

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
CAROLINE BEAULIEU

RECONSTRUIRE L'ÉVOLUTION TEMPORELLE DE L'HERBIVORIE PAR LES
INSECTES PHYLLOPHAGES À PARTIR DES SPÉCIMENS D'HERBIER : LE CAS
DE LA SALICAIRE POURPRE (*LYTHRUM SALICARIA* L.) AU QUÉBEC

DÉCEMBRE 2018

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.

*“Every great and deep difficulty bears in itself
its own solution. It forces us to change our
thinking in order to find it.”*

Niels Bohr

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Raphaël Proulx, de m'avoir proposé de faire un stage au sein de sa chaire de recherche en intégrité écologique alors que je n'étais encore qu'au baccalauréat. Sans cette opportunité, je n'aurais probablement jamais envisagé d'entreprendre des études aux cycles supérieurs. Merci de m'avoir accompagné tout au long de ma maîtrise et de m'avoir incité à me dépasser. Ton écoute, ton soutien et tes encouragements m'ont permis de m'accomplir tant sur le plan personnel que professionnel.

Je remercie également mon codirecteur, Claude Lavoie, pour son implication tout au long du projet. Tes commentaires m'ont permis d'aborder mon travail sous un autre angle. Je te suis aussi très reconnaissante d'avoir proposé mes résultats préliminaires en vue d'une édition spéciale. Ceci m'a permis de soumettre un premier article dans une revue prestigieuse. Je tiens également à souligner l'excellente traduction de cet article effectuée par sa professionnelle de recherche, Élisabeth Groeneveld, sans qui je ne serais sans doute pas parvenue à soumettre dans les délais prévus.

Merci aux membres de mon comité d'orientation, Esther Lévesque et Jean-Pierre Bourassa, pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail. Vos remarques et suggestions ont contribué à améliorer la qualité de ce mémoire. Je remercie également Natalie Godbout pour le support matériel ainsi que le personnel de l'herbier Louis-Marie de m'avoir accueillie à l'Université Laval.

Un remerciement particulier à tous mes collègues qui m'ont appuyé tout au long de ma maîtrise : Léonie Carignan-Guillemette, Lucas Deschamps, Louis Desrochers, Roxanne Giguère-Tremblay, Zaccaria Kacem, Charles Martin, Guillaume Rheault, Irene Torrecilla Rocca et Caroline Turcotte. Cette aventure n'aurait certainement pas été la même sans votre support, vos encouragements et vos conseils. Merci également aux personnes qui m'ont accompagnée sur le terrain dans des conditions parfois difficiles.

En terminant, je ne peux passer sous silence le soutien de ma famille et de tous mes proches et amis, qui m'ont accompagnée d'une manière ou d'une autre tout au long de ce parcours. Je remercie sincèrement ma grand-mère, qui a toujours été présente pour moi et qui a su démontrer de l'intérêt dans tous mes projets. Bien qu'elle soit partie trop tôt pour voir l'accomplissement de cette maîtrise, je sais qu'elle en serait fière.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier reçu du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et du Fonds de recherche du Québec en nature et technologies (FRQNT).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est le résultat d'un peu plus de deux années de recherche dans le cadre de la maîtrise en sciences de l'environnement. Il est issu d'un projet initié suite à l'observation d'espèces exotiques envahissantes parfois fortement broutées par les insectes dans les milieux humides. Ceci a soulevé un questionnement à savoir s'il était possible qu'une augmentation de la pression d'herbivorie exercée par les insectes puisse être à l'origine du déclin de certaines espèces exotiques envahissantes.

L'objectif initial de cette étude était donc d'évaluer l'impact des insectes phyllophages sur l'abondance d'une espèce exotique envahissante, en l'occurrence la salicaire. Des spécimens de cette plante ont donc été récoltés dans les milieux humides du lac Saint-Pierre (Québec, Canada) en 2016 afin de dresser un portrait préliminaire de la pression d'herbivorie. L'année suivante, des phytomères devaient être transplantés pour mesurer l'ampleur des dommages exercés par les insectes au cours de la saison estivale. Néanmoins, il n'a malencontreusement pas été possible de les mettre en place compte tenu des crues printanières exceptionnelles de 2017. Par conséquent, le projet a été abordé dans la perspective différente qui consistait à vérifier s'il était possible, à l'aide de spécimens d'herbier, de reconstituer des tendances d'herbivorie chez une plante envahissante. Mes travaux de recherche ont été réalisés sous la direction de Raphaël Proulx, titulaire de la Chaire de recherche du Canada en intégrité écologique, à l'Université du Québec à Trois-Rivières et la codirection de Claude Lavoie, professeur à l'École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional de l'Université Laval.

Ce mémoire est composé de trois chapitres, soit une introduction et une conclusion générale écrites en français (Chapitres I et III) et un article scientifique rédigé en anglais qui fait état de mes principaux résultats de recherche (Chapitre II). L'article du chapitre II, dont je suis l'auteure principale en collaboration avec Claude Lavoie et Raphaël Proulx, est publié dans la revue *Philosophical Transactions of the Royal Society B*.

RÉSUMÉ

Le potentiel des spécimens d'herbier pour détecter des tendances d'herbivorie est énorme, mais demeure encore peu exploité. L'objectif de cette étude était de reconstruire la pression d'herbivorie exercée par les insectes sur une plante exotique envahissante originaire d'Eurasie, la salicaire pourpre (*Lythrum salicaria*). Pour ce faire, une évaluation des dommages foliaires de 1323 spécimens d'herbier du sud du Québec (Canada) a été réalisée. L'hypothèse qui a été testée est que la prévalence des dommages foliaires sur la salicaire est faible durant la phase d'invasion et qu'elle augmente ensuite durant la phase de saturation de l'espèce au Québec. Les reconstructions historiques suggèrent une augmentation graduelle des dommages de type perforation et marge de 1883 jusqu'aux environs de 1940, suivie par une période de relative stabilité. Le pourcentage de spécimens avec dommages de type membrane suit une évolution temporelle différente : l'augmentation de la probabilité d'avoir des membranes broutées ne débute qu'à la fin du 20^e siècle et passe de 3 % (2-6 %) en 1990 à 45 % (14-81 %) en 2015. Les changements temporels observés dans la fréquence des dommages de type membrane supportent l'hypothèse d'une augmentation de la pression d'herbivorie causée par des insectes récemment introduits. Cette étude montre qu'on peut détecter, dans les spécimens d'herbier, l'effet d'insectes volontairement introduits pour la lutte biologique, tel que les insectes du genre *Neogalerucella*. Les spécimens d'herbiers constituent une riche source d'information pour répondre à différentes questions en lien avec les interactions plantes-insectes dans un contexte d'invasion biologique et de changement de biodiversité.

Mots-clés : lutte biologique, hypothèse du relâchement de la pression par les ennemis, Lythraceae, *Neogalerucella*, spécimens d'herbier.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS	v
RÉSUMÉ.....	vi
LISTE DES FIGURES ET TABLEAU.....	ix
 CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
1.1 L'invasion biologique.....	1
1.2 Problématique.....	3
1.3 Cadre conceptuel	6
1.3.1 La salicaire en Amérique du Nord.....	6
1.3.2 La salicaire au Québec	7
1.3.3 La salicaire au lac Saint-Pierre	8
1.3.4 Mise en place d'un programme de lutte national.....	9
1.4 Objectif.....	14
1.5 Méthode d'évaluation des dommages	14
 CHAPITRE II	
BOOKKEEPING OF INSECT HERBIVORY TRENDS IN HERBARIUM SPECIMENS OF PURPLE LOOSESTRIFE (<i>LYTHRUM SALICARIA</i>)	16
Abstract	17
Introduction	17
Material and methods.....	20
Phyllophagous insects associated with purple loosestrife in Quebec	20
Data collection.....	20
Damage evaluation	21
Estimation of leaf area	21
Historical reconstruction of herbivory pressure	21
Evaluation of contemporary herbivory pressure.....	22

Results	23
Phyllophagous insects associated with purple loosestrife in Quebec	23
Historical reconstruction of herbivory pressure	24
Contemporary damage evaluation	25
Discussion	26
Conclusion	29
Acknowledgements	30
Funding	30
References	31
Tables	38
Figure captions	39
Figures	40
Supplementary Material	43
References	46
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	48
2.1 Contextualisation	48
2.2 Résultats principaux	48
2.3 Conclusion	50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	52
ANNEXE A	
EFFET DES NIVEAUX D'EAU SUR L'ABONDANCE DE LA SALICAIRE...	58
A.1 Mise en contexte	58
A.2 Méthodologie	58
A.3 Résultats et discussion	61
A.4 Conclusion	63
A.5 Références	67

LISTE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure		Page
1.1	Représentation conceptuelle du processus d'invasion biologique.....	2
1.2	Distribution connue de <i>Lythrum salicaria</i> en Amérique du Nord	7
1.3	Processus d'invasion de <i>Lythrum salicaria</i> au Québec	8
1.4	Dense population de salicaire (<i>Lythrum salicaria</i>).....	9
1.5	Agent de lutte biologique relâché pour contrôler la salicaire	11
1.6	Localisation des secteurs où des tentatives de lutte biologique contre la salicaire (<i>Lythrum salicaria</i>) ont été réalisées au Québec	12
A.1	Niveaux d'eau journaliers à la station hydrométrique de Lanoraie	60
A.2	Localisation des sites à l'étude au lac Saint-Pierre.....	61
A.3	Densité de salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018.....	62
A.4	Longueur du rameau des salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018.....	64
A.5	Longueur de l'inflorescence des rameaux de salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018	65
A.6	Population de salicaire suivie à Yamachiche de 2016 à 2018	66
 Tableau		
1.1	Nombre d'individus du genre <i>Neogalerucella</i> introduits pour lutter contre la salicaire au Québec	13

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 L'invasion biologique

L'arrivée d'une espèce végétale en dehors de son aire de répartition naturelle peut entraîner d'importantes répercussions environnementales et économiques (Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2005; Colautti et al. 2006). Malgré le fait que seule une faible proportion des espèces introduites se naturalisent et deviennent envahissantes (Williamson et Fitter, 1996; Caley et al., 2008), celles qui y parviennent peuvent parfois modifier dramatiquement la structure et le fonctionnement des communautés indigènes (*p. ex.* Levin et al., 2006; Pearson, 2009). La compréhension du processus d'invasion biologique revêt donc une importance particulière pour limiter les impacts engendrés par certains de ces envahisseurs. La mise en place de mesures visant à réduire les risques d'introduction et de propagation des espèces exotiques envahissantes ne peut d'ailleurs être efficace sans une connaissance approfondie de ce processus.

Une invasion biologique, au sens général du terme, correspond à la dispersion rapide d'un organisme, sans égard à son taxon, et à la conquête, par ce dernier, d'aires nouvelles dans lesquelles il forme des populations dominantes après avoir franchi des barrières biotiques et abiotiques (Valéry et al., 2008). Bien qu'elle soit peu explicite en ce qui a trait à l'arrivée d'une espèce à l'extérieur de son aire de répartition initiale, cette définition fait indirectement référence à différentes phases du processus d'invasion biologique, à savoir l'introduction, la naturalisation, l'expansion, l'explosion démographique et la consolidation (Figure 1.1). Dans la littérature, les trois dernières phases ne sont pas systématiquement discriminées; celles-ci étant plutôt considérées comme une subdivision de la phase d'invasion proprement dite. Par ailleurs, il existe une certaine confusion autour de la terminologie utilisée dans le domaine de l'écologie de

l'invasion (Pyšek, 1995; Richardson et al., 2000; Valéry et al., 2008; Young et al., 2011), ce qui fait en sorte que certains termes ne sont pas utilisés à juste titre et d'autres sont interchangeables bien qu'ils possèdent une signification particulière. Les différentes phases du processus d'invasion seront donc abordées en précisant le sens de certains termes utilisés.

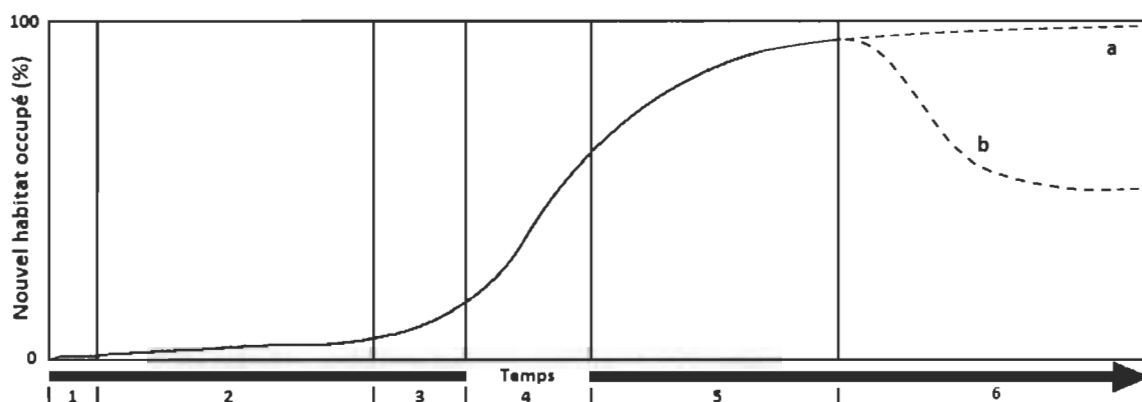


Figure 1.1 Représentation conceptuelle du processus d'invasion biologique.
Les différentes phases sont délimitées par le pourcentage d'occupation d'un nouvel habitat par une plante en fonction du temps : 1) introduction, 2) naturalisation, 3) expansion, 4) explosion démographique et 5) consolidation. Les trajectoires pointillées indiquent les deux principaux cas de figure suivant l'invasion : 6a) équilibre et 6b) rétrogression (modifié d'après Williams, 1997).

Une espèce indigène, c'est-à-dire autochtone par rapport à une entité géographique donnée (Sarat et al., 2015), doit d'abord franchir des barrières géographiques et environnementales pour amorcer le processus d'invasion biologique. L'introduction d'une espèce à l'extérieur de son aire de répartition naturelle constitue la première phase du processus d'invasion biologique et, suivant celle-ci, l'espèce est désignée comme exotique par rapport à son aire d'origine. Cette introduction peut être de nature intentionnelle ou accidentelle, mais elle est généralement liée à des activités anthropiques telles que l'importation à des fins alimentaires ou ornementales. Considérant la hausse des échanges commerciaux en lien avec la mondialisation, les risques d'introduction involontaire sont accrus, ce qui augmente, par le fait même, la probabilité d'être aux prises avec des espèces exotiques envahissantes (Environnement Canada, 2004).

L'arrivée d'une espèce à l'extérieur de son aire de répartition naturelle ne signifie pas pour autant qu'elle s'y établira. En effet, une espèce introduite doit être en mesure de s'adapter aux conditions de son nouveau milieu pour y parvenir. Dans les faits, seule une faible proportion des espèces introduites se naturalisent, c'est-à-dire qu'elles arrivent à se reproduire et à former une ou plusieurs populations pérennes et autonomes (Williamson et Fitters, 1996; Caley et al., 2008; Lavoie et al., 2016). Ceci s'explique par le fait que les espèces sont confrontées à des barrières environnementales et reproductives qui limitent leur succès de naturalisation (Richardson et al., 2000).

Une fois naturalisée, une espèce n'est pas systématiquement considérée comme envahissante. Pour qu'elle soit qualifiée ainsi, elle doit produire une descendance généralement abondante et avoir un potentiel de dispersion sur de grandes distances (Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2004; Richardson et al., 2011). L'invasion survient donc lorsqu'une espèce commence à s'étendre bien au-delà de son site d'introduction initial. Cette phase d'expansion géographique est suivie d'une phase d'explosion démographique où elle prolifère et devient de plus en plus abondante. La phase de consolidation survient lorsque l'espèce se disperse progressivement dans les derniers habitats disponibles.

1.2 Problématique

Parmi la vaste littérature traitant de l'invasion biologique, peu d'auteurs se sont concentrés sur les étapes subséquentes à la phase d'invasion proprement dite. En effet, les différents stades du continuum de naturalisation-invasion sont exposés, mais la phase de consolidation semble se perpétuer indéfiniment dans le temps (Williams, 1997; Shigesada et Kawasaki, 1997). Selon nous, deux principaux cas de figure sont possibles suivant la phase d'invasion : i) l'espèce reste dominante et d'abondantes populations persistent dans le temps ou ii) l'espèce est en déclin de façon plus ou moins prononcée, et ce, sur un intervalle de temps plus ou moins long avant que ses populations ne se stabilisent à un niveau donné (Figure 1.1). Évidemment, la phase de rétrogression peut survenir suite à la mise en place de mesures de lutte contre les espèces envahissantes

(*p. ex.* Fleming et al., 2017), mais elle peut également relever de mécanismes de régulation naturels qui impliquent des facteurs dépendants de la densité ou des modifications dans les conditions environnementales. Par exemple, de fortes crues printanières ou un épisode de sécheresse pourraient entraîner un déclin des espèces exotiques envahissantes en rendant inaccessibles certaines ressources nécessaires à leur croissance, telles que l'accès à la lumière, à l'eau et aux nutriments.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer le succès des plantes exotiques envahissantes. L'une d'entre elles est la fluctuation de la disponibilité des ressources (Davis et al., 2000) qui propose qu'une perturbation puisse créer une nouvelle ressource, ou rendre disponible une ressource jusqu'alors inaccessible. Les plantes exotiques pourraient tirer profit de cette situation si aucune plante indigène n'a les adaptations nécessaires pour proliférer dans de telles circonstances, ou si les plantes indigènes qui les avaient ont été éliminées au passage. Ceci ouvrirait ainsi la voie aux espèces exotiques possédant de telles capacités, en autant bien sûr qu'elles soient sur place ou à proximité.

L'une des hypothèses les plus connues pour tenter d'expliquer le succès des plantes exotiques envahissantes demeure néanmoins l'hypothèse du relâchement de la pression exercée par des ennemis spécifiques (*enemy release hypothesis*; Keane et Crawley, 2002). Il existe plusieurs variantes de cette hypothèse (voir Catford et al., 2009), mais elles stipulent toutes de manière générale que si les envahisseurs prolifèrent, c'est parce qu'ils ne sont pas confrontés, dans leur aire d'introduction, aux ennemis (herbivores, pathogènes) qui leur nuisent dans leur aire d'origine. De ce fait, elles pourraient allouer plus de ressources à la croissance et à la reproduction plutôt qu'à la défense, ce qui contribuerait ainsi à la formation d'abondantes populations (Blossey et Nötzold, 1995). Néanmoins, il est possible que cet effet ne soit que temporaire; après une première phase au cours de laquelle les populations prennent beaucoup d'expansion, l'envahisseur subirait de plus en plus de dommages en lien avec l'accumulation de différentes guildes de consommateurs, ou par l'effet des organismes pathogènes qui s'accroîtraient avec le temps.

Dans la littérature, plusieurs études ont trouvé une augmentation de l'herbivorie, ou de la prévalence des dommages causés par les pathogènes, avec le temps de résidence d'une plante introduite (Siemann et al., 2006; Mitchell et al., 2010; Schultheis et al., 2015; Schilthuizen et al., 2016; Stricker et al., 2016). Selon ce principe, la probabilité de rencontrer des ennemis augmente avec l'élargissement de l'aire de répartition et la densification des populations au cours du processus d'invasion (Schultheis et al., 2015). Néanmoins, ce lien n'est pas systématiquement observé (Carpenter et Cappuccino, 2005; Day et al., 2015). Les plantes exotiques peuvent également constituer une nouvelle ressource alimentaire pour l'entomofaune indigène qui, au fil du temps, peut développer la capacité de la localiser et de l'exploiter (Vellend et al., 2007). La conséquence ultime de ce processus serait le déclin de l'envahisseur, un phénomène de plus en plus rapporté, quoiqu'on en ignore toujours la cause exacte (Simberloff et Gibbons, 2004).

Il est difficile d'étudier la plausibilité des causes à l'origine du déclin des espèces exotiques envahissantes (*p. ex.* la compétition avec d'autres espèces envahissantes, l'épuisement des ressources et l'adaptation des insectes indigènes) compte tenu du manque de données quantitatives documentant les populations d'espèces envahissantes et leur système d'accueil au fil du temps (Simberloff et Gibbons, 2004). En effet, dans bien des cas, ces données sont fragmentaires, voire inexistantes. Le potentiel des spécimens d'herbier est énorme pour détecter des tendances spatio-temporelles d'herbivorie bien qu'il demeure encore peu exploité (Morrow et Fox, 1989; Abbott et al., 1999; Zangerl et Berenbaum, 2005; Lees et al., 2011; Schilthuizen et al., 2016). L'utilisation des spécimens d'herbier est toutefois compliquée par les biais associés à la récolte – jamais aléatoire ni systématique – amplifiés par le fait que les botanistes n'ont pas tendance à sélectionner les spécimens très endommagés par les insectes (Meyer et al., 2016; Meineke et al., 2018; Daru et al., 2018). Ces biais peuvent néanmoins être en partie atténués en sélectionnant des espèces qui ont été récoltées de façon intensive depuis leur introduction dans l'ensemble de leur aire de répartition et qui sont sujettes à l'attaque par les insectes, ce qui est le cas de la salicaire pourpre (Stuckey, 1980; Diehl et al., 1997; David et al., 2016; Lehndal et al., 2016).

1.3 Cadre conceptuel

La salicaire pourpre (*Lythrum salicaria* L.) est une plante herbacée vivace qui est surtout présente dans les milieux humides, comme les rivages, les marais et les fossés. Cependant, on la retrouve également dans des milieux plus secs comme les bords de routes et de chemins de fer. Un individu peut généralement produire de 30 à 50 tiges pouvant atteindre 2 m de hauteur (Malecki et al., 1993). Ces tiges sont issues de réserves souterraines qui lui permettent de croître rapidement au printemps. En plus de cette reproduction végétative, de longues inflorescences de coloration rose à pourpre permettent une reproduction sexuée. De ce fait, cette espèce a une forte propension à coloniser différents milieux une fois qu'elle y est introduite.

1.3.1 La salicaire en Amérique du Nord

Originnaire d'Eurasie, la salicaire a été introduite en Amérique du Nord dès le début du 19^e siècle. L'une des voies d'entrées de la salicaire sur le continent est l'importation de semences à des fins ornementales. L'espèce a pu être introduite dès 1829 puisqu'elle était disponible dans les catalogues de semenciers de cette époque (Mack, 1991; Delisle et al., 2003; Lavoie, 2010). De plus, l'importation de marchandise a probablement entraîné des introductions accidentelles, notamment par la présence de semences dans les eaux de ballasts des navires européens ou dans la laine de mouton destinée à la confection de vêtements (Thompson et al., 1987).

L'historique de dispersion de la salicaire en Amérique du Nord a été reconstruit par Stuckey en 1980. Ce dernier a rassemblé la documentation provenant de la littérature et des spécimens d'herbier et il a cartographié l'expansion de la salicaire depuis sa distribution initiale connue (Figure 1.2). Au 19^e siècle, la salicaire était principalement observée le long de la côte est des États-Unis. Elle s'est ensuite répandue vers l'intérieur du continent avec la construction des voies ferrées, des routes, des voies maritimes et des réseaux de drainage (Stuckey, 1980; Delisle et al., 2003), atteignant la vallée du fleuve St-Laurent, la région des Grands Lacs et la vallée de l'Hudson avant 1940

(Stuckey, 1980). Dès 1980, la salicaire était répertoriée un peu partout sur le continent nord-américain, mais les densités étaient particulièrement importantes dans le nord-est des États-Unis et la section adjacente du Canada (Stuckey, 1980).



Figure 1.2 Distribution connue de *Lythrum salicaria* en Amérique du Nord.
Les cercles indiquent les mentions : a) avant 1900, b) avant 1940 et c) avant 1980 (d'après Stuckey, 1980).

1.3.2 La salicaire au Québec

Au Québec, l'historique d'invasion de la salicaire à partir des spécimens d'herbier a été reconstruit de façon exhaustive par Delisle et ses collaborateurs (2003) qui ont utilisé une courbe de proportion des espèces exotiques par rapport aux espèces indigènes (Figure 1.3a) pour tenir compte des biais liés à la variabilité dans l'effort d'échantillonnage. La méthode utilisée a permis de distinguer deux périodes d'invasion, soit de 1890 à 1905 et de 1923 à 1946 respectivement (Figure 1.3b). L'expansion de la salicaire s'est effectuée principalement le long du fleuve St-Laurent et, selon la distribution initiale connue (Figure 1.3c), Québec et Montréal pourraient être les deux foyers d'introduction principaux à partir desquels la salicaire se serait dispersée. Les introductions à des fins ornementales auraient d'ailleurs accentué ce processus (Thompson et al., 1987). La distribution spatiale de la salicaire ne s'est pas vraiment étendue après 1950 (Delisle et al., 2003).

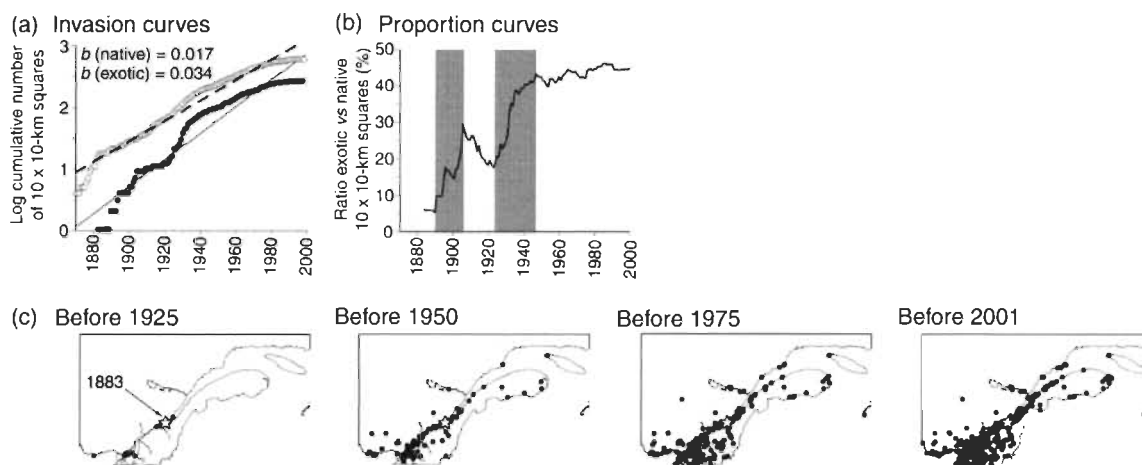


Figure 1.3 Processus d'invasion de *Lythrum salicaria* au Québec.

a) courbe d'invasion de la salicaire (ligne pleine et cercles pleins) comparée à la courbe d'invasion de cinq espèces indigènes (ligne pointillée et cercles ouverts), b) courbe de proportion de la salicaire par rapport à 5 espèces indigènes (les phases d'invasions sont représentées par des zones grises et c) distribution géographique des spécimens d'herbiers récoltés au Québec en fonction du temps (points noirs); l'étoile correspond au plus vieux spécimen d'herbier (d'après Delisle et al., 2003).

1.3.3 La salicaire au lac Saint-Pierre

Situé entre Sorel-Tracy et Trois-Rivières, se trouve le lac Saint-Pierre où se concentre la plus grande étendue de marais et marécages de tout le fleuve Saint-Laurent (Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec, 2013). L'étude de la salicaire, une plante hydrophyte, y revêt une importance particulière puisque les milieux humides sont considérés parmi les écosystèmes les plus productifs sur Terre (Whittaker et Likens, 1973). Une étude réalisée par Lavoie et ses collaborateurs (2003) a permis de déterminer que même si la salicaire est la plante exotique la plus communément retrouvée dans les milieux humides du fleuve St-Laurent, celle-ci y est dominante dans moins de 10 % des cas. En ce sens, il est possible de se demander si la salicaire n'est pas actuellement dans une phase de régression. Ces observations sont d'ailleurs bien différentes de celles rapportées à l'époque (1944) par Louis-Marie qui décrivait de grandes superficies presque entièrement couvertes de

salicaire dans la Commune de la Baie-du-Febvre, près de Nicolet, en bordure du lac Saint-Pierre (Figure 1.4).



Figure 1.4 Dense population de salicaire (*Lythrum salicaria*).

La photographie a été prise en 1951, juste avant l'application d'herbicides dans la Commune de la Baie-du-Febvre, une plaine inondable du fleuve Saint-Laurent située aux abords du lac Saint-Pierre (Québec) (d'après Doyon, 1953).

1.3.4 Mise en place d'un programme de lutte national

La présence d'abondantes populations de salicaire peut potentiellement représenter une menace pour l'intégrité des communautés indigènes. Néanmoins, malgré le manque de mesures quantitatives documentant les impacts négatifs suspectés sur les communautés de milieux humides nord-américaines (Thompson et al., 1987; Hager et McCoy, 1998; Lavoie, 2010), la salicaire a fait l'objet d'une campagne de lutte nationale à l'aide d'agents de contrôle biologique dès le début des années 1990. D'autres méthodes de lutte conventionnelle avaient préalablement été évaluées pour contrôler la salicaire, mais celles-ci s'étaient avérées tout aussi infructueuses les unes que les autres. Autant l'arrachage, le brûlage, la coupe, la modification des niveaux d'eau et les herbicides se sont avérés inefficaces pour contrôler la salicaire, du moins,

à large échelle, à des coûts raisonnables et, ce, sans compromettre l'intégrité des communautés indigènes (Louis-Marie, 1944; Larson, 1989).

La lutte biologique a été considérée comme une avenue prometteuse pour combattre la salicaire. Son principe repose sur la capacité des insectes à cibler l'espèce exotique parmi les communautés indigènes et d'interférer avec sa croissance (Thompson et al., 1987). Le succès du contrôle par les agents introduits peut être le résultat de la mort du plant suite à l'attaque des insectes, mais il provient plus communément du stress cumulatif d'impacts non létaux qui réduisent la reproduction végétale, l'habileté compétitive et le taux de croissance (Pitcairn, 2011). Cette méthode contribue ainsi à la régulation de la densité des populations de salicaire à un niveau acceptable sans pour autant être toxique pour les espèces non ciblées des milieux humides comme c'est le cas lors de la lutte chimique. Par ailleurs, une fois les agents de lutte biologique introduits, leur action peut perdurer dans le temps, diminuant ainsi le nombre d'applications nécessaires et, par le fait même, les coûts associés à ces traitements. Néanmoins, des procédures attentives visant à s'assurer de l'innocuité des agents de contrôle sélectionnés sur les communautés indigènes sont préalablement indispensables.

Des recherches ont donc été menées afin d'identifier des ennemis naturels s'attaquant à la salicaire. Parmi l'entomofaune indigène du nord-est des États-Unis, une étude a identifié 59 insectes phytophages dont 50 espèces s'attaquent aux feuilles, 3 aux tiges et 6 aux parties reproductives (Hight, 1990). Parmi ceux-ci, *Eudryas unio* Hübner, une chenille de lépidoptère folivore a été retrouvée en grand nombre et il a été suggéré qu'elle puisse faire des dommages considérables. Néanmoins, celle-ci a été écartée des agents potentiels en raison de la présence de parasites qui ont causé un taux de mortalité de 25 % des chenilles. Par contre, une étude préliminaire et des observations du Michigan Department of Natural Resources suggèrent toujours, quelques années plus tard, qu'elle puisse faire partie intégrante des stratégies de contrôle de la salicaire malgré de faibles densités sur les différents sites étudiés (Mal et al., 1992). Aucune autre espèce indigène n'a été retenue comme agent potentiel de lutte biologique.

En Europe, 120 insectes associés à la salicaire ont été identifiés et 14 espèces ont été considérées spécifiques à celle-ci (Batra et al., 1986; Mal., et al., 1992; Malecki et al., 1993). Six insectes ayant un fort potentiel ont par la suite fait l'objet d'une étude plus approfondie. Parmi ceux-ci, deux coléoptères s'attaquant spécifiquement aux feuilles de la salicaire, *Neogalerucella californiensis* L. (Figure 1.5) et *Neogalerucella pusilla* Duftschmid, ont été communément relâchés en Amérique du Nord dès 1992 afin de contrôler l'expansion de la salicaire (Hight et al., 1995).



Figure 1.5 Agent de lutte biologique relâché pour contrôler la salicaire. *Neogalerucella californiensis* s'alimentant sur les feuilles de la plante. L'adulte effectue des dommages foliaires de type perforation. On note la présence de deux masses d'œufs recouvertes de fèces à droite de l'insecte.

Plusieurs lâchers ont été effectués aux États-Unis, notamment en Oregon, Washington, Idaho, Montana, Dakota du Sud, Minnesota, Virginie, Maryland, Pennsylvanie et New York (Hight et al., 1995). Au Canada, des lâchers ont été effectués dans les dix provinces canadiennes à l'exception de la province Terre-Neuve-et-Labrador située au nord du Québec (Lindgren et al., 2001). En ce qui a trait à la province de Québec, les deux coléoptères, ont été introduits de 1996 à 1998 dans quatre secteurs différents à savoir la Réserve nationale de faune du lac Saint-François, le Centre d'essai et d'expérimentation de la défense nationale près de Nicolet, les terres de la Commission de la capitale nationale près du pont Champlain à Hull et la Réserve nationale de faune du cap Tourmente (Figure 1.6) (Templeton, 1999). Au total, sur ces

trois années, 12 400 individus de *Neogalerucella* spp. ont été relâchés (Templeton, 1999; Lindgren et al., 2001) (Tableau 1.1).

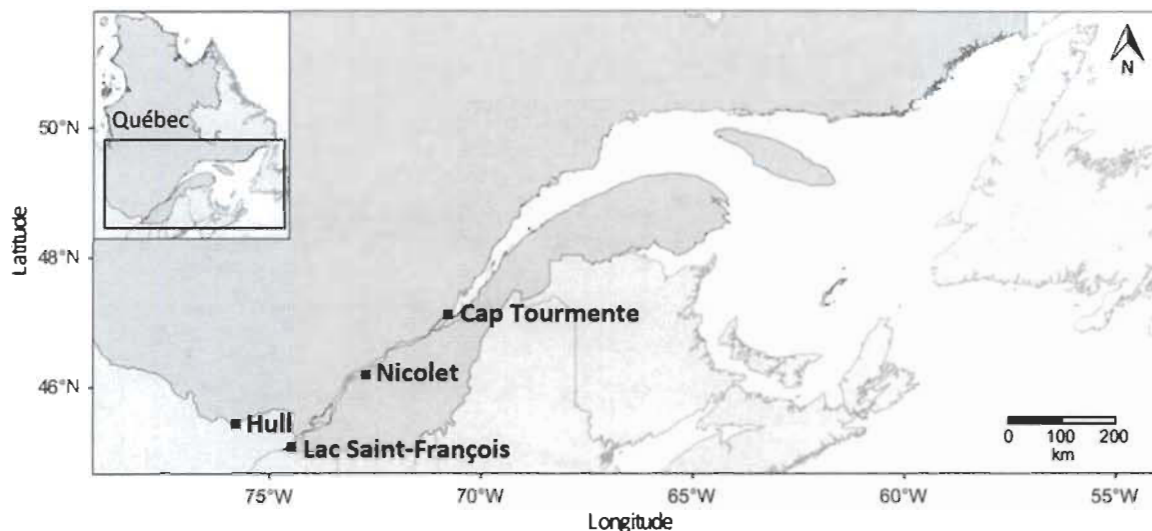


Figure 1.6 Localisation des secteurs où des tentatives de lutte biologique contre la salicaire (*Lythrum salicaria*) ont été réalisées au Québec.
Les lâchers de *Neogalerucella* spp. ont eu lieu de 1996 à 1998.

Au printemps 1997, aucun individu parmi les 2400 individus relâchés l'année précédente n'a été décelé dans les quatre secteurs à l'étude (Templeton, 1999). Des recherches ont été effectuées jusqu'à la ligne des eaux lorsque celle-ci était située dans les 200 m adjacents au site de lâcher, mais aucun signe laissant présager l'établissement de ces insectes n'a été détecté (Templeton, 1999). De ce fait, un total de 8000 individus ont été introduits dans les quatre secteurs en 1997 (Templeton, 1999; Lindgren et al., 2001). Au printemps suivant, des individus ont été retrouvés dans les quatre secteurs, à l'exception de Nicolet où aucune trace de *Neogalerucella* sp. n'a été décelée (Templeton, 1999). Le succès d'établissement était différent selon les secteurs; la densité était de 50 individus/min/m² dans la région de Hull alors qu'elle était plutôt de l'ordre de 6-7 individus/min/m² dans les deux autres secteurs (Templeton, 1999). Considérant l'échec d'établissement dans le secteur de Nicolet, 2000 individus ont été relâchés seulement dans les 3 autres secteurs en 1998 (Templeton, 1999; Lindgren et al., 2001). Aucune donnée sur les populations de *Neogalerucella* spp. n'est disponible depuis ces lâchers.

Tableau 1.1

Nombre d'individus du genre *Neogalerucella* introduits
pour lutter contre la salicaire au Québec

Année	<i>Neogalerucella californiensis</i> L.	<i>Neogalerucella pusilla</i> Duftschmid	<i>Neogalerucella</i> spp.
1996	1200 ^{A (1,2)}	1200 ^{A (3,4)}	
1997			8000 ^{A,L (1,2,3,4)}
1998			2000 ^{L (2,3,4)}

Note : Le stade de développement des insectes relâchés (A : adulte, L : larve) ainsi que les secteurs de lâchers sont indiqués en exposant (modifié d'après Lindgren et al., 2001).

1 : Centre d'essai et d'expérimentation de la défense nationale près de Nicolet

2 : Réserve nationale de faune du lac St-François

3 : Terres de la Commission de la capitale nationale près du pont Champlain à Hull

4 : Réserve nationale de faune du cap Tourmente

Il existe une vaste littérature traitant de la salicaire et de ses agents de lutte biologique (p. ex. Malecki et al., 1993; Blossey et Schat, 1997). Plusieurs études nord-américaines ont évalué le succès des insectes phytophages relâchés dans la lutte contre la salicaire (p. ex. Dech et Nosko, 2002; Grevstad, 2006; McAvoy et al., 2016). Néanmoins, il n'y a actuellement aucun portrait de la pression d'herbivorie exercée par les insectes sur la salicaire au Québec depuis l'évaluation du succès d'établissement des insectes relâchés dans le cadre du programme de lutte contre la salicaire (Templeton, 1999). Par ailleurs, peu d'études à long terme ont été réalisées en Amérique du Nord pour considérer la dynamique temporelle des populations et aucune d'entre elles n'a quantifié la pression d'herbivorie qui prévalait longtemps avant l'introduction des agents de lutte biologique.

La salicaire est particulièrement intéressante pour étudier la pression d'herbivorie exercée par les insectes dans une perspective temporelle détaillée puisqu'elle est consommée par des insectes indigènes, en Europe comme en Amérique du Nord (Batra et al., 1986; Hight, 1990; Anderson, 1995; Diehl et al., 1997), bien que sur ce dernier continent, la pression d'herbivorie exercée par les insectes n'est pas présumée élevée (Batra et al. 1986, Hight 1990, Anderson 1995, Diehl et al. 1997). De plus, le fait

qu'on ait volontairement introduit des insectes susceptibles de causer des dommages significatifs et qu'on connaisse avec exactitude les années et lieux d'introduction donne des repères précis pour évaluer l'effet d'un herbivore au fil du temps.

1.4 Objectif

L'objectif principal de ce travail est de vérifier s'il est possible, à l'aide de spécimens d'herbier, de reconstituer des tendances d'herbivorie chez une plante envahissante, en l'occurrence la salicaire. Cette étude se concentre sur les spécimens récoltés au Québec pour quatre raisons : 1) la province figure parmi les plus anciens endroits envahis en Amérique du Nord et des infestations massives ont été recensées dès les années 1940, 2) les spécimens d'herbiers pour cette espèce sont nombreux au Québec et facilement accessibles, 3) on connaît bien les sites (Figure 1.6) et les années (1996-1998) où des tentatives de lutte biologique ont été effectuées dans la province et 4) il existe plusieurs indices à l'effet que la plante serait localement en déclin (Templeton, 1999; Delisle et al., 2003; Lavoie et al., 2003; Lavoie, 2010). L'hypothèse testée est une absence de dommages associés aux insectes dans les premières phases de l'invasion, suivie d'une augmentation de la fréquence et de l'intensité de ces dommages au fil du temps, en particulier suite aux lâchers d'insectes effectués dans le cadre du programme de lutte biologique des années 1990.

1.5 Méthode d'évaluation des dommages

Dans la littérature, différents types de dommages au limbe sont attribuables aux insectes phyllophages, à savoir la perforation, le broutement à la marge, l'alimentation en surface et la squelettisation (Labandeira et al., 2007). Les trois premiers types de dommages seront distingués dans la présente étude, car ils ont été les seuls observés sur les spécimens d'herbier de salicaire. Le dommage de type perforation (Chapitre II, Fig. 2a) sera considéré comme un trou de forme et de dimension variables qui traverse complètement le limbe. Le dommage de type marge (Chapitre II, Fig. 2b) sera identifié

par une marge incomplète du limbe liée à l'activité alimentaire des insectes et non à une mauvaise préservation du spécimen. L'alimentation en surface du limbe, ci-après nommée dommage de type membrane (Chapitre II, Fig. 2c), sera caractérisée par la présence d'une fine membrane non consommée par l'insecte qui laisse pénétrer la lumière.

CHAPITRE II

BOOKKEEPING OF INSECT HERBIVORY TRENDS IN HERBARIUM SPECIMENS OF PURPLE LOOSESTRIFE (*LYTHRUM SALICARIA*)

Manuscrit publié dans la revue Philosophical Transaction of the Royal Society B.

Caroline Beaulieu¹, Claude Lavoie², Raphaël Proulx^{1*}

¹Département des Sciences de l'environnement; Chaire de Recherche du Canada en Intégrité Écologique, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351 Boul. des Forges, CP 500, Trois-Rivières (Qc), Canada G9A 5H7

²École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional, Université Laval, 2325 allée des Bibliothèques, Québec (Qc), Canada G1V 0A6

*Corresponding author: raphael.proulx@uqtr.ca

Keywords: biocontrol, enemy release hypothesis, Lythraceae, *Neogalerucella*, voucher specimens

Abstract

The potential use of herbarium specimens to detect herbivory trends is enormous but largely untapped. The objective of this study was to reconstruct the long-term herbivory pressure on the Eurasian invasive plant, purple loosestrife (*Lythrum salicaria*), by evaluating leaf damage over 1323 specimens from southern Québec (Canada). The hypothesis tested is that the prevalence of herbivory damage on purple loosestrife is low during the invasion phase and increases throughout the saturation phase. Historical trends suggest a gradual increase in hole feeding and margin feeding damage from 1883 to around 1940, followed by a period of relative stability. The percentage of specimens with window feeding damage did not begin to increase until the end of the twentieth century, from 3% (2-6%) in 1990 to 45% (14-81%) in 2015. Temporal changes in the frequency of window feeding damage support the hypothesis of an increasing herbivory pressure by recently introduced insects. This study shows that leaf damage made by insects introduced for the biocontrol of purple loosestrife, such as coleopterans of the *Neogalerucella* genus, can be assessed from voucher specimens. Herbaria are a rich source in information that can be used to answer questions related to plant-insect interactions in the context of biological invasions and biodiversity changes.

Introduction

The ecological and economic concerns raised by biological invasions have spurred research aimed at understanding the mechanisms underlying the success of exotic invasive plants. Several hypotheses have been advanced in this regard, one of the best-known being the Enemy Release Hypothesis [1]. Although there are several variants of this hypothesis (see [2]), they all generally state that if invaders proliferate in their introduced range it is because they are not confronted to enemies (herbivores, pathogens) from their native range. Nevertheless, this absence of enemies may only be temporary. Following an initial invasion phase during which the population of the introduced plant expands, the invader may suffer increasing damage from various native or exotic consumer guilds, or from a pathogen pressure that builds up over time.

Several studies have found that herbivory, or the prevalence of enemy-induced damage, increases with residence time of the introduced plant [3-7]. According to this principle, the probability of encountering enemies increases as the plant distribution range expands and the population densifies during the invasion process [5]. Nevertheless, this trend is not systematically observed [8,9]. Exotic plants also represent a new food source for the native entomofauna, which may develop the ability to locate and exploit it [10]. The impact on plant's fitness varies not only as a function of the type of damage [11], but also according to the time of the year when it occurs [12]. Moreover, damage frequency is influenced by insect density, which varies across time and space [13]. The ultimate consequence of this process is the decline of the plant invader, a phenomenon increasingly reported in the literature [14], though the exact causes are still unknown.

Purple loosestrife (Lythraceae: *Lythrum salicaria* L.) is an invasive exotic plant native to Eurasia that was introduced to North America in the early nineteenth century, probably for ornamental purposes [15,16], or accidentally in the ballast of ships sailing between continents [17]. In the early stages of the invasion, purple loosestrife was mainly observed along the eastern coast of the USA, but then spread towards the interior of the continent following corridors such as railways, roads or waterways [16,17]. In 1980, purple loosestrife was found throughout the North American continent south of the boreal forest, with particularly high densities in the northeastern United States, southern Ontario and Quebec, Canada [17]. Owing to its rapid expansion and its increasing presence in wetlands, purple loosestrife is perceived as a serious threat to the integrity of marsh ecosystems [18].

Despite the lack of quantitative data documenting the suspected negative impacts on the flora and fauna of North American wetlands [19,20], purple loosestrife has been and still is the target of a multinational (Canada, USA) biological control campaign, which began in the early 1990s. During this campaign, two leaf beetles, *Neogalerucella californiensis* L. and *Neogalerucella pusilla* Duftschmid (Chrysomelidae), were released by the millions to control purple loosestrife because of their host-specificity, their broad geographical distribution in Europe and their reported effect on the growth and vigor of purple loosestrife [21]. Biological control was justified by the absence of natural

enemies able to cause significant damage to the plant [21,22]. These biocontrol agents were first introduced in eight American states and one Canadian province, before being released in over 30 states and nine provinces [23-25]. Several North American studies have evaluated the impact of released leaf beetles on purple loosestrife (e.g. [26-29]). Yet, few of the above were long-term studies that considered temporal dynamics at the population level and none have quantified the herbivory pressure that prevailed long before the introduction of insects.

Since its introduction, purple loosestrife has been the subject of a large sampling effort of herbarium specimens throughout its distribution. The potential use of herbarium specimens to detect spatio-temporal trends in herbivory is enormous but untapped [6,30-34]. For example, they allowed the detection of geographical differences in herbivory pressure [30], or the study of the historical spread of insect pests [31]. However, studies are complicated by biases associated with collecting, which is never random nor systematic, and amplified by the fact that botanists do not usually sample specimens highly damaged by insects [35,36]. On the other hand, the fact that insects likely to cause significant damage were intentionally introduced, and that the introduction years and locations are accurately known, provide precise benchmarks for assessing the long-term effects of herbivores on purple loosestrife with herbarium specimens.

The main objective of this study was to determine whether, using herbarium specimens, we could reconstruct herbivory trends in an invasive plant, namely purple loosestrife. This study focused on specimens collected in Quebec for four reasons: (i) the province is among the oldest invaded areas in North America, and massive invasions were recorded as early as the 1940s, (ii) herbarium specimens for this species are numerous in Quebec and easily accessible, (iii) the sites and years (1996-1998) where biological control was attempted in the province are well known, and (iv) there are indications that the plant is locally declining [16,20,37,38]. The hypothesis that was tested was that insect damage was absent or rare in the early stages of the invasion, followed by an increase in the frequency and intensity of damage over time, particularly following the releases of insects under the biocontrol program of the 1990s.

Material and methods

Phyllophagous insects associated with purple loosestrife in Quebec

We reviewed the studies that inventoried insects associated with purple loosestrife in North America [22,39,40] to identify guilds of phyllophagous (leaf eating) insects potentially responsible for damage to this plant. Given that these studies were conducted in the USA and Manitoba, the presence of these insects in Quebec was verified using the species list of the Quebec Insect Collection [41-43]. A beetle species (*Cyrtopistomus castaneus* Roelofs), though absent from this list, was included due to a Quebec mention recorded by Douglas et al. [44]. Species names were harmonized between studies using the Integrated Taxonomic Information System [45]. We searched the literature to document the types of damage associated with each of the phyllophagous insects reported to feed on purple loosestrife. However, we did not consider insects of the Hemiptera order, as these are piercing-sucking insects that cause leaf distortion or rolling, stippling and necrotic spots [46], which are rarely encountered on herbarium specimens.

Data collection

To detect evidence of herbivory in the province of Quebec, 1323 purple loosestrife specimens from four Quebec herbaria (MT: Université de Montréal Herbarium; QFA: Université Laval Herbarium; QUE: Québec Herbarium; UQTR: Université du Québec à Trois-Rivières Herbarium) and two federal herbaria (CAN: Canadian Museum of Nature Herbarium; DAO: Agriculture and Agri-Food Canada Herbarium) were examined (figure 1). The collection date of the specimens was noted, and the geographical coordinates were obtained by referring to a list of official Quebec place names [47]. We favoured the latter approach to avoid introducing uncertainties related to the positioning, transcription or conversion of geographical coordinates. Specimens without a collection year were excluded from the analysis. Those for which the year was not specified, but where information regarding the collection period was available

(for example, around 1900), were included in the analysis. Where a time interval was indicated, the mid-point of the interval was considered the collection year.

Damage evaluation

In the literature, different types of leaf blade damage are attributed to phyllophagous insects, namely hole feeding, margin feeding, surface feeding and skeletonization [48]. The first three types of damage (figure 2) were distinguished in this study, as they were the only ones observed on herbarium specimens. Hole feeding damage was considered a hole of variable shape and size completely piercing the blade. Margin feeding damage was identified by an incomplete blade margin resulting from insect feeding rather than poor specimen preservation. Surface feeding, henceforth called window feeding damage, was characterized by a thin residual membrane not consumed by the insect. For each specimen and type of damage, the number of affected leaves was noted. Only leaves positioned outside of the inflorescence and thus easy to distinguish from the bracts were considered.

Estimation of leaf area

As the number of leaves damaged by insect feeding activity is dependent of plant size, the leaf area of each specimen was estimated. This area was used in the statistical models to account for the effect of plant size on the number of damaged leaves. This was accomplished using photographs of the mounted herbarium specimens taken with an EOS Digital Rebel T5i camera (Canon Inc., Tokyo, Japan) equipped with a lens (EF-S 18-135 mm f/3.5-5.6 IS STM). A 0.5 cm grid was overlain on each photograph using the image editing program GIMP, v. 2.8.16 [49]. The number of 0.25 cm² squares more than half covered by leaves was counted; leaf area was estimated from this number.

Historical reconstruction of herbivory pressure

Generalized additive models (GAMs) were used to estimate changes in herbivory pressure over time from the introduction of the species in Quebec. GAMs are used to

describe a temporal demographic response without imposing a predetermined parametric shape [50]. The GAMs were adjusted using the library *mgcv* [51], where the degree of smoothness of the function was determined using a generalized cross-validation method [52]. As a first step, the probability of observing damaged specimens was modelled from the presence–absence data of damage types observed on specimens. For each type of damage, the probability of observing a damaged specimen (presence or absence of a type of damage) was estimated in relation to the collection year, with the leaf area as a covariate. This was accomplished using a logistic regression model with a smooth term for the collection year and a linear term for the leaf area. The GAM relationships were visualized using partial residual plots (*visreg* R package; [53]), where an inverse logistic transformation was applied to the regression estimates and confidence intervals. The confidence interval corresponded to +2 s.e. around the regression estimate. In a second step, only the damaged specimens were considered to determine if the number of damaged leaves increased over time. A regression model (negative binomial distribution) was used, again with a smooth term for the collection year and a linear term for the leaf area of the specimens.

To detect a possible violation of model independence, GAM residuals were visualized as a function of their spatial coordinates [54]. Geary's C was then calculated to evaluate spatial autocorrelation of model residuals [55]. This was accomplished by generating a spatial weight matrix using the geographical coordinates of the specimens with the library *spdep* [56]. Temporal autocorrelation was also evaluated using correlograms. Statistical analyses were performed using R software, v. 3.3.3 [57].

Evaluation of contemporary herbivory pressure

To estimate herbivory pressure without collection bias, and to have a more current picture of the invasion, 150 purple loosestrife specimens were collected in the wetlands of Lake Saint-Pierre (figure 1), a widening of the St. Lawrence River, which has the greatest concentration of freshwater marshes and swamps (16 762 ha) of the province of Quebec [38]. This area was selected because it represents the largest (1375 ha) and

oldest (since at least the 1930s) documented purple loosestrife invasion in North America. Evidence suggests that this population has been declining since at least the early 2000s [20,38], possibly due to increased herbivory pressure. Moreover, biocontrol agents (*Neogalerucella californiensis* and *N. pusilla*) were introduced to Lake Saint-Pierre from 1996 to 1998 [37]. Exploratory fieldwork in 2015 revealed that the beetles were present, and that some purple loosestrife plants were severely damaged. A total of 150 purple loosestrife specimens were collected from 8 to 10 August 2016 in five sectors on the north shore of the lake. This shore is the most accessible and the least disturbed by agricultural activities. The sectors were: (i) Maskinongé (468110 2900 N; 738000 0700 E), (ii) Louiseville (468130 0700 N; 728550 1200 E), (iii) Porte de la Mauricie (468150 0200 N; 728510 4900 E), (iv) Yamachiche (468150 4200 N; 728480 4700 E) and (v) Pointe-du-Lac (468170 2600 N; 728430 5400 E). In each sector, 30 geographical coordinates were randomly drawn from a 1-m spaced grid, and the purple loosestrife specimen closest to each coordinate set was located in the field with a geographical positioning system and then sampled. Specimens were harvested near the end of the summer to detect insect damage incurred over the purple loosestrife growing season. Specimens were pressed and dried. Damage was evaluated using the method previously described for herbarium specimens. The proportion of damaged specimens, as well as the average number of damaged leaves were calculated for each type of damage.

Results

Phyllophagous insects associated with purple loosestrife in Quebec

Most of the phyllophagous insects found on purple loosestrife in the United States and in Manitoba are also present in Quebec. A total of 36 phyllophagous insects could damage leaf blades and consequently leave hole, margin or window feeding damage on purple loosestrife herbarium specimens (table 1; electronic supplementary material, table S1). Among these insects, 18 taxa belong to the order of Coleoptera and 16 to the order of Lepidoptera. The two other taxa belong to the orders of Hymenoptera and Orthoptera.

Apart from the biological control agents, the majority of these insects are generalists and only occasionally feed on purple loosestrife. About 10 taxa seem to use more frequently purple loosestrife as they are more abundant on this plant than the other insects.

It was not possible to find references specifying the types of leaf damage associated with certain insects. In fact, information on the feeding activities of many generalist insects which are not considered pests or nuisances is fragmentary. In addition, some insects cause more than one type of damage depending on their developmental stage. Within our list of phyllophagous insects feeding on purple loosestrife, Coleopterans mainly cause hole feeding damage (65% of the Coleopteran taxa in our list), whereas Lepidopterans, which often cause more than one type of damage, are more likely to yield margin or window feeding damage (64% of the Lepidopteran taxa in our list).

Historical reconstruction of herbivory pressure

The spatial distribution of purple loosestrife herbarium specimens collected in Quebec covered the entire St. Lawrence River corridor, from Lake Saint-François in the south to the Magdalen Islands in eastern Quebec (figure 1). The number of specimens collected varied strongly over the years (figure 3a). Although purple loosestrife has been sampled for more than 125 years, relatively few specimens were collected from the presumed naturalization year, i.e. 1865 at the latest [66] until 1930, then from 1990 until 2017. The sampling effort was higher during two periods, i.e. from 1930 to 1940 and from 1960 to 1985, which corresponds to numerous floristic surveys undertaken in the province [16,67].

Half (50%) of the herbarium specimens were damaged by insects. Many specimens (20%) had more than one type of damage. Hole (41%) and margin (26%) feeding damage were the most frequent damage types, while window feeding damage (5%) was more rarely observed. On average, a herbarium specimen with evidence of leaf damage had three to five damaged leaves per damage type.

No spatial pattern was detected in the distribution of specimens damaged by phyllophagous insects. No spatial or temporal autocorrelation was detected in the residuals of the statistical models. The Geary's C indices were all close to 1 (hole: 0.969; margin: 0.953; window: 0.976), indicating the absence of a spatial structure in the residuals.

Historical reconstructions of herbivory pressure exerted by insects showed a trend towards increased probability of encountering damaged specimens over time (figure 3b-d). For the two most common types of feeding damage (hole and margin), an increased probability of encountering damaged specimens was observed between 1883 and 1930, reaching a plateau of around 30% affected specimens. The percentage of specimens with window feeding damage followed a different temporal trend: the increased probability of grazed membranes did not begin until the end of the twentieth century, and increased from 3% (2-6%) in 1990 to 45% (14-81%) in 2015 (figure 3d). Finally, although a general trend towards an increased number of grazed specimens was observed over time, the number of affected leaves per specimen increased only slightly for each type of damage (electronic supplementary material, figure S1).

Contemporary damage evaluation

The percentage of damaged purple loosestrife specimens in 2016 on the north shore of Lake Saint-Pierre was much higher than that determined from the herbarium specimens. In fact, 97% of the collected plants had hole feeding damage, 91% had margin feeding damage and 51% had window feeding damage. The percentage of specimens with perforation and margin feeding damage varied between sectors, but was always high (75–100% of specimens damaged). Differences were observed between the sectors for window feeding damage: the percentage of affected plants ranged from 17 to 93% (Yamachiche: 17%; Maskinongé: 37%; Pointe-du-Lac: 40%; Louiseville: 70%; Porte de la Mauricie: 93%). Moreover, when a plant was damaged, the average number of damaged leaves was higher than in the herbarium collections. On average, per specimen,

32 leaves had hole feeding damage, 21 had margin feeding damage and 17 had window feeding damage. None of the collected specimens was intact, though damage was sometimes minimal.

Discussion

Herbivory pressure inferred from herbarium specimens suggests a gradual increase of insect damage on purple loosestrife between 1883 and 1930, and in particular an increase in hole feeding and margin feeding damage from 1883 to around 1940. We can draw a parallel between this reconstruction and the periods of purple loosestrife range expansion in Quebec. There were two expansion phases, the first between 1890 and 1905, the second, more important, between 1923 and 1946 [16]. Herbivory pressure is not necessarily influenced by range expansion. However, we hypothesize that during these periods the density of purple loosestrife plants also strongly increased in the oldest infestation epicenters, i.e. along the St. Lawrence River. Historical documents attest to this for Lake Saint-Pierre as early as the 1930s [20]. On the other hand, as the confidence intervals around the damage frequency estimates are particularly wide at the beginning of the time series, we cannot completely rule out that purple loosestrife was grazed by native phyllophagous insects as soon as it was introduced, and that there has been no increase of herbivory pressure until very recently. The stabilization of damage levels around 1940, which lasted until the end of the twentieth century, could be due to a lack of specificity of native insects that feed on purple loosestrife in Quebec.

The low number of grazed leaves on herbarium specimens contrasts sharply with observations at Lake Saint-Pierre in 2016. A plausible explanation is collection bias by botanists, who select visually intact plants. While it may have been possible to select intact plants in the twentieth century without much effort, this would have been difficult in 2016 at Lake Saint-Pierre as the purple loosestrife plants were frequently and heavily grazed. Unfortunately, there is no direct historical data of herbivory pressure exerted by insects on purple loosestrife in Quebec. It is not possible to calibrate field damage intensity as a function of what is observed on herbarium specimens. The percentage of

damaged herbarium specimens is ultimately no more than the lower limit of the true prevalence in a region [30,32,34]. Said otherwise, the proportion of damaged specimens found in herbaria is a lower-bound estimate, assuming no collection bias.

Our data nevertheless allow us to obtain an estimate of the collection bias. The probability of selecting a damaged plant from a population of purple loosestrife (P) is:

$$P = \frac{o}{1 - b'}$$

Where o is the probability of finding damaged specimens in herbaria and b the probability that a collector will avoid selecting a damaged plant. By isolating the variable b , we obtain an estimation of collection bias. The prevalence of hole feeding damage on loosestrife specimens in herbaria has remained relatively stable, around 40%, since the 1940s in Quebec (figure 3b). However, the per cent of purple loosestrife specimens presenting hole feeding damage in Lake Saint-Pierre in 2016 was never less than 75% in the five sampled sectors. By isolating b in the above equation ($p = 0.75$ and $o = 0.40$), we obtain a collection bias of 47%. The collection bias may be interpreted as the percentage of botanists who systematically avoid collecting damaged specimens.

The above estimation of collection bias is based on two unverified but plausible assumptions: (i) the probability of encountering a specimen with hole feeding damage in the natural populations of Lake Saint-Pierre in 2016 is representative of all of southern Quebec, and (ii) collection bias by botanists has remained constant since the 1940s. Nonetheless, this exercise illustrates the potential importance of collection bias and the difficulties that may arise from it. For example, if the frequency of grazed herbarium specimens is 40% ($o = 0.40$) and the harvest bias is 50% (one in two collectors systematically avoid damaged specimens; $p = 0.50$), then the prevalence of herbivory in natural populations is 80%. To detect a 15% increase in damage prevalence in the above population (from 80 to 95%), a 7% increase in damaged herbarium specimens is required (the percentage of damaged specimens will increase from 40 to 47%). Thus, the high percentage of hole feeding damage in herbarium specimens since 1940 could,

in theory, mask a contemporary increase in herbivory pressure. At high level of herbivory pressure, the collection bias suggests that the percentage of specimens presenting hole feeding damage in the wild must increase by 15% to yield a small relative increase of 7% in herbarium specimens. This could be the case for hole feeding damage caused by newly introduced insects such as *Popillia japonica* Newman (Scarabaeidae) and species of the genus *Neogalerucella* (table 1).

The increased window feeding leaf damage observed in the twenty-first century herbarium specimens supports the hypothesis that insects introduced for biological control increase herbivory pressure. This recent increase in herbivory pressure is likely due to insects released during the biological control program for purple loosestrife (*Neogalerucella californiensis* and *N. pusilla*), because the increase was observed soon after the insects were released in Quebec between 1996 and 1998. Moreover, the impacts of these insects are never immediate, and a time lag of at least 5 years is often observed [29]; this is also what the specimens suggest. In addition, *Neogalerucella* larvae do indeed cause this type of damage, which is characteristic of the species [61]. In 2012, two herbarium specimens collected 26-36 km from the beetle release sites had *Neogalerucella* eggs in addition to window feeding damage. Given that window feeding damage is distinct from other types of leaf damage [48], and that the prevalence changed little over more than 100 years, the contemporary increase is likely related to the introduction of exotic beetles.

Other insects frequently found on purple loosestrife plants can also cause window feeding damage. Among these is *Galerucella nymphaeae* L. (Chrysomelidae), a native beetle related to the biocontrol agents used to fight purple loosestrife. This insect mainly feeds on aquatic plants such as *Nuphar* Sm. (Nymphaeaceae) and *Polygonum* L. (Polygonaceae), but occasionally uses members of the Lythraceae family to which purple loosestrife belongs [68]. Flea beetles (*Altica* sp. (Geoffroy) and *Crepidodera nana* (Say)), two Coleoptera, can also cause window feeding damage to purple loosestrife by leaving the epidermal layer intact during feeding [59]. In addition to these Coleoptera, the larvae of the Lepidoptera *Spilosoma virginica* (Fabricius) may also

cause window damage in the early stages of its development [64]. All these insects are generalists and do not specifically nor significantly attack purple loosestrife, contrary to the beetles of the genus *Neogalerucella*. Therefore, the contemporary increase in damage is most probably due to the introduction of biological control agents.

Conclusion

This study shows the usefulness of herbarium specimens for reconstructing temporal trends of herbivory by phyllophagous insects of an invasive plant. The stability of the frequency and intensity of leaf damage sustained by purple loosestrife over time, particularly following the invasion phase (after 1946 in Quebec), indicates that purple loosestrife is part of the diet of a few native species, but does not significantly contribute to their nutrition. The herbivory pressure release hypothesis is therefore entirely plausible for purple loosestrife in North America. This study also shows that the impacts of voluntarily introduced biocontrol insects can be detected on herbarium specimens, which can be very useful for reconstructing their effects over large areas in the absence of extensive field sampling. On the other hand, collection bias may hinder the ability to detect temporal changes when the damage frequency is high in natural populations. In this case, the method used seems to be more effective for detecting less frequently observed damage types, or those caused by a limited number of phyllophagous insects.

Herbarium specimens are a rich source in information that may be used to answer questions related to global changes and biodiversity loss [34]. They make it possible to tackle problems associated with exotic invasive species, including the Enemy Release Hypothesis. The present study focussed on herbivory pressure on an invasive plant in one of the introduced ranges of the plant, but the use of herbarium specimens is far from limited to this particular setting. Indeed, it would be possible to study the enemy release hypothesis from different angles [69] using a multi-species approach (for example, by evaluating herbivory of native and exotic species in the host community) or multi-region (by assessing herbivory of an invasive plant in both its native and introduced ranges). Herbarium specimens not only help to reconstruct the invasion history of an

invasive species. They also facilitate the identification of the mechanisms that favour successful invasion in the introduced range.

Acknowledgements

We thank Louis Desrochers, Guillaume Rheault and Charles Martin for their help in the laboratory and with statistical analyses, and two reviewers for helpful comments on an earlier draft. Elisabeth Groeneveld helped with English editing of the manuscript.

Funding

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to Raphaël Proulx and Claude Lavoie, and a scholarship to Caroline Beaulieu (NSERC and Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT)).

References

1. Keane RM, Crawley MJ. 2002 Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 164-170. (doi:10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
2. Catford JA, Jansson R, Nilsson C. 2009 Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* **15**, 22-40. (doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x)
3. Siemann E, Rogers WE, Dewalt SJ. 2006 Rapid adaptation of insect herbivores to an invasive plant. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* **273**, 2763-2769. (doi:10.1098/rspb.2006.3644)
4. Mitchell CE, Blumenthal D, Jarošík V, Puckett EE, Pyšek P. 2010 Controls on pathogen species richness in plants' introduced and native ranges: roles of residence time, range size and host traits. *Ecol. Lett.* **13**, 1525-1535. (doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01543.x)
5. Schultheis EH, Berardi AE, Lau JA. 2015 No release for the wicked: enemy release is dynamic and not associated with invasiveness. *Ecology* **96**, 2446-2457. (doi:10.1890/14-2158.1)
6. Schilthuizen M *et al.* 2016 Incorporation of an invasive plant into a native insect herbivore food web. *PeerJ* **4**, e1954. (doi:10.7717/peerj.1954)
7. Stricker KB, Harmon PF, Goss EM, Clay K, Flory SL. 2016 Emergence and accumulation of novel pathogens suppress an invasive species. *Ecol. Lett.* **19**, 469-477. (doi:10.1111/ele.12583)
8. Carpenter D, Cappuccino N. 2005 Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *J. Ecol.* **93**, 315-21. (doi:10.1111/j.1365-2745.2005.00973.x)
9. Day NJ, Dunfield KE, Antunes PM. 2015 Temporal dynamics of plant-soil feedback and root-associated fungal communities over 100 years of invasion by a non-native plant. *J. Ecol.* **103**, 1557-1569. (doi:10.1111/1365-2745.12459)
10. Vellend M, Harmon LJ, Lockwood JL, Mayfield MM, Hughes AR, Wares JP, Sax DF. 2007 Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 481-488. (doi:10.1016/j.tree.2007.02.017)

11. Taylor WE, Bardner R. 1968 Effects of feeding by larvae of *Phaedon cochleariae* (F.) and *Plutella maculipennis* (Curt.) on the yield of radish and turnip plants. *Ann. Appl. Biol.* **62**, 249-254. (doi:10.1111/j.1744-7348.1968.tb02820.x)
12. Trumble JT, Kolodny-Hirsch DM, Ting IP. 1993 Plant compensation for arthropod herbivory. *Annu. Rev. Entomol.* **38**, 93-119. (doi:10.1146/annurev.en.38.010193.000521)
13. Root RB, Cappuccino N. 1992 Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod. *Ecol. Monogr.* **62**, 393-420. (doi:10.2307/2937117)
14. Simberloff D, Gibbons L. 2004 Now you see them, now you don't! Population crashes of established introduced species. *Biol. Invasions* **6**, 161-172. (doi:10.1023/B:BINV.0000022133.49752.46)
15. Mack RN. 1991 The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Econ. Bot.* **45**, 257-273. (doi:10.1007/BF02862053)
16. Delisle F, Lavoie C, Jean M, Lachance D. 2003 Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *J. Biogeogr.* **30**, 1033-1042. (doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00897.x)
17. Stuckey RL. 1980 Distributional history of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in North America. *Bartonia* **47**, 3-20.
18. Thompson DQ, Stuckey RL, Thompson EB. 1987 *Spread, impact, and control of purple loosestrife (Lythrum salicaria) in North American wetlands*. Washington, DC: United States Fish and Wildlife Service.
19. Hager HA, McCoy KD. 1998 The implications of accepting untested hypotheses: a review of the effects of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodivers. Conserv.* **7**, 1069-1079. (doi:10.1023/A:1008861115557)
20. Lavoie C. 2010 Should we care about purple loosestrife? The history of an invasive plant in North America. *Biol. Invasions* **12**, 1967-1999. (doi:10.1007/s10530-009-9600-7)
21. Malecki RA, Blossey B, Hight SD, Schroeder D, Kok LT, Coulson JR. 1993 Biological control of purple loosestrife. *BioScience* **43**, 680-686. (doi:10.2307/1312339)

22. Hight SD. 1990 Available feeding niches in populations of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in the northeastern United States. In *Proceedings of the VII International Symposium on the Biological Control of Weeds* (ed ES Delfosse), pp. 269-278. Rome, Italy: Istituto Sperimentale per la Patologia Vegetale, Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste.
23. Hight SD, Blossey B, Laing J, De Clerck-Floate RA. 1995 Establishment of insect biological control agents from Europe against *Lythrum salicaria* in North America. *Environ. Entomol.* **24**, 967-977. (doi:10.1093/ee/24.4.967)
24. Blossey B, Casagrande R, Tewksbury L, Landis DA, Wiedenmann RN, Ellis DR. 2001 Nontarget feeding of leaf-beetles introduced to control purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Nat. Areas J.* **21**, 368-377.
25. Lindgren CJ, Corrigan J, De Clerck-Floate RA. 2002 *Lythrum salicaria* L., purple loosestrife (Lythraceae). In *Biological Control Programmes in Canada, 1981-2000* (eds PG Mason, JT Huber), pp. 383-390. Wallingford, UK: CAB International.
26. Dech JP, Nosko P. 2002 Population establishment, dispersal, and impact of *Galerucella pusilla* and *G. californiensis*, introduced to control purple loosestrife in central Ontario. *Biol. Control.* **23**, 228-236. (doi:10.1006/bcon.2001.1018)
27. Denoth M, Myers JH. 2005 Variable success of biological control of *Lythrum salicaria* in British Columbia. *Biol. Control.* **32**, 269-279. (doi:10.1016/j.biocontrol.2004.10.006)
28. Grevstad FS. 2006 Ten-year impacts of the biological control agents *Galerucella pusilla* and *G. californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) on purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Central New York State. *Biol. Control.* **39**, 1-8. (doi:10.1016/j.biocontrol.2006.03.007)
29. McAvoy TJ, Kok LT, Johnson N. 2016 A multiyear year study of three plant communities with purple loosestrife and biological control agents in Virginia. *Biol. Control.* **94**, 62-73. (doi:10.1016/j.biocontrol.2015.12.007)
30. Morrow PA, Fox LR. 1989 Estimates of pre-settlement insect damage in Australian and North American forests. *Ecology* **70**, 1055-1060. (doi:10.2307/1941374)
31. Abbott I, Wills A, Burbidge T. 1999 Historical incidence of *Perthida* leafminer species (Lepidoptera) in southwest Western Australia based on herbarium specimens. *Austral. Ecol.* **24**, 144-150. (doi:10.1046/j.1442-9993.1999.241958.x)

32. Zangerl R, Berenbaum MR. 2005 Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **102**, 15529-15532. (doi:10.1073/pnas.0507805102)
33. Lees DC, Lack HW, Rougerie R, Hernandez-Lopez A, Raus T, Avtzis ND, Augustin S, Lopez-Vaamonde C. 2011 Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner. *Front. Ecol. Environ.* **9**, 322-328. (doi:10.1890/100098)
34. Meineke, EK, Davis, CC, Davies, TJ. 2018 The unrealized potential of herbaria for global change biology. *Ecol. Mono.*, In Press. (doi: 10.1002/ecm.1307).
35. Meyer C, Weigelt P, Kreft H. 2016 Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecol. Lett.* **19**, 992-1006. (doi:10.1111/ele.12624)
36. Daru BH *et al.* 2018 Widespread sampling biases in herbaria revealed from large-scale digitization. *New Phytol.* **217**, 939-955. (doi:10.1111/nph.14855)
37. Templeton K. 1999 Biological control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Quebec, Master thesis. McGill University, Montreal, Canada.
38. Lavoie C, Jean M, Delisle F, Létourneau G. 2003 Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *J. Biogeogr.* **30**, 537-549. (doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00854.x)
39. Anderson MG. 1995 Interactions between *Lythrum salicaria* and native organisms: a critical review. *Environ. Manage.* **19**, 225-231. (doi:10.1007/BF02471992)
40. Diehl JK, Holliday NJ, Lindgren CJ, Roughley RE. 1997 Insects associated with purple loosestrife, *Lythrum salicaria* L., in southern Manitoba. *Can. Entomol.* **129**, 937-948. (doi:10.4039/Ent129937-5)
41. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. 2015 Listes des coléoptères de la Collection d'insectes du Québec, pp. 1-100. See <https://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/fimaq/collections/liste-coleopteres.pdf> (accessed on 25 April 2018).
42. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. 2015 Liste des hyménoptères de la Collection d'insectes du Québec, pp. 1-33. See <https://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/fimaq/collections/liste-hymenopteres.pdf> (accessed on 25 April 2018).

43. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. 2015 Liste des lépidoptères de la Collection d'insectes du Québec, pp. 1-44. See <https://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/fimaq/collections/liste-lepidopteres.pdf> (accessed on 25 April 2018).
44. Douglas H, Bouchard P, Anderson RS, De Tonnancour P, Vigneault R, Webster RP. 2013 New Curculionoidea (Coleoptera) records for Canada. *ZooKeys* **309**, 13-48. (doi:10.3897/zookeys.309.4667)
45. Integrated Taxonomic Information System. 2017 ITIS online database. See <http://www.itis.gov> (accessed on 25 April 2018).
46. Hill DS. 1987 *Agricultural insect pests of temperate regions and their control*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
47. Commission de toponymie du Québec. 2012 Topos sur le web. Noms et lieux du Québec. See <http://www.toponymie.gouv.qc.ca/ct/ToposWeb/recherche.aspx?s> (accessed on 10 March 2017).
48. Labandeira CC, Wilf P, Johnson KR, Marsh F. 2007 *Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils*. Version 3.0. Washington, DC: Smithsonian Institution.
49. Kimball S, Mattis P, GIMP Development Team. 2015 GIMP - The GNU Image Manipulation Program. See <http://www.gimp.org> (accessed on 20 June 2017).
50. Fewster RM, Buckland ST, Siriwardena GM, Baillie SR, Wilson JD. 2000 Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models. *Ecology* **81**, 1970-1984. (doi:10.1890/0012-9658(2000)081[1970:AOPTFF]2.0.CO;2)
51. Wood SN. 2011 Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. B* **73**, 3-36. (doi:10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x)
52. Wood SN. 2006 *Generalized additive models: an introduction with R*. Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC.
53. Breheny P, Burchett W. 2017 Visualization of regression models using visreg. *R.J.* **9**, 56-71.
54. Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. 2009 *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer. (doi:10.1007/978-0-387-87458-6)

55. Fortin MJ, Dale MRT. 2014 *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Second edition. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
56. Bivand R, Hauke J, Kossowski T. 2013 Computing the Jacobian in Gaussian spatial autoregressive models: an illustrated comparison of available methods. *Geogr. Anal.* **45**, 150-179. (doi:10.1111/gean.12008)
57. R Development Core Team. 2017 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
58. Heidel B, Tronstad L, Handley J. 2011 Flea beetle (*Altica* spp.) herbivory on a threatened plant, F.E. Warren Air Force Base, Wyoming. *Nat. Areas J.* **31**, 283-287. (doi:10.3375/043.031.0310)
59. Parry RH. 1986 The systematics and biology of the flea beetle genus *Crepidodera chevrolat* (Coleoptera: Chrysomelidae) in America north of Mexico. *Insecta Mundi* **1**, 156-196.
60. Kouki J. 1991 The effect of the water lily beetle, *Galerucella nymphaeae*, on leaf production and leaf longevity of the yellow water lily, *Nuphar lutea*. *Freshwater Biol.* **26**, 347-353. (doi:10.1111/j.1365-2427.1991.tb01402.x)
61. Hight SD, Drea JJ. 1991 Prospects for a classical biological control project against purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Nat. Areas J.* **11**, 151-157.
62. Fleming WE. 1972 *Biology of the Japanese beetle*. Washington, DC: United States Department of Agriculture. Technical Bulletin 1449.
63. Eastman J. 2003 *The book of field and roadside: open-country weeds, trees, and wildflowers of eastern North America*. Mechanicsburg, PA: Stackpole Books.
64. Hagen RH, Chabot JF. 1986 Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by Lepidoptera larvae. *Oikos* **47**, 335-345. (doi:10.2307/3565446)
65. Hodgson E, Sisson A, Mueller D, Jesse L, Saalau-Rojas E, Duster. A. 2012 *Field crop insects*. Ames, IA: Iowa State University Extension and Outreach.
66. Rousseau C. 1968 Histoire, habitat et distribution de 220 plantes introduites au Québec. *Nat. Can.* **95**, 49-169.
67. Lavoie C, Saint-Louis A, Guay G, Groeneveld E, Villeneuve P. 2012 Naturalization of exotic plant species in north-eastern North America: trends and detection capacity. *Divers. Distrib.* **18**, 180-190. (doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00826.x)

68. Manguin S, White R, Blossey B, Hight SD. 1993 Genetics, taxonomy, and ecology of certain species of *Galerucella* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **86**, 397-410.
69. Meijer K, Zemel H, Chiba S, Smit C, Beukeboom LW, Schilthuizen M. 2015 Phytophagous insects on native and non-native host plants: combining the community approach and the biogeographical approach. *PLoS One* **10**, e0125607. (doi:10.1371/journal.pone.0125607)

Tables

Table 1. Phyllophagous insects most frequently associated with purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. These taxa were identified based on abundance criteria (greater than five specimens sampled per hour) from Hight [22], as well as the number of collected specimens (greater than 50 specimens) from Diehl et al. [40]. The insect development stages are: adult (A), larva (L) or nymph (N). The different types of leaf damage are: hole (H), margin (M) or window (W).

Taxon	Development stage	Damage type	Reference
COLEOPTERA:			
Chrysomelidae			
<i>Altica</i> sp. (Geoffroy)	A	W, H	[58]
<i>Crepidodera nana</i> (Say)	A	W, H	[59]
<i>Galerucella nymphaeae</i> (L.)	L, A	W	[60]
<i>Neogalerucella</i>	L, A	W, H	[61]
<i>calmariensis</i> (L.)*			
<i>Neogalerucella pusilla</i>	L, A	W, H	[61]
(Duftschmid)*			
Scarabaeidae			
<i>Popillia japonica</i> (Newman)	A	H	[62]
HYMENOPTERA:			
Tenthredinidae			
<i>Ametastegia glabrata</i>	L	H	[63]
(Fallen)			
LEPIDOPTERA:			
Arctiidae			
<i>Spilosoma virginica</i>	L	W, H	[64]
(Fabricius)			
Noctuidae			
<i>Eudryas unio</i> (Hübner)	L	M	Personal observations (2016)
ORTHOPTERA:			
Acrididae			
<i>Melanoplus femurrubrum</i>	N, A	M, H	[65]
(De Geer)			

*Species introduced for the biological control program for purple loosestrife were added and noted.

Figure captions

Figure 1. Spatial distribution of the purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) herbarium specimens collected in Quebec (Canada). The star indicates the location of Lake Saint-Pierre, where purple loosestrife was sampled in 2016. The squares indicate the four sectors where insects were released (1996–1998) in the province as part of a biological control program.

Figure 2. Different types of damage found on purple loosestrife herbarium specimens (*Lythrum salicaria*) in Quebec (Canada): hole, margin or window.

Figure 3. Historical reconstruction of the number of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) specimens collected in Quebec (Canada) and leaf damage exerted by phyllophagous insects between 1880 and 2015. (a) Number of purple loosestrife specimens sampled in the herbaria ($n = 1323$). Predicted values and 95% confidence intervals of the probability that a purple loosestrife specimen will show signs of (b) hole, (c) margin or (d) window feeding damage. The predicted values are from a generalized additive model (GAM) and include a smooth term on the collection year and a linear term on the leaf area. The invasion phases of purple loosestrife in Quebec are indicated (see text for details). The circles in (b-d) represent the relative proportion of specimens observed with damage signs in a given year and their size indicates the number of herbarium specimens.

Figures

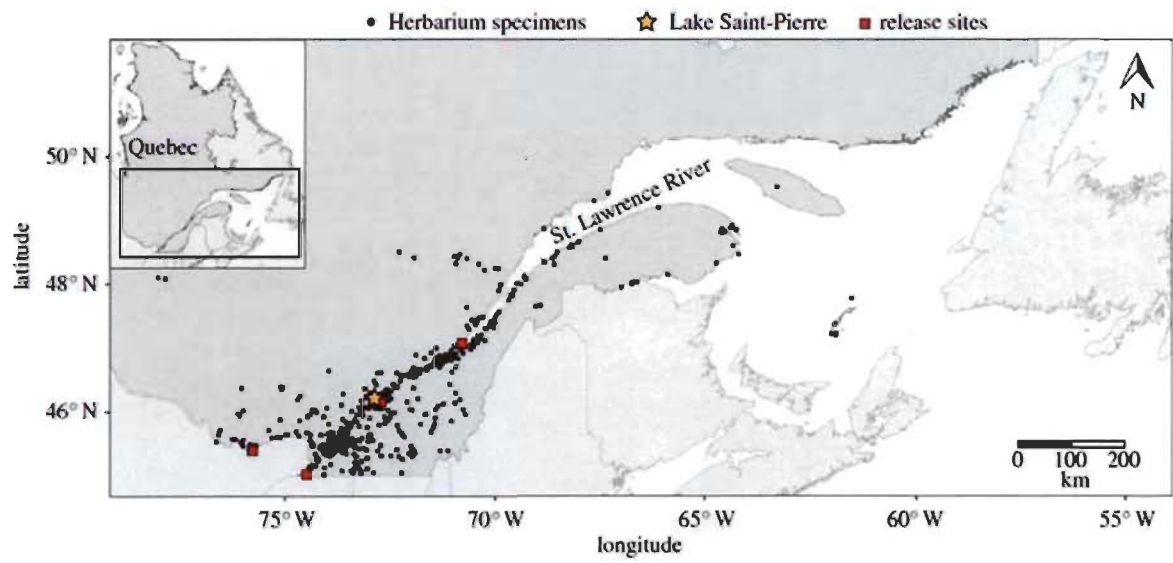


Figure 1.

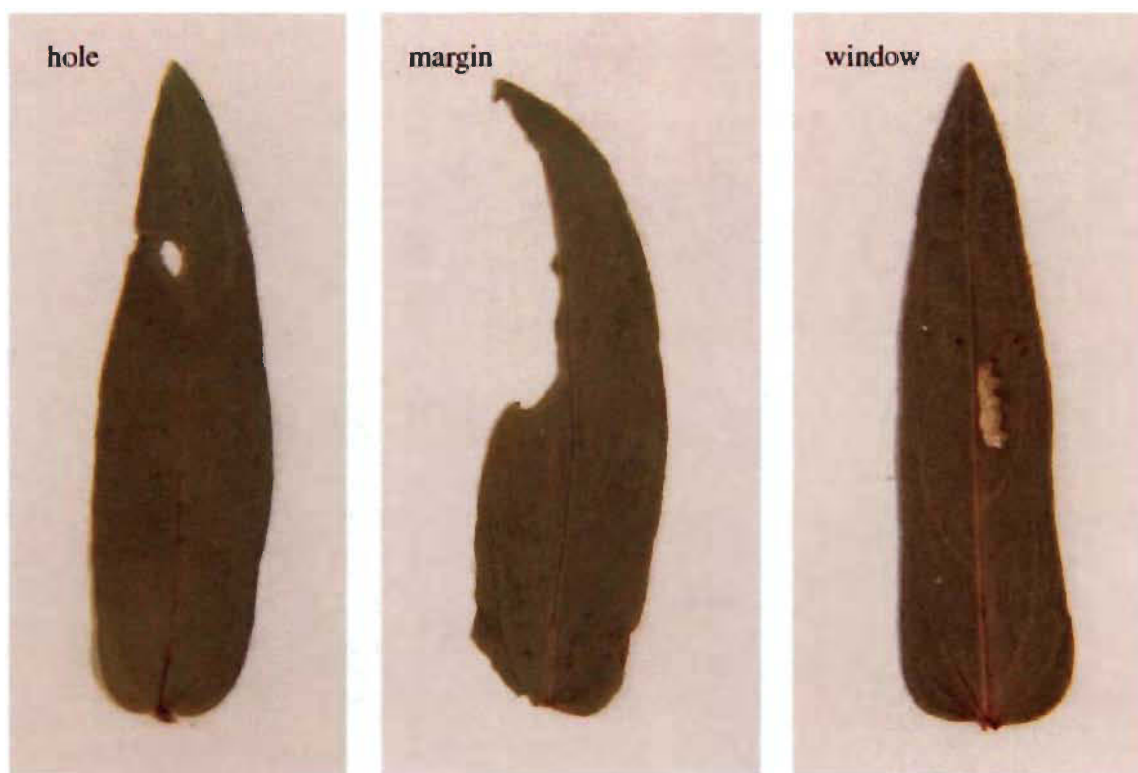


Figure 2.

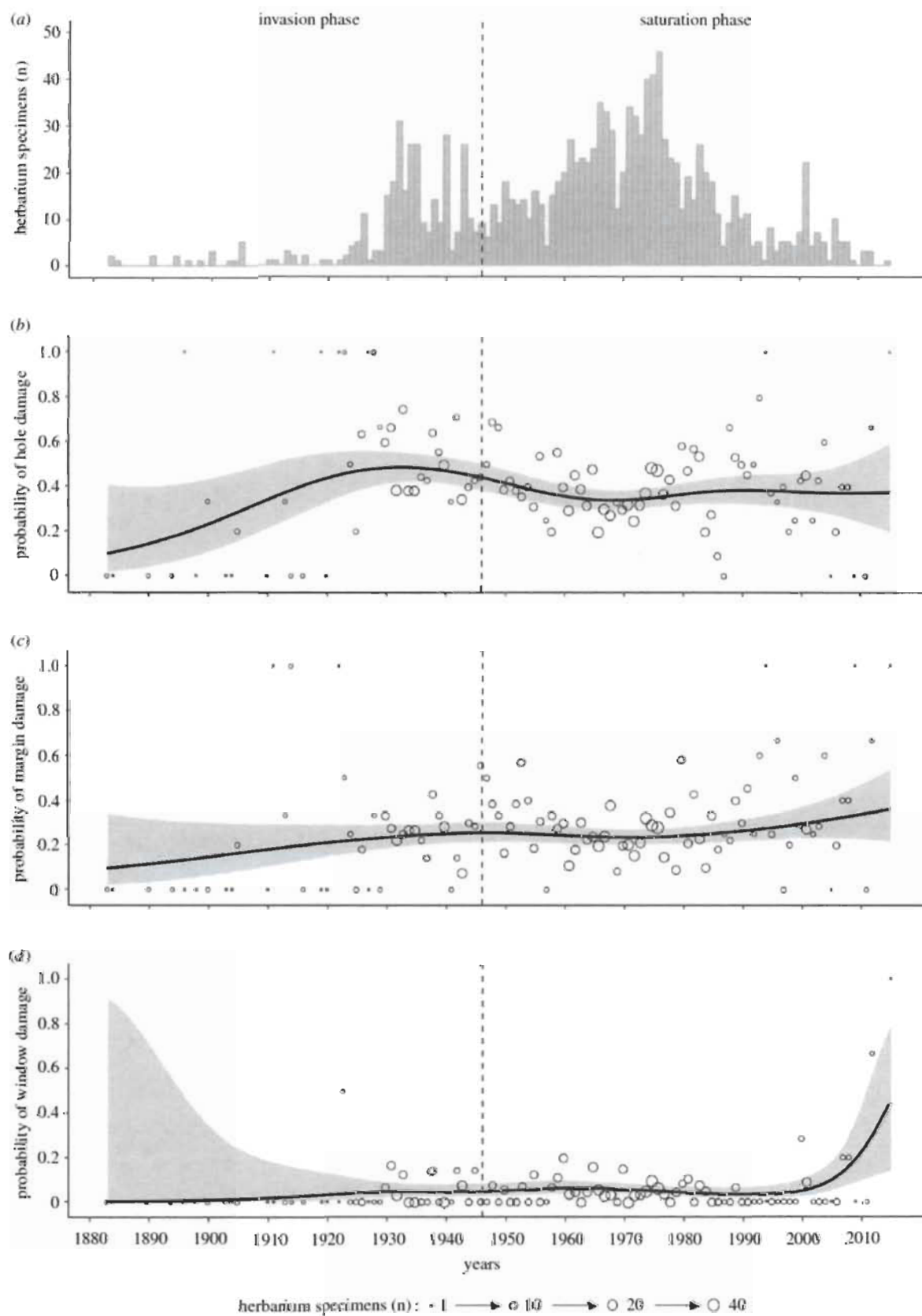


Figure 3.

Supplementary Material

Table S1. Phyllophagous insects infrequently associated with purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. The insect development stages are: adult (A), larva (L) or nymph (N). The different types of leaf damage are: hole (P), margin (B) or window (M). The damage type associated with species marked with a square (▪) was identified based on another species of the same genus.

Taxon	Development stage	Damage type	Reference
COLEOPTERA:			
Chrysomelidae			
<i>Brachypnoea puncticollis</i> (Say)	A		
<i>Cryptocephalus notatus quadrimaculatus</i> (Say)	A	M▪	[1]
<i>Cryptocephalus venustus</i> (Fabricius)	A	M▪	[1]
<i>Diabrotica undecimpunctata howardi</i> (Barber)	A	H	[2]
<i>Paria fragariae</i> (Wilcox)	A	H	[3]
<i>Plagioderma versicolora</i> (Laich.)	L, A	W, H	[4]
<i>Systema frontalis</i> (F.)	A	W, H	[5]
Curculionidae			
<i>Calomycterus setarius</i> (Roelofs)	A	M	[6]
<i>Cyrtopistomus castaneus</i> (Roelofs)	A	M	[7]
<i>Hypera punctata</i> (Fabricius)	L, A	H	[8]
<i>Sitona hispidulus</i> (Fabricius)	A	M	[9]
<i>Tyloclerma foveolatum</i> (Say)	A	H	[10]
LEPIDOPTERA:			
Arctiidae			
<i>Halysidota tessellaris</i> (J.E. Smith)	L	W, H	[11]
<i>Hyphantria cunea</i> (Drury)	L	W	[12]
Erebidae			
<i>Lophocampa maculata</i> (Harris)	L	W, M	[13]
<i>Lymantria dispar</i> (L.)	L	H, M	[14]
<i>Orgyia leucostigma</i> (J.E. Smith)	L	W, H, M	[15]
Gelechiidae			
<i>Dichomeris ligulella</i> (Hübner)	L	H	[16]

Table S1. (*continued*)

Geometridae				
<i>Anavitrinella pampinaria</i> (Guenée)	L			
<i>Biston betularia cognataria</i> (Guenée)	L			
Noctuidae				
<i>Acronicta oblinita</i> (J.E. Smith)	L			
<i>Hypena scabra</i> (Fabricius)	L	W, H, M	[17]	
<i>Melanchra picta</i> (Harris)	L	W, M	[18,19]	
<i>Simyra insularis</i> (Herrich-Schäffer)	L	M	[20]	
Saturniidae				
<i>Hyalophora cecropia</i> (L.)	L			
Sphingidae				
<i>Hyles gallii</i> (Rottemburg)	L			

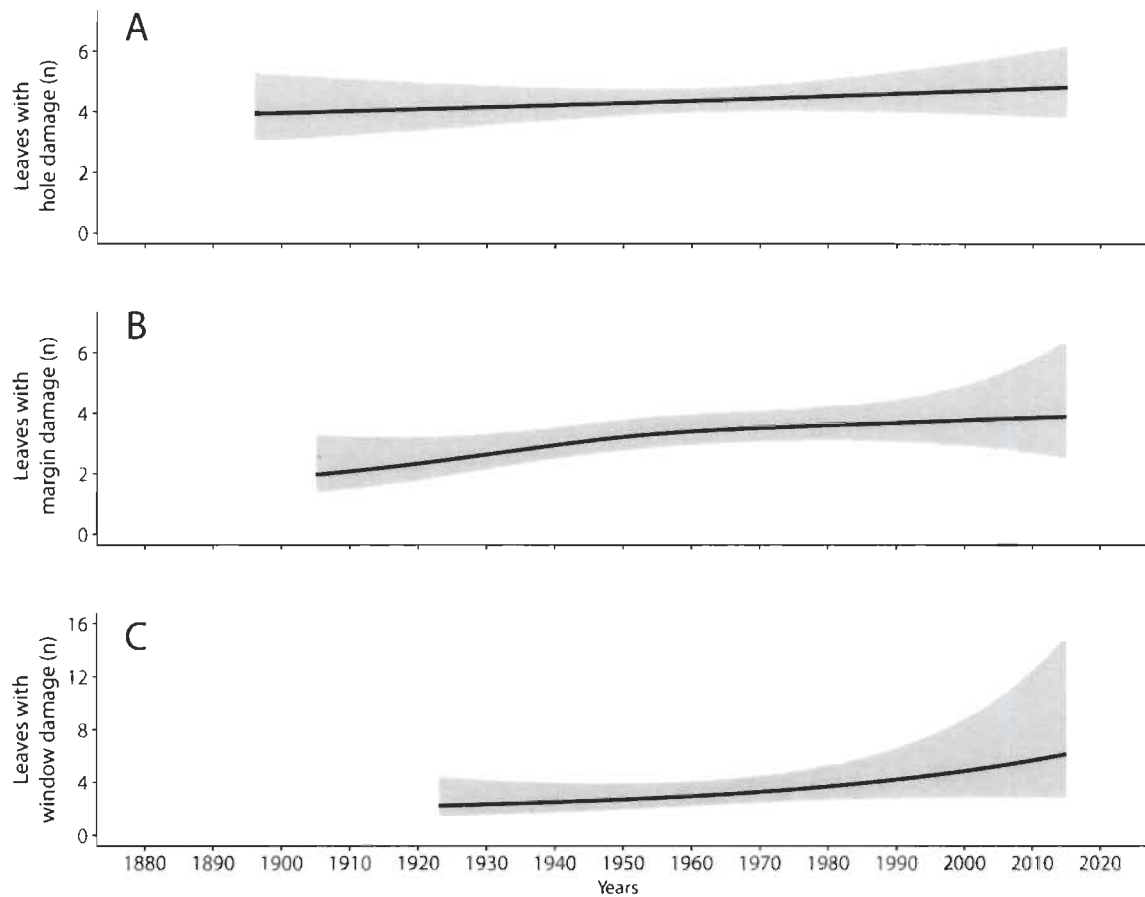


Figure S1. Historical reconstruction of the number of leaves damaged by phyllophagous insects on purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) specimens collected in Quebec (Canada) between 1880 and 2015. Predicted values (black lines) and 95% confidence intervals (gray areas) for the number of leaves damaged with (A) hole feeding ($n = 539$), (B) margin feeding ($n = 349$) or (C) window feeding ($n = 69$). The predicted values are from a generalized additive model (GAM) and include a smooth term on the collection year and a linear term on the leaf area (see Materials and Methods for details).

References

1. Bieńkowski AO. 2010 Feeding behavior of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomol. Rev.* **90**, 1-10. (doi:10.1134/S001387381001001X)
2. European and Mediterranean Plant Protection Organization. 1999 EPPO data sheets on quarantine pests: *Diabrotica undecimpunctata*. *EPPO Bull.* **29**, 477-482. (doi:10.1111/j.1365-2338.1999.tb01422.x)
3. Hesselein CP, Boyd DW. 2003 Strawberry Rootworm Biology and Control. In *Proceedings of the Southern Nursery Association Research Conference*, pp. 174-176.
4. Hood CE. 1940 *Life history and control of the imported willow leaf beetle*. Washington, DC: United States Department of Agriculture. Circular 572.
5. Jacques RL Jr, Peters DC. 1971 Biology of *Systema frontalis*, with special reference to corn. *J. Econ. Entomol.* **64**, 135-138. (doi:10.1093/jee/64.1.135)
6. Johnson JP. 1944 *The imported long-horned weevil, Calomycterus setarius Roelofs*. New Haven, Connecticut: Connecticut Agricultural Experiment Station. Bulletin 479.
7. Baer CS, Marquis RJ. 2014 Native leaf-tying caterpillars influence host plant use by the invasive Asiatic oak weevil through ecosystem engineering. *Ecology* **95**, 1472-1478. (doi:10.1890/13-1689.1)
8. Tower DG, Fenton FA. 1920 *Clover-Leaf Weevil*. Washington, DC: United States Department of Agriculture. Bulletin No. 922.
9. Leibe GL, Pass BC, Yeargan K V. 1981 Seasonal abundance and activity of *Sitona hispidulus* adults in Kentucky. *Environ. Entomol.* **10**, 27-30. (doi:10.1093/ee/10.1.27)
10. McGuire RJ, Johnson MTJ. 2006 Plant genotype and induced responses affect resistance to herbivores on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecol. Entomol.* **31**, 20-31. (doi:10.1111/j.0307-6946.2006.00750.x)
11. Hagen RH, Chabot JF. 1986 Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by lepidoptera larvae. *Oikos* **47**, 335-345. (doi:10.2307/3565446)
12. Itô Y, Miyashita K. 1968 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. V. Preliminary life tables and mortality data in urban areas. *Res. Popul. Ecol.* **10**, 177-209. (doi:10.1007/BF02510872)

13. Strothkamp KG. 2015 Geographic variation in adult and larval *Lophocampa maculata* Harris 1841. *J. Lepid. Soc.* **69**, 197-208. (doi:10.18473/lepi.69i3.a7)
14. Kimoto T, Duthie-holt M. 2004 *Exotic Forest Insect Guidebook*. Ottawa, Canada: Canadian Food Inspection Agency.
15. Howard LO. 1899 *Three insect enemies of shade trees*. Washington, DC: United States Department of Agriculture. Farmers' Bulletin No. 99.
16. Baker WL. 1972 *Eastern forest insects*. Washington, DC: United States Department of Agriculture, Forest Service. Miscellaneous publication No. 1175
17. Pedigo LP, Stone JD, Lentz GL. 1973 Biological synopsis of the green cloverworm in central Iowa. *J. Econ. Entomol.* **66**, 665-673. (doi:10.1093/jee/66.3.665)
18. Cranshaw W, Shetlar D. 2017 *Garden insects of North America: the ultimate guide to backyard bugs*. Second edition. Princetown, New Jersey: Princetown University Press.
19. Tamaki G, Weeks RE, Landis BJ. 1972 Biology of the zebra caterpillar, *Ceramica picta*. *Pan-Pac. Entomol.* **48**, 208-2014.
20. Cassani JR. 1985 Biology of *Simyra henrici* (Lepidoptera: Noctuidae) in Southwest Florida. *Fla. Entomol.* **68**, 645-652. (doi:10.2307/3494868)

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

2.1 Contextualisation

Les préoccupations écologiques et économiques soulevées par les invasions biologiques ont propulsé les recherches visant à comprendre les mécanismes derrière le succès des plantes exotiques envahissantes. Ceci a permis d'identifier certaines caractéristiques qui prédisposent une espèce à devenir envahissante et d'autres qui rendent un écosystème plus vulnérable aux invasions biologiques. Néanmoins, peu d'études ont examiné les causes à l'origine du déclin des espèces exotiques envahissantes, bien que ce soit un phénomène de plus en plus rapporté dans la littérature (Simberloff et Gibbons, 2004).

L'augmentation de la pression d'herbivorie exercée par les insectes est l'une des causes potentielles à l'origine du déclin des plantes exotiques envahissantes. L'utilisation des spécimens d'herbier semble être une approche indiquée pour étudier la pression d'herbivorie dans une perspective temporelle. Elle permettrait notamment d'évaluer si une plante envahissante a bénéficié d'une faible pression d'herbivorie dans les premiers stades de son invasion et si, le cas échéant, cet effet s'est estompé au fil du temps. L'objectif de ce projet de maîtrise était donc de vérifier s'il est possible, à l'aide de spécimens d'herbier, de reconstituer des tendances d'herbivorie chez une plante envahissante, en l'occurrence la salicaire.

2.2 Résultats principaux

La salicaire a été identifiée comme une plante-hôte présente dans l'alimentation de 36 insectes phyllophages du Québec (voir Table 1 et Table S1 Chapitre II). Ces insectes peuvent causer des dommages au limbe des feuilles lors de leur alimentation et ont

peut-être, en conséquence, laissé des dommages de type perforation, marge, ou membrane sur les spécimens d'herbiers de salicaire du Québec. Outre les agents de lutte biologique, la majorité de ces insectes sont généralistes et ne s'alimentent sur la salicaire que de façon occasionnelle.

L'évaluation des spécimens d'herbier révèle que la moitié (50 %) des spécimens sont endommagés par les insectes. Parmi ces spécimens, plusieurs présentent plus d'un type de dommage (20 %), ce qui peut être attribuable à l'activité alimentaire réalisée lors des différents stades de développement chez les insectes. Les perforations (41 %) et les marges (26 %) sont les dommages les plus fréquents, alors que les membranes (5 %) sont plus rarement observées. En moyenne, un spécimen présentant des traces de dommages foliaires dans les herbiers possède entre trois et cinq feuilles endommagées par type de dommage.

Les reconstitutions historiques de la pression d'herbivorie exercée par les insectes montrent une tendance générale à l'augmentation de la probabilité de rencontrer des spécimens endommagés au fil du temps (voir Fig. 3b, 3c et 3d Chapitre II). Pour les deux types de dommages les plus communs (perforation et marge), une augmentation de la probabilité de rencontrer des spécimens endommagés est observée entre 1883 et 1930, jusqu'à l'atteinte d'un plateau autour de 30 % de spécimens touchés. Le pourcentage de spécimens avec dommages de type membrane suit une évolution temporelle différente : l'augmentation de la probabilité d'avoir des membranes broutées ne débute qu'à la fin du 20^e siècle, ce qui semble coïncider avec les lâchers d'insectes effectués dans le cadre du programme de lutte biologique. Bien qu'une tendance générale à l'augmentation du nombre de spécimens endommagés ait été observée au fil du temps, le nombre de feuilles touchées par spécimen n'a que très peu augmenté pour chacun des types de dommage (voir Fig. S1 Chapitre II).

Le faible nombre de feuilles broutées dans les spécimens d'herbier contraste énormément avec ce qui a été observé au lac Saint-Pierre en 2016. Une explication plausible est attribuable à un biais de récolte chez les botanistes, qui ne sélectionnent,

autant que possible, que les plants visuellement intacts. Si sélectionner un spécimen intact était sans doute chose possible au 20^e siècle sans trop d'efforts, il aurait été beaucoup plus difficile de le faire en 2016 au lac Saint-Pierre puisque les salicares étaient fréquemment fortement broutées. Malheureusement, il n'existe pas de données historiques directes de la pression d'herbivorie exercée par les insectes sur la salicaire au Québec. Il n'est donc pas possible de calibrer l'intensité des dommages en fonction de ce que l'on peut observer sur les spécimens d'herbier. La fréquence des spécimens d'herbier endommagés n'est, en définitive, qu'un estimé de la borne inférieure de la prévalence dans une région (Morrow et Fox, 1989; Zangerl et Berenbaum, 2005; Meineke et al., 2008).

Nos données permettent néanmoins d'obtenir une première estimation du biais de récolte qui se chiffre à près de 50 % en supposant que la probabilité de rencontrer un spécimen endommagé dans les populations naturelles du lac Saint-Pierre en 2016 est représentative de celle de l'ensemble du sud du Québec et que le biais de récolte chez les botanistes est demeuré constant au fil du temps. Elles illustrent également l'importance potentielle du biais de récolte et les difficultés qui peuvent en découler.

2.3 Conclusion

Cette étude montre l'utilité des spécimens d'herbier pour reconstituer des tendances temporelles d'herbivorie par les insectes phyllophages chez une plante envahissante. La stabilité des fréquences et de l'intensité des dommages foliaires causés à la salicaire au fil du temps, particulièrement suite à la phase d'invasion (après 1946 au Québec), indique que la salicaire fait partie de l'alimentation de quelques espèces indigènes, mais qu'elle ne contribue pas de manière importante à leur alimentation. L'hypothèse d'un relâchement de la pression d'herbivorie par les insectes indigènes chez la salicaire en Amérique du Nord demeure donc tout à fait plausible.

Ce travail montre aussi qu'on peut détecter, dans les spécimens d'herbier, l'effet d'insectes volontairement introduits pour la lutte biologique, ce qui peut être fort

utile pour reconstituer leurs effets sur de vastes régions, faute d'un échantillonnage de terrain exhaustif. Par contre, l'importance du biais de récolte peut nuire à la capacité de déceler des changements temporels lorsque la fréquence des dommages est élevée dans les populations naturelles. Dans ce cas, la méthode utilisée semble être plus efficace pour déceler des dommages moins fréquemment observés, ou qui sont causés par un nombre restreint d'insectes phylophages.

Bien que les spécimens d'herbier soient utiles pour évaluer la probabilité de rencontrer des spécimens endommagés au fil du temps, leur portée demeure limitée pour déceler des changements dans l'intensité des dommages compte tenu du biais de récolte. L'herbivorie mesurée sur les spécimens d'herbier est hautement asymétrique, avec la majorité des spécimens montrant peu ou pas de dommages (Meineke et al., 2018). Par conséquent, il est difficile d'évaluer si les dommages exercés affectent négativement la valeur adaptative de la salicaire, et si, le cas échéant, cela peut ultimement mener au déclin de cette espèce. Dans de futurs travaux, nous suggérons de mesurer l'intensité relative des dommages exercés par les insectes sur salicaire pour évaluer la plausibilité que l'herbivorie soit l'un des facteurs de rétrogression de l'espèce au Québec. Par ailleurs, il serait intéressant d'explorer l'effet potentiel d'autres facteurs à l'origine du déclin des espèces exotiques envahissantes pour apprécier leur contribution relative dans ce processus qui demeure encore peu étudié. Une longue période d'inondation telle qu'observée au Québec en 2017 (voir annexe A) pourrait potentiellement avoir une incidence plus importante sur l'abondance de la salicaire que la pression d'herbivorie exercée par les insectes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbott, I., Wills, A., & Burbidge, T. (1999). Historical incidence of *Perthida* leafminer species (Lepidoptera) in southwest Western Australia based on herbarium specimens. *Australian Journal of Ecology*, 24(2), 144-150.
- Anderson, M. G. (1995). Interactions between *Lythrum salicaria* and native organisms: a critical review. *Environmental Management*, 19(2), 225-231.
- Batra, S. W. T., Schroeder, D., Boldt, P. E., & Mendl, W. (1986). Insects associated with purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Europe. *Proceeding Entomological Society Washington*, 88(4), 748-759.
- Blossey, B., & Nötzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83(5), 887-889.
- Blossey, B., & Schat, M. (1997). Performance of *Galerucella californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) on different North American populations of purple loosestrife. *Environmental Entomology*, 26(2), 439-445.
- Caley, P., Groves, R. H., & Barker, R. (2008). Estimating the invasion success of introduced plants. *Diversity and Distributions*, 14(2), 196-203.
- Carpenter, D., & Cappuccino, N. (2005). Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology*, 93(2), 315-321.
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22-40.
- Colautti, R. I., Bailey, S. A., van Overdijk, C. D. A., Amundsen, K., & MacIsaac, H. J. (2006). Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 45-59.
- Daru, B. H., Park, D. S., Primack, R. B., Willis, C. G., Barrington, D. S., Whitfeld, T. J. S., ... Davis, C. C. (2018). Widespread sampling biases in herbaria revealed from large-scale digitization. *New Phytologist*, 217(2), 939-955.
- David, A. S., Quiram, G. L., Sirota, J. I., & Seabloom, E. W. (2016). Quantifying the associations between fungal endophytes and biocontrol-induced herbivory of invasive purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Mycologia*, 108(4), 625-637.

- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534.
- Day, N. J., Dunfield, K. E., & Antunes, P. M. (2015). Temporal dynamics of plant-soil feedback and root-associated fungal communities over 100 years of invasion by a non-native plant. *Journal of Ecology*, 103(6), 1557-1569.
- Dech, J. P., & Nosko, P. (2002). Population establishment, dispersal, and impact of *Galerucella pusilla* and *G. californiensis*, introduced to control purple loosestrife in central Ontario. *Biological Control*, 23(3), 228-236.
- Delisle, F., Lavoie, C., Jean, M., & Lachance, D. (2003). Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, 30(7), 1033-1042.
- Diehl, J. K., Holliday, N. J., Lindgren, C. J., & Roughley, R. E. (1997). Insects associated with purple loosestrife, *Lythrum salicaria* L., in southern Manitoba. *The Canadian Entomologist*, 129(5), 937-948.
- Doyon, D. (1953). Essais de rénovation de la végétation naturelle de la Commune de Baie du Febvre. Faculté d'agriculture de l'Université Laval, Sainte-Anne-de-la-Pocatière, Canada.
- Environnement Canada. (2004). Stratégie nationale sur les espèces exotiques envahissantes. Ottawa, Canada.
- Fleming, P. J. S., Ballard, G., Reid, N. C. H., & Tracey, J. P. (2017). Invasive species and their impacts on agri-ecosystems: issues and solutions for restoring ecosystem processes. *The Rangeland Journal*, 39(6), 523-535.
- Grevstad, F. S. (2006). Ten-year impacts of the biological control agents *Galerucella pusilla* and *G. californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) on purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Central New York State. *Biological Control*, 39(1), 1-8.
- Hager, H. A., & McCoy, K. D. (1998). The implications of accepting untested hypotheses: a review of the effects of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity and Conservation*, 7(8), 1069-1079.
- Hight, S. D. (1990). Available feeding niches in populations of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in the northeastern United States. In *Proceedings of the VII International Symposium on the Biological Control of Weeds* (ed ES Delfosse), pp. 269-278. Rome, Italy: Istituto Sperimentale per la Patologia Vegetale, Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste.

- Hight, S. D., Blossey, B., Laing, J., & Declerck-Floate, R. (1995). Establishment of insect biological control agents from Europe against *Lythrum salicaria* in North America. *Environmental Entomology*, 24(4), 967-977.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(4), 164-170.
- Labandeira, C. C., Wilf, P., Johnson, K. R., & Marsh F. 2007 *Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils*. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, District of Columbia.
- Larson, J.L. (1989). Purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) in a southeastern sedge meadow. University of Wisconsin, Milwaukee, Field Station Bulletins, 22(1), 1-11.
- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F., & Létourneau, G. (2003). Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, 30(4), 537-549.
- Lavoie, C. (2010). Should we care about purple loosestrife? The history of an invasive plant in North America. *Biological Invasions*, 12(7), 1967-1999.
- Lavoie, C., Joly, S., Bergeron, A., Guay, G., & Groeneveld, E. (2016). Explaining naturalization and invasiveness: new insights from historical ornamental plant catalogs. *Ecology and Evolution*, 6(20), 7188-7198.
- Lees, D. C., Lack, H. W., Rougerie, R., Hernandez-Lopez, A., Raus, T., Avtzis, N. D., ... Lopez-Vaamonde, C. (2011). Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(6), 322-328.
- Lehndal, L., Hambäck, P. A., Ericson, L., & Ågren, J. (2016). Herbivory strongly influences among-population variation in reproductive output of *Lythrum salicaria* in its native range. *Oecologia*, 180(4), 1159-1171.
- Levin, L. A., Neira, C., & Grosholz, E. D. (2006). Invasive cordgrass modifies wetland trophic function. *Ecology*, 87(2), 419-432.
- Lindgren, C. J., Corrigan, J., & De Clerck-Floate, R. A. (2001). *Lythrum salicaria* L., Purple loosestrife (Lythraceae), (pp. 383-390): In Mason, P. G., and Huber, J. T., Editors. Biological control programmes in Canada, 1981-2000, CAB International, New York, Oxford University Press.

- Louis-Marie, P. (1944). La Salicaire dans le Québec. Institut Agricole d'Oka, Province de Québec, Canada.
- Mack, R. N. (1991). The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Economic Botany*, 45(2), 257-273.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710.
- Mal, T. K., Lovettdoust, J., Lovettdoust, L., & Mulligan, G. A. (1992). The Biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Plant Science*, 72(4), 1305-1330.
- Malecki, R. A., Blossey, B., Hight, S. D., Schroeder, D., Kok, L. T., & Coulson, J. R. (1993). Biological control of purple loosestrife. *BioScience*, 43(10), 680-686.
- McAvoy, T. J., Kok, L. T., & Johnson, N. (2016). A multiyear year study of three plant communities with purple loosestrife and biological control agents in Virginia. *Biological Control*, 94, 62-73.
- Meineke, E. K., Davis, C. C., & Davies, T. J. (2018). The unrealized potential of herbaria for global change biology. In press. *Ecological Monographs*.
- Meyer, C., Weigelt, P., & Kreft, H. (2016). Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecology Letters*, 19(8), 992-1006.
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec. (2013). Le lac Saint-Pierre : Un joyau à restaurer. Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs, Québec, Canada.
- Mitchell, C. E., Blumenthal, D., Jarošík, V., Puckett, E. E., & Pyšek, P. (2010). Controls on pathogen species richness in plants' introduced and native ranges: roles of residence time, range size and host traits. *Ecology Letters*, 13(12), 1525-1535.
- Morrow, P. A., & Fox, L. R. (1989). Estimates of pre-settlement insect damage in Australian and North American forests. *Ecology*, 70(4), 1055-1060.
- Pearson, D. E. (2009). Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. *Oecologia*, 159(3), 549-558.

- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273-288.
- Pitcairn, M. J. (2011). Biological control, of plants. In Simberloff, D. and Rejmánek, M., Editors. *Encyclopedia of biological invasions* (pp. 63-65), University of California Press, Berkeley, California.
- Pyšek, P. (1995) On the terminology used in plant invasion studies. *Plant invasions: general aspects and special problems* (eds P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade), pp. 71-81. SPB. Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1), 131-143.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., & Carlton, J.T. (2011). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology, (pp. 409-420): In Richardson, D. M., Editor. *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex.
- Sarat E., Mazaubert E., Dutartre A., Poulet N., and Soubeyran Y. (2015). Les espèces exotiques envahissantes. Connaissances pratiques et expériences de gestion. Volume 2 – UICN France, Onema, collection « Comprendre pour agir ».
- Schilthuizen, M., Santos Pimenta, L. P., Lammers, Y., Steenbergen, P. J., Flohil, M., Beveridge, N. G. P., ... Beukeboom, L. W. (2016). Incorporation of an invasive plant into a native insect herbivore food web. *PeerJ*, 4, e1954.
- Schultheis, E. H., Berardi, A. E., & Lau, J. A. (2015). No release for the wicked: enemy release is dynamic and not associated with invasiveness. *Ecology*, 96(9), 2446-2457.
- Siemann, E., Rogers, W. E., & Dewalt, S. J. (2006). Rapid adaptation of insect herbivores to an invasive plant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1602), 2763-2769.
- Shigesada, N., & Kawasaki, K. (1997). *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

- Simberloff, D., & Gibbons, L. (2004). Now you see them, now you don't! - Population crashes of established introduced species. *Biological Invasions*, 6(2), 161-172.
- Stricker, K. B., Harmon, P. F., Goss, E. M., Clay, K., & Luke Flory, S. (2016). Emergence and accumulation of novel pathogens suppress an invasive species. *Ecology Letters*, 19(4), 469-477.
- Stuckey, R. L. (1980). Distributional history of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in North America. *Bartonia*, 47, 3-20.
- Templeton, K. (1999). Biological control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Quebec. Master thesis, McGill University, Montreal, Canada.
- Thompson, D. Q., Stuckey, R. L., & Thompson, E. B. (1987). *Spread, impact, and control of purple loosestrife (Lythrum salicaria) in North American wetlands*. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, District of Columbia.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8), 1345-1351.
- Vellend, M., Harmon, L. J., Lockwood, J. L., Mayfield, M. M., Hughes, A. R., Wares, J. P., & Sax, D. F. (2007). Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(9), 481-488.
- Whittaker, R. H., & Likens, G. E. (1973). Primary production: The biosphere and man. *Human Ecology*, 1(4), 357-369.
- Williams, P.A. (1997). Ecology and management of invasive weeds. Conservation Sciences Publication No. 7. Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Williamson, M. H., & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78(1-2), 163-170.
- Young, A. M., & Larson, B. M. H. (2011). Clarifying debates in invasion biology: A survey of invasion biologists. *Environmental Research*, 111(7), 893-898.
- Zangerl, A. R., & Berenbaum, M. R. (2005). Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(43), 15529-15532.

ANNEXE A

EFFET DES NIVEAUX D'EAU SUR L'ABONDANCE DE LA SALICAIRE

A.1 Mise en contexte

L'évaluation des dommages exercés par les insectes dans les milieux humides de la rive nord du lac Saint-Pierre en 2016 indique que plusieurs spécimens étaient fortement endommagés (voir *Contemporary damage evaluation*, Chapitre II). Ceci laisse présager un déclin des populations si l'intensité des dommages est suffisamment importante et que cette pression d'herbivorie persiste depuis un certain temps. Toutefois, le portrait de la situation était tout autre l'année suivante en raison des crues printanières exceptionnelles de 2017. En effet, la pression d'herbivorie était plus faible dans l'ensemble des secteurs étudiés en 2016 (observations personnelles). De ce fait, il est possible de se demander si une longue période d'inondation comme celle de 2017 (Figure A.1) peut potentiellement avoir un impact plus important sur l'abondance de la salicaire que la pression d'herbivorie exercée par les insectes. Le présent document fait état de la démarche utilisée pour explorer l'effet potentiel des inondations sur la valeur adaptative de la salicaire.

A.2 Méthodologie

Du 8 au 10 août 2016, cinq secteurs de la rive nord du lac Saint-Pierre (Figure A.2) avaient été visités pour évaluer la pression d'herbivorie exercée par les insectes. Dans chacun de ces secteurs, 30 coordonnées géographiques avaient été tirées aléatoirement sur une grille quadrillée à tous les mètres et le spécimen de salicaire le plus près de chaque coordonnée qui mesurait minimalement 50 cm de hauteur avait été identifié une fois sur le terrain. Au cours de cet échantillonnage, la distance entre la coordonnée tirée et le plant de salicaire le plus près avait été notée afin d'estimer la densité de salicaire dans chacun des secteurs. La longueur du rameau et de

l'inflorescence de la salicaire avaient également été consignées dans le but d'avoir un portrait de l'allocation en biomasse dans les modules aériens. Ces données ont donc été mises à profit pour étudier l'effet des inondations sur l'abondance de la salicaire.

En 2017, des crues printanières exceptionnelles alimentées par l'eau de fonte des neiges et les précipitations ont engendré d'importantes inondations au Québec. Les secteurs du lac Saint-Pierre qui avaient été visités en 2016 ont été visités à nouveau pour étudier l'impact de cet événement exceptionnel sur les densités de salicaire. Les données ont été récoltées en suivant la même méthodologie qu'en 2016. Néanmoins, l'échantillonnage a été réalisé plus tard dans la saison étant donné que les sites étaient inaccessibles aux mêmes dates que l'année précédente. L'échantillonnage s'est fait le 14 septembre dans les secteurs de Louiseville, Yamachiche et Pointe-du-Lac. À Maskinongé et à Porte de la Mauricie, l'échantillonnage a été réalisé le 21 septembre et le 13 octobre, respectivement.

En 2018, les cinq secteurs du lac Saint-Pierre ont été revisités pour évaluer les densités de salicaire un an après l'inondation exceptionnelle de 2017. La méthode utilisée pour recueillir les données était la même qu'en 2016. L'échantillonnage s'est déroulé du 8 au 11 août dans les différents secteurs.

La densité de salicaire pour chacun des secteurs a été estimée en utilisant la méthode centrée sur l'individu le plus proche (Cottam et Curtis, 1956), qui s'exprime comme suit :

$$D = \frac{1}{(2\bar{x}_d)^2} , \quad (\text{eq. 1})$$

où D est la densité (plantes/m²), \bar{x}_d est la distance moyenne entre un plant de salicaire et le point d'échantillonnage (m). Les variations annuelles dans la longueur des rameaux et des inflorescences pour chacun des secteurs ont été représentées graphiquement à l'aide de diagrammes en boîte.

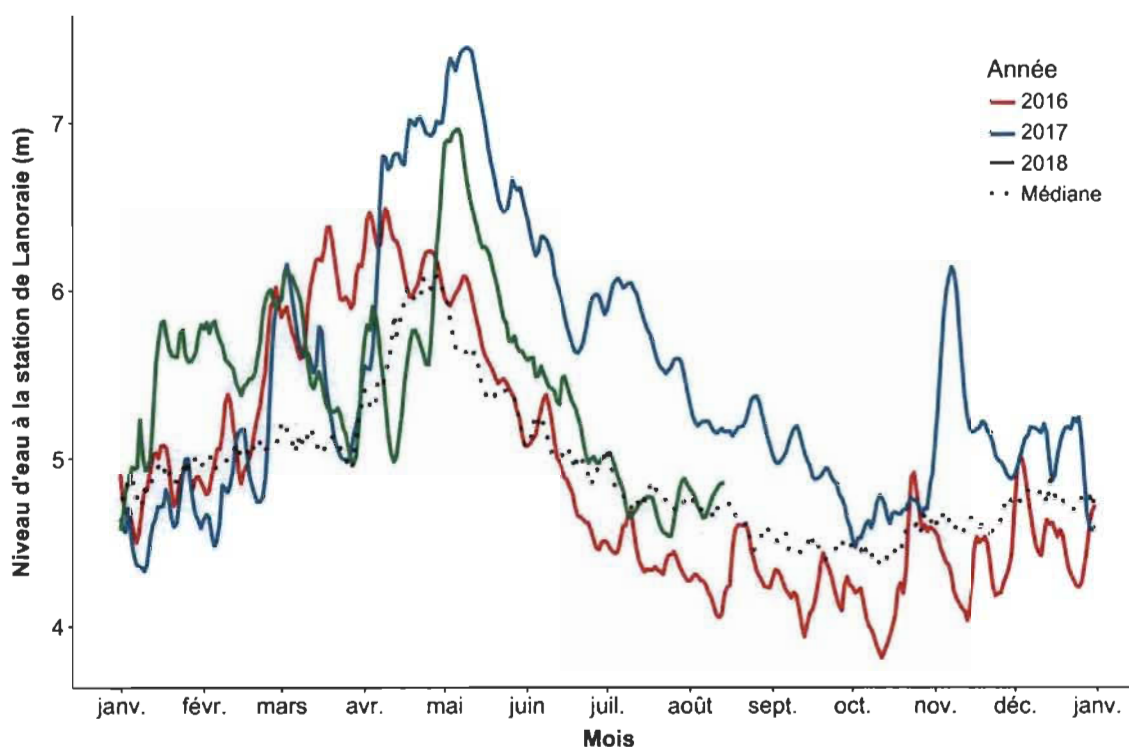


Figure A.1 Niveaux d'eau journaliers à la station hydrométrique de Lanoraie.

Le fleuve Saint-Laurent est alimenté par deux principaux bassins hydrographiques régularisés : les Grands Lacs (station de Cornwall) et la rivière des Outaouais (station de Carillon). La station hydrométrique de Lanoraie mesure les niveaux d'eau en amont du lac Saint-Pierre, un élargissement du fleuve Saint-Laurent où l'étude a été réalisée. La moyenne quotidienne du niveau d'eau d'un jour donné a été calculée en faisant la moyenne de tous les relevés sur une période de 24 h à la station hydrométrique. À partir de ces données, la médiane a été calculée en se basant sur le niveau d'eau moyen quotidien des 25 dernières années (période de référence de 1993 à 2017). Les données ont été extraites sur le site d'Environnement Canada (<https://eau.ec.gc.ca/>).

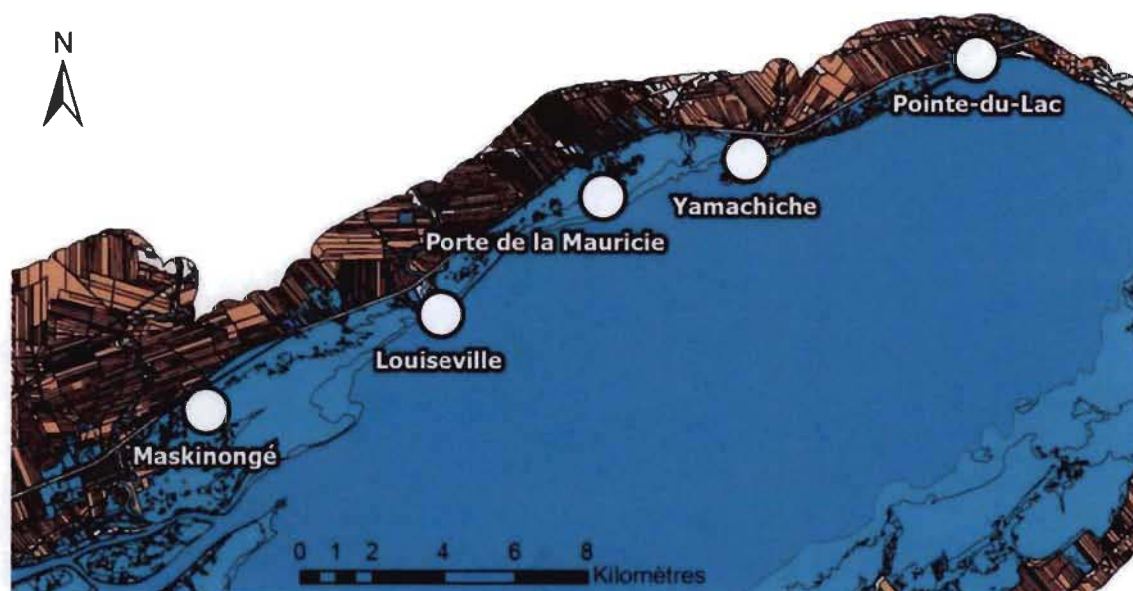


Figure A.2 Localisation des sites à l'étude au lac Saint-Pierre.

Les populations de salicaire ont été suivies de 2016 à 2018 dans cinq secteurs du lac Saint-Pierre. Les sites à l'étude ont été choisis à partir de la cartographie détaillée des milieux humides des secteurs habités du territoire de la Mauricie (Canards Illimités, 2014).

A.3 Résultats et discussion

Les crues printanières exceptionnelles de 2017 ont affecté négativement les populations de salicaire, particulièrement lorsque les populations qui prévalaient en 2016 étaient denses (Figure A.3). Les densités de la salicaire chutent drastiquement dans les secteurs de Pointe-du-Lac et Yamachiche en 2017, celles-ci atteignant même moins d'un individu par m² dans le dernier secteur. De plus, aucune salicaire n'a été observée à Maskinongé cette même année. L'effet des longues crues printanières semble toutefois s'atténuer rapidement puisque les densités de salicaire observées dans les trois secteurs préalablement mentionnés ont de nouveau augmenté en 2018, même si elles étaient toujours inférieures à celles observées en 2016. Ceci suggère un rétablissement rapide des populations de salicaire suite à une inondation prolongée. L'effet des inondations semble toutefois être négligeable lorsque la densité de salicaire dans un secteur donné est globalement faible (Figure A.3). Les densités de salicaire sont demeurées relativement stables, à moins d'un individu par m², dans les secteurs de Louiseville et

Porte de la Mauricie sur les trois années d'étude. L'incidence des crues printanières sur la densité de la salicaire semble donc être limitée aux populations abondantes.

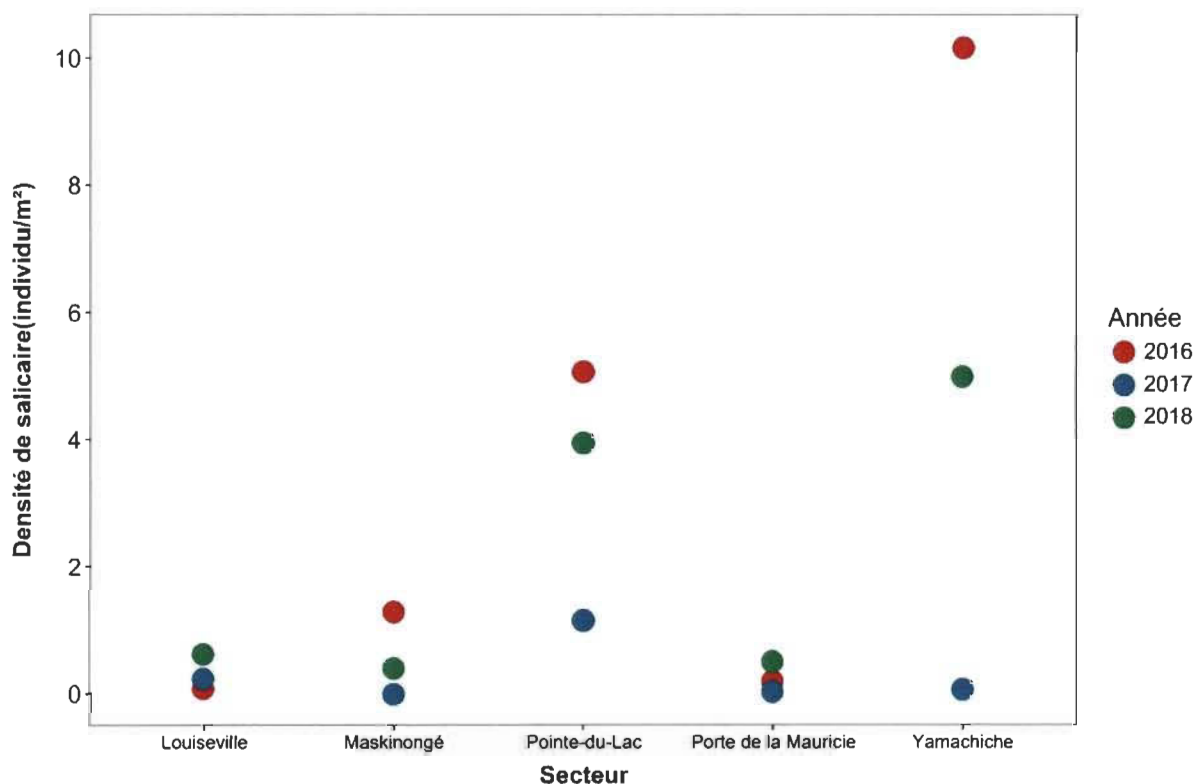


Figure A.3 Densité de salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018.

Dans chaque secteur, la distance au point de 30 individus de salicaire a été relevée chaque année ($n = 150$) pour estimer la densité de salicaire. La densité de salicaire pour chacun des secteurs a été calculée en utilisant la méthode basée sur l'individu le plus proche (Cottam et Curtis, 1956).

L'inondation exceptionnelle de 2017 a également eu des répercussions sur la longueur des rameaux de salicaire dans certains secteurs (Figure A.4). À Yamachiche et à Louiseville, la longueur moyenne des individus a diminué alors qu'elle est restée stable à Pointe-du-Lac. La longueur moyenne des individus a toutefois augmenté à Porte de la Mauricie, ce qui est contraire à nos attentes. Il faut néanmoins interpréter ce dernier résultat avec précaution puisque les mesures relevées en 2017 ont été effectuées au mois d'octobre, soit près de deux mois plus tard qu'en 2016. Il est probable que la taille de la salicaire aurait été plus petite si l'échantillonnage avait été réalisé à la même

date qu'en 2016, à la différence que les plants étaient encore sous l'eau à cette date en 2017. Bien que les crues exceptionnelles affectent la longueur des rameaux de certains secteurs en 2017, cet effet n'est pas manifeste en 2018 puisque les longueurs augmentent dans la majorité des secteurs.

L'effet le plus notable des crues printanières concerne une réduction de l'investissement dans les structures reproductrices. En effet, la longueur de l'inflorescence diminue dans l'ensemble des secteurs étudiés en 2017 (Figure A.5). Cette année-là, la majorité des individus ne portaient pas d'inflorescence en fin de saison, ce qui suggère un impact de l'inondation sur la reproduction sexuée. Néanmoins, cette réduction de l'investissement dans la production de fleurs a été observée uniquement en 2017.

A.4 Conclusion

Nos données suggèrent qu'une période d'inondation prolongée, comme celle de 2017 au lac Saint-Pierre, peut avoir un impact négatif sur la croissance de la salicaire. Néanmoins, l'effet semble s'estomper rapidement (Figure A.6). Dans de futurs travaux, il serait intéressant d'étudier des sites sur un gradient d'élévation dans plaine inondable afin d'évaluer les changements dans la répartition spatiale des populations de salicaire en fonction de l'amplitude et la durée des crues printanières.

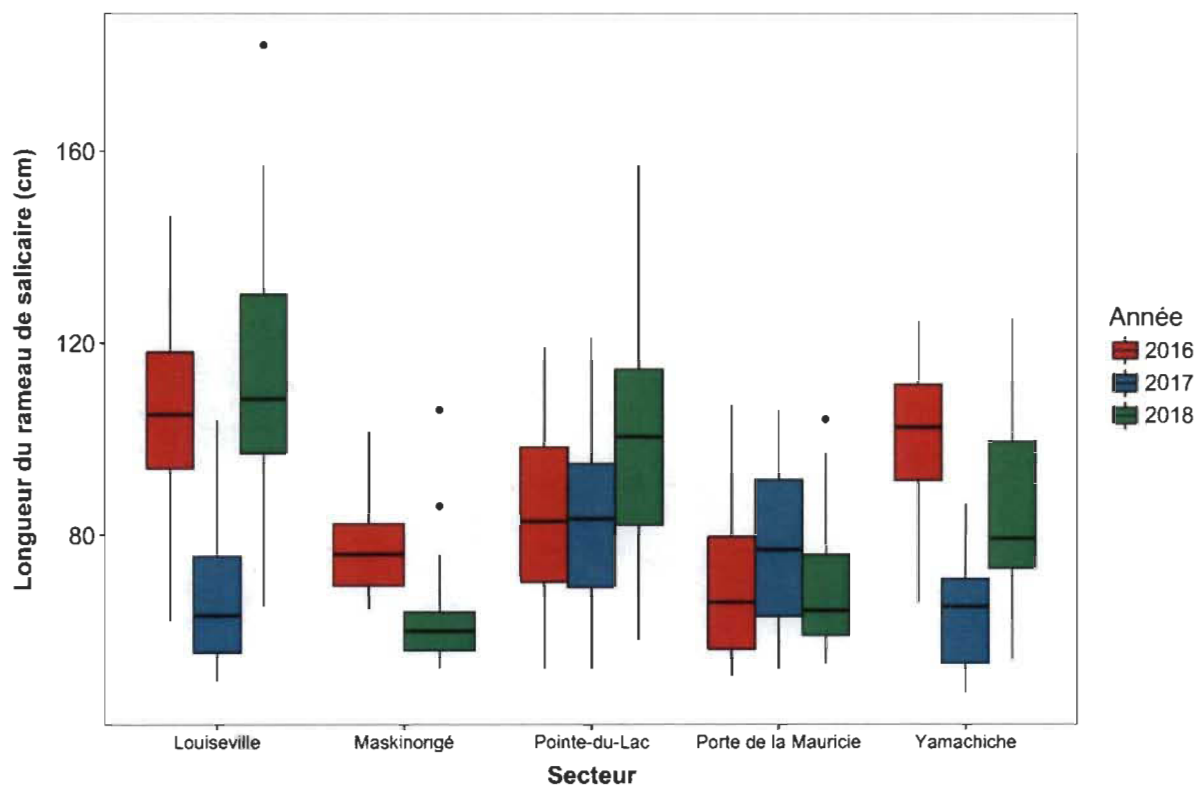


Figure A.4 Longueur du rameau des salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018.

Dans chaque secteur, la longueur du rameau a été mesurée sur 30 individus de salicaire chaque année ($n = 150$). La salicaire était absente dans le secteur de Maskinongé en 2017.

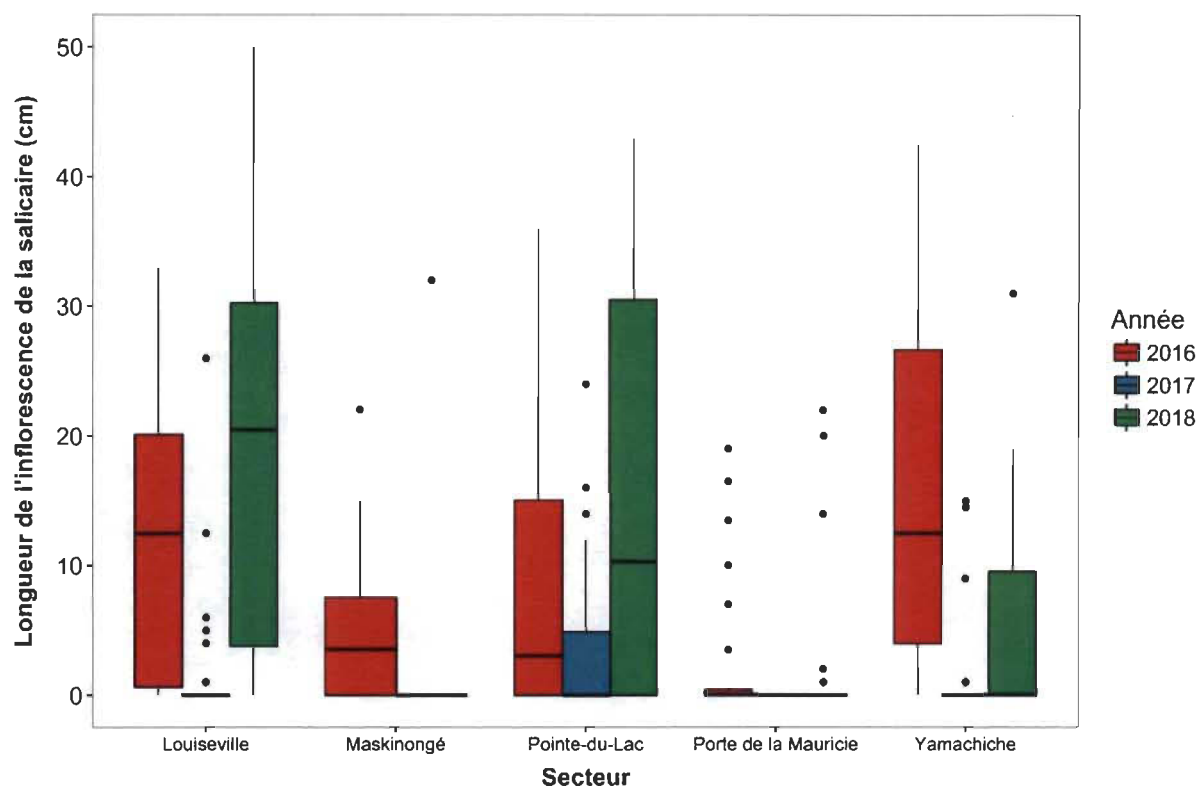


Figure A.5 Longueur de l'inflorescence des rameaux de salicaire dans 5 secteurs du lac Saint-Pierre de 2016 à 2018.

Dans chaque secteur, la longueur de l'inflorescence a été mesurée sur 30 individus de salicaire chaque année ($n = 150$). La salicaire était absente dans le secteur de Maskinongé en 2017.

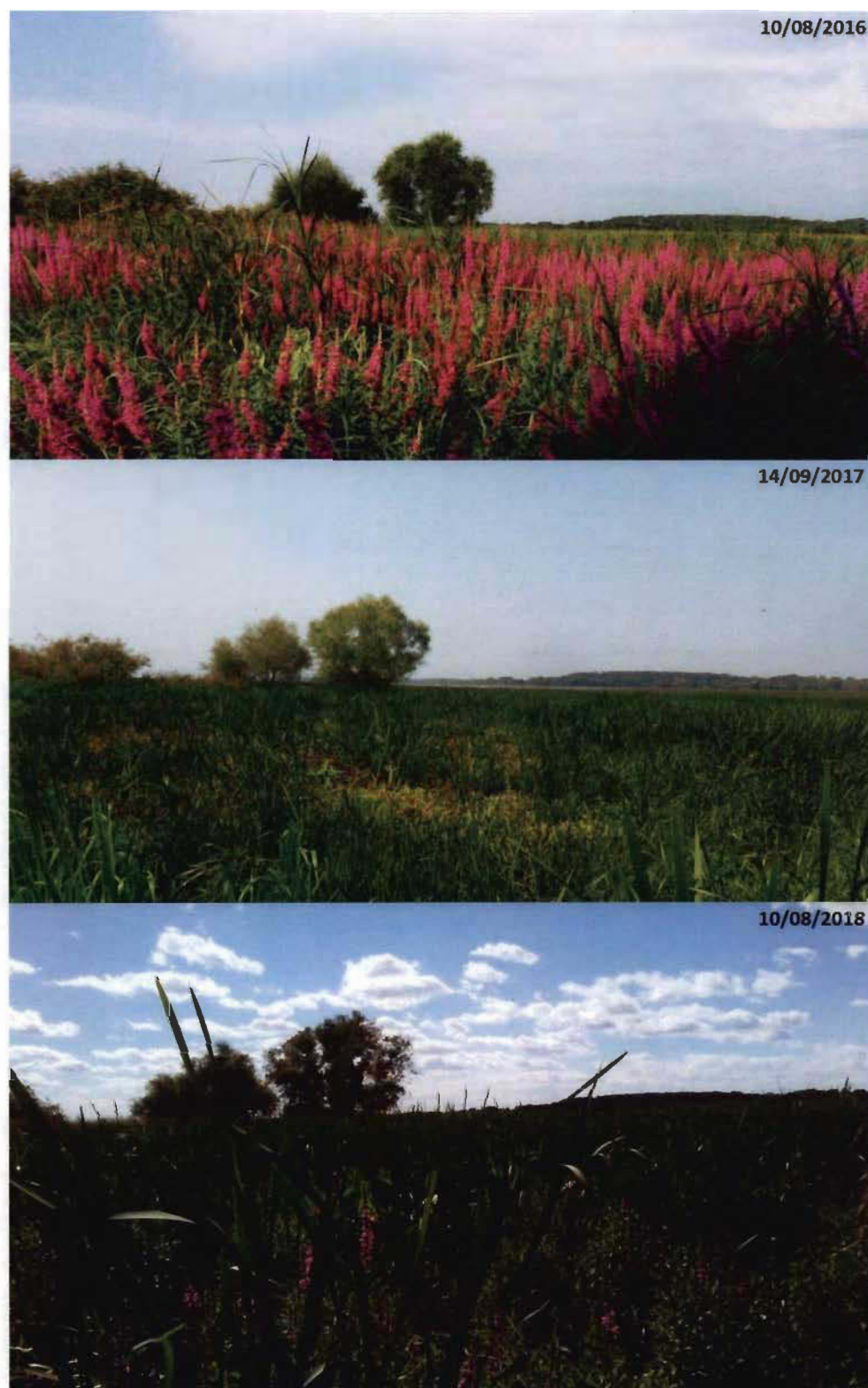


Figure A.6 Population de salicaire suivie à Yamachiche de 2016 à 2018.
La densité de salicaire observée en 2016 a fortement diminué en 2017 suite à une inondation exceptionnelle. En 2018, la densité de salicaire a augmenté, mais à un niveau inférieur qu'en 2016.

A.5 Références

Canards Illimités. (2014). Données de la cartographie détaillée des milieux humides des secteurs habités du territoire de la Mauricie. Canards Illimités, Québec, Canada.

Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology*, 37(3), 451-460.

Environnement Canada. (2018). Données de niveau d'eau quotidien pour Saint-Laurent (fleuve) à Lanoraie (02OB011) [QC]. https://eau.ec.gc.ca/report/historical_f.html?stn=02OB011&mode=Table (consulté le 14 août 2018)