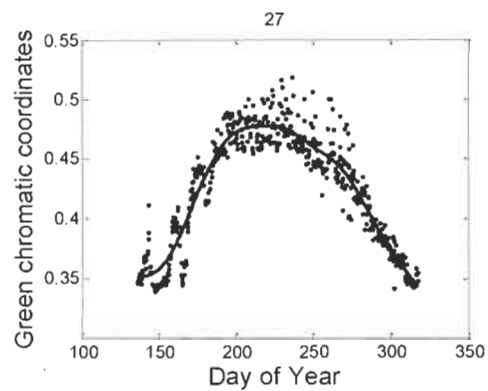


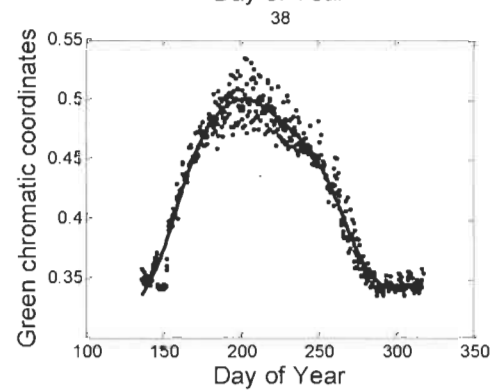
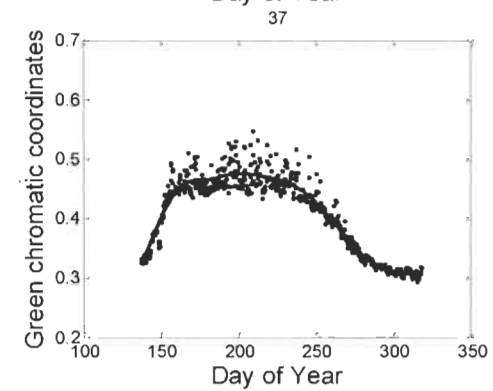
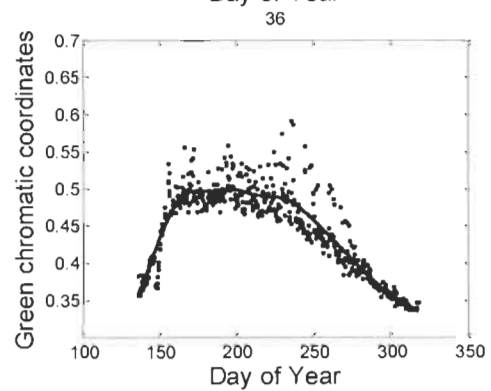
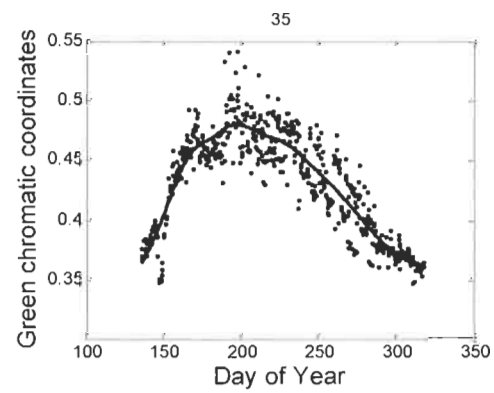
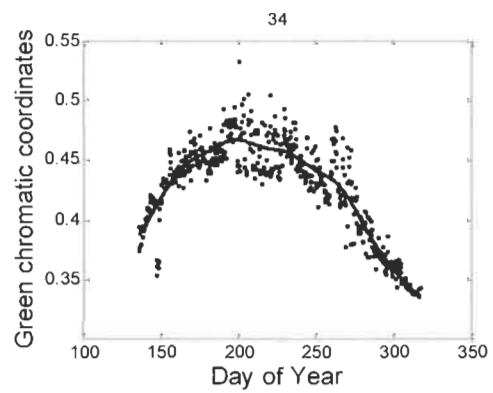
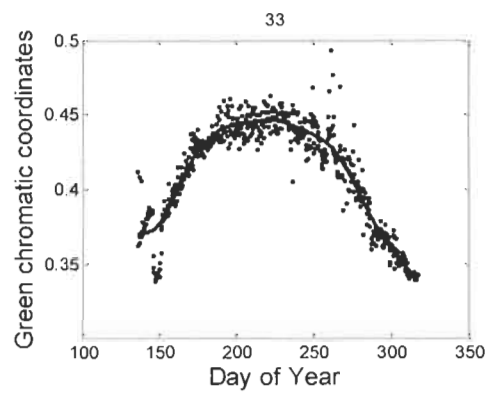


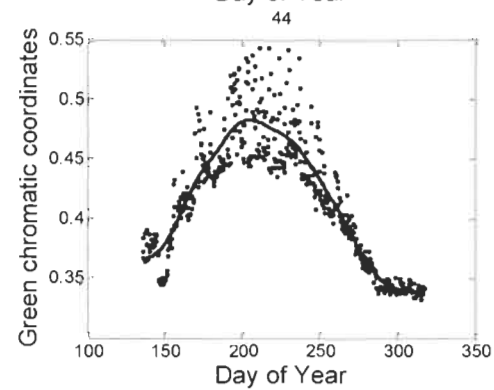
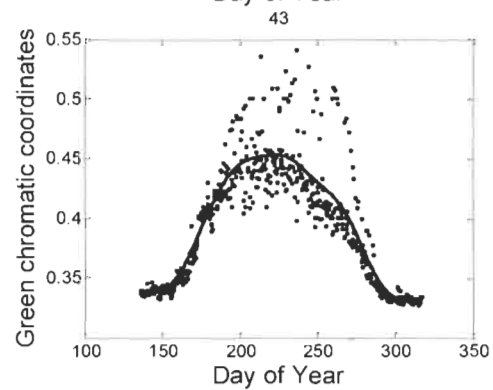
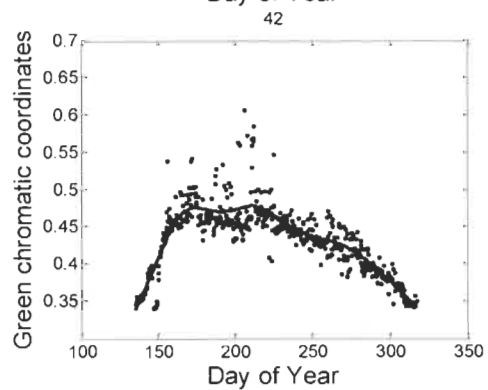
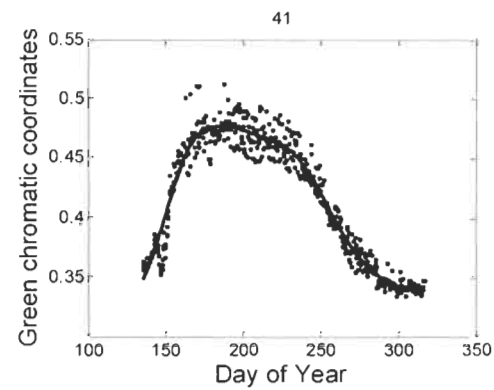
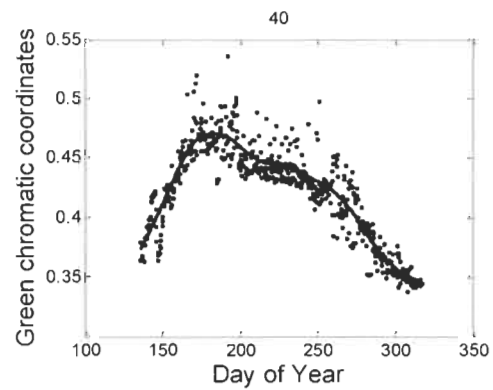
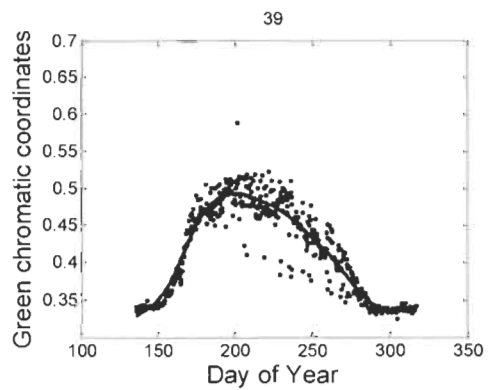












CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Contextualisation

L'agriculture intensive à l'échelle mondiale exerce une pression énorme sur les milieux humides. Les bandes riveraines localisées en bordure de ces écosystèmes sont soumises à cette pression et il en résulte généralement une homogénéisation des espèces végétales présentes, ce qui entraîne une perte nette au niveau de la diversité végétale qui s'y retrouve et des services écosystémiques (Zedler, 2003). Compte tenu du nombre de services écosystémiques qui sont fournis par les bandes riveraines, il est impératif de comprendre comment la diversité végétale influence la phénologie des communautés végétales de milieux humides. Une meilleure compréhension de cette relation permettrait de mettre en lumière les conséquences potentielles de cette relation sur la productivité primaire nette de ces écosystèmes fragiles qui est indispensable à leur bon fonctionnement.

L'objectif général de ce projet de maîtrise était d'évaluer l'influence de la richesse spécifique herbacée sur la longueur de la période photosynthétique active des communautés herbacées de bandes riveraines en milieu agricole.

3.2 Principaux résultats

Les facteurs environnementaux, à l'échelle des communautés riveraines herbacées, n'ont eu aucune influence sur la longueur de la période de croissance en 2012. Aucun des facteurs biotiques n'ont été inclus dans le meilleur modèle (voir Table 3, Chapitre II).

L'indice de diversité bêta a aussi été exclu du meilleur modèle. Ceci suggère que la relation entre la richesse en espèces et la longueur de la période photosynthétique active n'est pas expliquée par un changement dans la composition en espèce au fil du temps dans les communautés riveraines herbacées suivies (voir Table 3, Chapitre II). La complémentarité fonctionnelle entre les espèces n'est donc pas le mécanisme sous-jacent à cette relation.

Le retrait de la biomasse végétale des parties aériennes a eu un effet négligeable sur la PPA des communautés végétales riches en espèces, mais a permis de prolonger de manière significative la PPA des communautés plus pauvres en espèces (Figure 3a). En effet, la PPA des communautés pauvre en espèces et ayant subi un retrait de biomasse végétal était 85 jours plus longue que la PPA des communautés pauvre en espèces n'ayant pas subi ce traitement.

La relation positive entre le nombre d'espèces total (diversité Gamma) et la PPA (voir Figure 3b, Chapitre II) suggère que les communautés plus riches en espèces abritaient des espèces avec une PPA plus longue et une date de fin de la PPA plus tardive en comparaison avec les communautés moins riches en espèces (Figure 4a). Cette relation suggère donc que l'échantillonnage fonctionnel est le mécanisme sous-jacent à cette relation. De manière générale, les communautés contenant plusieurs espèces avaient une PPA en moyenne 30 jours plus longue que les communautés herbacées moins riches en espèces (voir Fig. 3a, Chapitre II).

La relation positive observée en 2012 entre l'indice de diversité alpha et la date de fin de la PPA n'a pas été observée en 2013. Cette absence de relation peut s'expliquer par les différences en termes de climat entre les années 2012 et 2013. En effet, les conditions particulières de 2012 peuvent avoir favorisé l'observation de cette relation positive entre la diversité et la date de fin de la PPA.

Basée sur la littérature, la relation positive entre la richesse végétale spécifique et la longueur de la saison de croissance pourrait avoir des conséquences importantes sur la

productivité primaire nette lors de conditions chaudes et sèches tel qu'observée en 2012. En effet, un prolongement de la PPA de 30 jours dans ces conditions, suite à l'augmentation de la diversité dans les communautés contenant peu d'espèces, engendrerait une augmentation de la quantité de carbone atmosphérique absorbée par les bandes riveraines de 900 kg C par année pour chaque hectare occupée par les bandes riveraines.

3.3 Conclusion

La richesse en espèce végétale herbacée dans les bandes riveraines de milieux agricoles est un facteur important qui influence la saison de croissance et la productivité primaire nette des bandes riveraines. Nos résultats sont particulièrement importants dans le contexte actuel d'homogénéisation et de perte de diversité végétale dans les communautés végétales faisant partie des bandes riveraines du paysage agricole de la plaine inondable du Fleuve Saint-Laurent. Les méthodes de gestions agricoles actuelles des cours d'eau et des bandes riveraines, visant à réduire les méandres naturels des cours d'eau et à réduire les fluctuations du régime hydrique, contribuent à l'homogénéisation des communautés. Il est impératif de développer des méthodes de gestion qui favoriseront un retour des variations naturelles de la trajectoire des cours d'eau et des régimes hydrologiques. Ceci contribuerait à recréer les mosaïques d'habitats associées à ces perturbations naturelles et favoriserait ainsi la présence d'une plus grande diversité d'espèces végétales dans les bandes riveraines de milieux agricoles.

Dans les futurs travaux effectués, le suivi de la phénologie des communautés végétales de bandes riveraines en milieu agricole sur une plus longue période temps et dans d'autres types de milieux humides devrait être envisagé. Ceci permettrait de déterminer si la relation positive que nous avons observée dans les bandes riveraines entre la richesse spécifique et la PPA des communautés herbacées riveraines est une relation qui est observée dans d'autres types d'écosystèmes. Il serait aussi possible de déterminer à long terme si cette relation est observée seulement dans des conditions climatiques particulières pouvant engendrer un stress chez certaines espèces végétales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allan, E., Weisser, W., Weigelt, A., Roscher, C., Fischer, M. & Hillebrand, H. (2011) More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 17034-17039.
- Arora, K., Mickelson, S. K., Baker, J. L., Tierney, D. P. & Peters, C. J. (1996) Herbicide retention by vegetative buffer strips from runoff under natural rainfall. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **39**, 2155.
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K., Evans, R., Fuentes, J., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., Paw, K. T., Pilegaard, K., Schmid, H. P., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K. & Wofsy, S. (2001) FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **82**, 2415-2434.
- Balzter, H., Gerard, F., George, C., Weedon, G., Grey, W., Combal, B., Bartholomé, E., Bartalev, S. & Los, S. (2007) Coupling of vegetation growing season anomalies and fire activity with hemispheric and regional-scale climate patterns in central and east Siberia. *Journal of Climate*, **20**, 3713-3729.
- Beddington, S. J. (2011) The future of food and farming. *International Journal of Agricultural Management*, **1**, 2-6.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182-188.
- Boyd, J. & Banzhaf, S. (2007) What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*, **63**, 616-626.
- Capitanio, R. & Carcaillet, C. (2008) Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, **255**, 431-439.
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A. & Collins, S. L. (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, **415**, 426-429.

- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989-992.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M. & Weis, J. J. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 18123-18128.
- Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A. & Schwartz, M. D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 357-365.
- Costanza, R., De Groot, R., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S. & Paruelo, J. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253-260.
- Crimmins, M. A. & Crimmins, T. M. (2008) Monitoring plant phenology using digital repeat photography. *Environmental Management*, **41**, 949-958.
- de Beurs, K. M. & Henebry, G. M. (2010) Spatio-temporal statistical methods for modelling land surface phenology. *Phenological research* pp. 177-208. Springer.
- Decamps, H., Pinay, G., Naiman, R. J., Petts, G. E., McClain, M. E., Hillbricht-Ilkowska, A., Hanley, T. A., Holmes, R. M., Quinn, J. & Gibert, J. (2004) Riparian zones: where biogeochemistry meets biodiversity in management practice. *Polish Journal of Ecology*, **52**, 3-18.
- Ellwood, E. R., Temple, S. A., Primack, R. B., Bradley, N. L. & Davis, C. C. (2013) Record-breaking early flowering in the eastern United States. *Plos One*, **8**, 9.
- Fiedler, P. L. & Jain, S. K. (1992) *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman and Hall.
- Gagnon, É. & Gangbazo, G. (2007) Efficacité des bandes riveraines: analyse de la documentation scientifique et perspectives. *Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec, Québec*.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharnke, T. & Winqvist, C. (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 97-105.

- Gillespie, A. R., Kahle, A. B. & Walker, R. E. (1987) Color enhancement of highly correlated images. 2. Channel ratio and chromaticity transformation techniques. *Remote Sensing of Environment*, **22**, 343-365.
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S. M. & Toulmin, C. (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, **327**, 812-818.
- Grime, J. P. (2006) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, New-York, NY.
- Guo, Q. (2001) Early post-fire succession in California chaparral: Changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research*, **16**, 471-485.
- Hickey, M. B. C. & Doran, B. (2004) A review of the efficiency of buffer strips for the maintenance and enhancement of riparian ecosystems. *Water Quality Research Journal of Canada*, **39**, 311-317.
- Hill, M. O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**, 427-432.
- Ide, R. & Oguma, H. (2010) Use of digital cameras for phenological observations. *Ecological Informatics*, **5**, 339-347.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D. & van Ruijven, J. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, **477**, 199-202.
- Lebourgeois, V., Bégué, A., Labbé, S., Mallavan, B., Prévot, L. & Roux, B. (2008) Can commercial digital cameras be used as multispectral sensors? A crop monitoring test. *Sensors*, **8**, 7300-7322.
- Lechowicz, M. J. (1984) Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist*, **124**, 821.
- Lieth, H. (1974) *Phenology and seasonality modeling*. Springer - Verlag, New-York.
- Lieth, H. (1975) *Modeling the primary productivity of the world*. Springer, New-York, NY.
- Linderholm, H. W. (2006) Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*, **137**, 1-14.

- Mace, G. M., Norris, K. & Fitter, A. H. (2012) Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 19-26.
- Maisonneuve, C. & Rioux, S. (2001) Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **83**, 165-175.
- Menzel, A. & Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, **397**, 659.
- Morisette, J. T., Richardson, A. D., Knapp, A. K., Fisher, J. I., Graham, E. A., Abatzoglou, J., Wilson, B. E., Breshears, D. D., Henebry, G. M., Hanes, J. M. & Liang, L. (2009) Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 253-260.
- Myneni, R. B., Keeling, C., Tucker, C., Asrar, G. & Nemani, R. (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, **386**, 698-702.
- Naiman, R. J. & Decamps, H. (1997) The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 621-658.
- Naiman, R. J., Decamps, H. & Pollock, M. (1993) The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, **3**, 209-212.
- Noormets, A., Chen, J., Gu, L. & Desai, A. (2009) The phenology of gross ecosystem productivity and ecosystem respiration in temperate hardwood and conifer chronosequences. *Phenology of Ecosystem Processes* Springer.
- Parmesan, C. (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13**, 1860-1872.
- Primack, R. B., Higuchi, H. & Miller-Rushing, A. J. (2009) The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan. *Biological Conservation*, **142**, 1943-1949.
- Proulx, R., Wirth, C., Voigt, W., Weigelt, A., Roscher, C., Attinger, S., Baade, J., Barnard, R. L., Buchmann, N. & Buscot, F. (2010) Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PLoSone*, **5**, e13382.
- Ram, J., Singh, S. P. & Singh, J. S. (1988) Community level phenology of grassland above treeline in Central Himalaya, India. *Arctic and Alpine Research*, **20**, 325-332.

- Richardson, A., Archetti, M., O'Keefe, J. F. & Delpierre, N. (2013) Predicting climate change impacts on the amount and duration of autumn colors in a New England forest. *Plos one*, **8**(3).
- Richardson, A. D., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Jenkins, J. P. & Ollinger, S. V. (2009) Near-surface remote sensing of spatial and temporal variation in canopy phenology. *Ecological Applications*, **19**, 1417-1428.
- Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V. & Smith, M.-L. (2007) Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia*, **152**, 323-334.
- Rioux, S., Latendresse, C., Jobin, B., Baril, A., Maisonneuve, C., Boutin, C. & Côté, D. (2009) Dynamique des habitats fauniques dans les Basses terres du Saint-Laurent de 1950 à 1997. *Le Naturaliste Canadien*, **133**(2).
- Schwartz, M. D., Ahas, R. & Aasa, A. (2006) Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, **12**, 343-351.
- Schwarz, C. F., Thor, E. C. & Elsner, G.H. (1976) Wildland planning glossary. *General technical report/Forest Service. US Department of Agriculture*. 252 pp.
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., Milliman, T., O'Keefe, J. & Richardson, A. D. (2012) Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, **152**, 159-177.
- Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles 101. *Ecology*, **80**, 1455-1474.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292**, 281-284.
- White, M. A., Thornton, P. E. & Running, S. W. (1997) A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global biogeochemical cycles*, **11**, 217-234.
- Whittaker, R. H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- Whittaker, R. H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, **147**, 250-260.

- Whittaker, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213-251.
- Yuan, Y., Bingner, R. L. & Locke, M. A. (2009) A review of effectiveness of vegetative buffers on sediment trapping in agricultural areas. *Ecohydrology*, **2**, 321-336.
- Zedler, J. B. (2003) Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 65-72.

ANNEXE A

LOCALISATION DES BANDES RIVERAINES À L'ÉTUDE

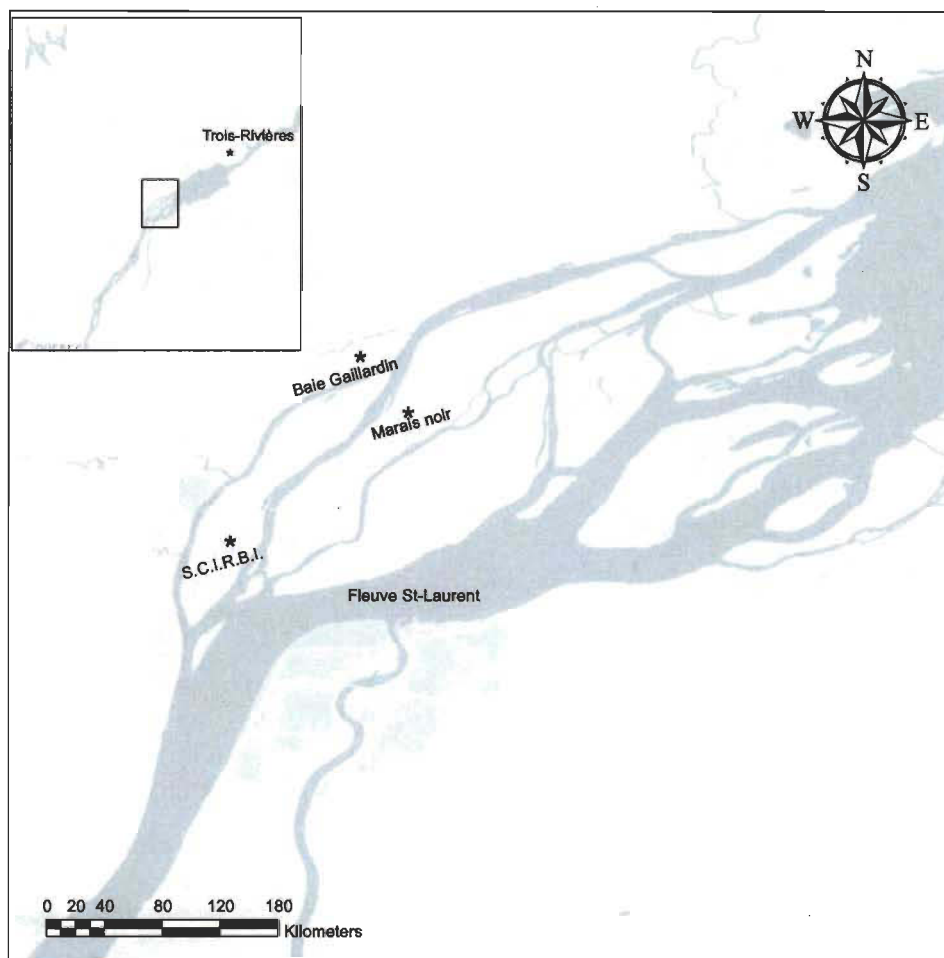


Figure A.1 Localisation des communautés herbacées riveraines à l'étude.

Les communautés herbacées riveraines suivies en 2012 ont été sélectionnées dans les bandes riveraines de 3 cours d'eau situés dans la MRC d'Autray soit le ruisseau du Marais noir, un bras mort de la rivière du Chicot nommé Baie Gaillardin ainsi que dans les cours d'eau situés sur le territoire de la Société de Conservation et d'Interprétation de Berthier et ses Îles (S.C.I.R.B.I.). En 2013, toutes les bandes riveraines suivies étaient situées sur le territoire de la S.C.I.R.B.I.

ANNEXE B

ESPÈCES VÉGÉTALES HERBACÉES RETROUVÉES DANS LES COMMUNAUTÉS RIVERAINES ÉTUDIÉES

Tableau B.1 Liste des espèces de plantes vasculaires retrouvées dans les 44 communautés riveraines herbacées suivies en 2012 et 2013. La nomenclature des 83 taxa observés est basée sur l'information présentée dans la Flore Laurentienne et mise à jour selon la base de donnée du Département de l'Agriculture des États-Unis (USDA, NRCS 2014).

Espèces	Communautés																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Acer rubrum</i> L.	x																									
<i>Acorus calamus</i> L.																							x	x		x
<i>Agropyron repens</i> L.																				x						
<i>Agrostis perennans</i> (Walt.) Tuckerm.																					x					
<i>Alopecurus pratensis</i> L.																				x	x					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.						x												x								
<i>Amphicarpa bracteata</i> (L.) Fernald.												x														
<i>Anemone canadensis</i> L.																		x	x	x	x					
<i>Apios americana</i> Medic.												x						x	x							
<i>Armoracia rusticana</i> G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.																						x				
<i>Asclepias incarnata</i> L.															x			x	x			x	x	x		x
<i>Asclepias syriaca</i> L.	x	x	x					x						x						x	x					

Espèces	Communautés																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Bidens cernua</i> L.						x				x												x			x	
<i>Bidens frondosa</i> L.	x					x	x			x	x	x						x	x						x	
<i>Bolboschoenus fluviatilis</i> (Torr.) Gray.						x	x			x	x	x	x												x	x
<i>Bromus inermis</i> Leyss.																				x	x					x
<i>Carex crinita</i> Lam.																						x	x	x		
<i>Carex sp.</i> L.						x		x		x	x															
<i>Carex scoparia</i> Schk.						x	x															x	x			
<i>Carex trichocarpa</i> Mühl.						x	x	x																		
<i>Chenopodium album</i> L.																										
<i>Cirsium sp.</i> Mill.	x																									
<i>Cornus stolonifera</i> Michx.	x																	x	x		x					
<i>Cuscuta gronovii</i> Willd. ex Schult.																		x								
<i>Cyperus esculentus</i> L.						x	x					x	x						x							
<i>Dulichium arundinaceum</i> (L.) Britton.																							x			
<i>Echinochloa muricata</i> (Michx.) Fern.						x	x			x		x														
<i>Eleocharis obtusa</i> (Willd.) Schult.											x											x				
<i>Equisetum arvense</i> L.		x	x					x												x	x					
<i>Eupatorium maculatum</i> L.		x	x							x				x	x									x		
<i>Fragaria sp.</i> L.											x									x						
<i>Fraxinus sp.</i> L.								x	x			x							x							
<i>Galium palustre</i> L.											x											x	x		x	x
<i>Geum sp.</i> L.	x																									
<i>Impatiens capensis</i> Meerb.	x	x	x	x	x				x		x			x	x	x	x	x	x						x	x
<i>Lactuca sp.</i> L.													x							x						
<i>Laportea canadensis</i> (L.) Wedd.																	x	x	x							
<i>Lathyrus palustris</i> L.								x		x	x			x	x			x	x			x		x	x	x

Espèces	Communautés																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.							x			x	x	x	x					x				x	x			
<i>Lysimachia terrestris</i> (L.) BSP.																		x								
<i>Lythrum salicaria</i> L.		x				x	x			x	x	x	x					x	x			x	x	x	x	
<i>Oenothera biennis</i> L.										x								x								
<i>Oenothera</i> sp. L.																										
<i>Onoclea sensibilis</i> L.		x	x					x	x					x	x			x	x			x	x			x
<i>Oxalis stricta</i> L.						x													x							
<i>Panicum capillare</i> L.						x	x														x					
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.																										
<i>Phalaris arundinaceae</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Phleum pratense</i> L.																				x	x					
<i>Poa palustris</i> L.						x	x											x	x	x	x					
<i>Poa pratensis</i> L.																				x	x					
<i>Poa</i> sp. L.																					x					
<i>Polygonum amphibium</i> L.	x		x	x		x	x		x	x	x			x	x	x				x		x	x	x	x	x
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.										x	x	x	x					x								
<i>Polygonum pensylvanicum</i> L.						x	x																			
<i>Polygonum sagittatum</i> L.		x		x		x				x	x											x	x	x	x	
<i>Polygonum</i> sp. L.	x	x	x			x	x		x	x	x		x							x		x	x	x	x	x
<i>Potentilla norvegica</i> L.																		x								
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.																							x	x		
<i>Rorippa amphibia</i> L.										x	x	x						x	x			x	x	x	x	
<i>Rubus</i> sp. L.																										
<i>Rumex verticillatus</i> L.		x																				x				
<i>Sagittaria latifolia</i> Willd.										x	x	x										x	x	x	x	
<i>Salix nigra</i> Marsh.								x											x							

Espèces	Communautés																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Sambucus canadensis</i> L.																		x	x							
<i>Scirpus pedicellatus</i> Fernald.																					x	x	x	x		
<i>Scutellaria lateriflora</i> L.																		x	x							
<i>Senecio vulgaris</i> L.												x	x							x						
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.							x												x							
<i>Solanum dulcamara</i> L.																		x								
<i>Sparganium eurycarpum</i> Engelm.										x													x	x	x	
<i>Spartina pectinata</i> Link.										x																
<i>Stachys palustris</i> L.														x	x			x	x							
<i>Stellaria longifolia</i> Mühl.																									x	
<i>Taraxacum officinale</i> Weber																				x	x					
<i>Thalictrum</i> sp. L.									x																	
<i>Trifolium hybridum</i> L.																		x							x	
<i>Vicia cracca</i> L.	x	x	x	x	x	x		x	x					x	x		x	x	x	x	x					x
<i>Vitis riparia</i> Michx.	x								x									x	x							
<i>Xanthium chinense</i> Mill.										x								x								

[illegible]