



Université du Québec
à Rimouski

**COLONISATION PAR LES PLANTES EXOTIQUES
LE LONG DU GRADIENT ALTITUDINAL GASPESIEN**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ANTHONY ST-JEAN

Juillet 2025

Composition du jury :

Dominique Arsenault, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Luc Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Guillaume de Lafontaine, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Alison Munson, Examinatrice externe, Université Laval

Dépôt initial le 4 avril 2025

Dépôt final le 3 juillet 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À Papa, pour m'avoir immergé
dans la nature dès mon plus jeune âge,
à Marilou, pour m'avoir accompagné
dans mes excursions scientifiques
d'enfance et à Maman, pour son amour
des plantes.

“The love of complexity without
reductionism makes art; the love of
complexity with reductionism makes
science.”

Edward O. Wilson

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur Luc Sirois et mon codirecteur Guillaume de Lafontaine. Merci Luc de m'avoir permis de réaliser ce projet d'introduction à la recherche au 1^{er} cycle qui allait finalement devenir ma maitrise. Tu étais toujours disponible pour répondre à mes questions et ton investissement dans le projet en est devenu contagieux, j'en ai bien peur ! Merci Guillaume pour ta créativité et l'effort considérable de révision de texte qui ont permis de faire passer efficacement les messages et ainsi maximiser les retombées de mon travail. Merci à vous deux de m'avoir soutenu et constamment encouragé à me dépasser pour atteindre les objectifs que je m'étais fixés. Lisa, ma partenaire de vie, je te suis extrêmement reconnaissant pour ta générosité et ta patience. Merci mille fois pour la relecture de texte, tes conseils judicieux et ton oreille attentive qui m'ont permis de passer au travers des épreuves de ce travail de recherche. Ce ne sont que quelques exemples de ton immense support et je l'apprécie beaucoup.

Pour l'effort de terrain, je souhaite remercie tout particulièrement Juliane Fisette pour son aide lors de l'entièreté de la campagne de terrain de 2022. Merci pour ton enthousiasme, ta proactivité et ton énergie toujours au rendez-vous ! (moyennant la présence de collations bien sûr). Un tel effort d'échantillonnage n'aurait jamais été possible sans toi et ça aurait été bien moins agréable. Merci à Philippe Blier d'avoir sauvé la mise à la fin de l'été en m'assistant pour la dernière semaine de terrain. J'ai eu beaucoup de chance de bénéficier de ton aide de qualité et de ton caractère travaillant. Sans cela, on ne passait pas au travers des retours en lampe frontale et de la pluie du mont Logan ! Je remercie également Samuel Harimanana, Delphine Ruffio et Lisa Nondier pour leur aide de quelques jours plus que bienvenue dans le secteur du mont Albert. Merci aussi à Laurianne Dumont et Camille Bussière pour leur aide dans le secteur du mont Logan, c'était malade (dans tous les sens du terme).

Pour l'effort en laboratoire, je remercie spécialement Clara Martel pour la prise de mesure assidue sur les fleurs ainsi que les mesures de pH, Juliane Fisette pour les tests de

germination et Mathieu Renaud pour son aide à la prise de mesure sur les pappus et les fruits. À ces efforts se sont ajoutées les contributions de Blake Pan, Ariane Fortin, Maxime Gaillard, Elliot Chartrand et Jérôme Bergeron. Il y avait beaucoup de traits phénotypiques sur la planche, mais nous avons réussi.

Merci à Martin-Hugues St-Laurent et à Claude Lavoie d'avoir fait partie de mon jury de devis de recherche et à Dominique Arseneault et Alison Munson pour avoir accepté de réviser mon mémoire. Merci à Alain Caron et à Bill Shipley pour les conseils en statistiques. Pour leurs conseils taxonomiques lors de l'identification de mes spécimens à l'herbier Marie-Victorin, je remercie Geofrey Hall et Luc Brouillet de l'institut de recherche en biologie végétale. Merci à Ludovic Jolicoeur de m'avoir permis d'utiliser mon expertise en bryophytes dans un contexte d'enseignement, une expérience professionnelle intéressante dans mon parcours académique.

Merci à ma famille, en particulier Papa et Maman, qui ont toujours présenté de l'intérêt envers les avancées de mon projet et qui étaient là pour fêter mes bons coups. Merci à mes amis et mes comparses du laboratoire qui m'ont permis de vaincre le quotidien monotone d'intenses périodes de travail et de m'amuser en bonne compagnie. Que ce soit pour des jeux de société, de la musique, de l'escrime, des activités associatives, des sorties d'herborisation ou simplement pour discuter, vous avez alimenté mon âme pour que je trouve le courage de traverser les embûches présentées devant moi.

AVANT-PROPOS

Il est fascinant de voir à quel point les éléments de la nature semblent faits pour se réguler. Un élément aberrant s'est toutefois immiscé dans le paysage : les organismes exotiques. Pour moi, ces non-indigènes mettent en évidence à quel point l'humain a la capacité de modifier son environnement. Lorsqu'ils servent de modèles d'étude, ils fascinent. Ils représentent de nouveaux éléments dans un système qui avait atteint une stabilité depuis bien plus longtemps ou encore parce qu'ils profitent de néo-écosystèmes anthropisés. Mais dans quel groupe le travail est le plus pertinent ? En étudiant les plantes, je savais que je ne serais pas déçu : c'est un groupe extrêmement diversifié et il est agréable de baser des hypothèses sur le fait que ce sont des organismes sessiles qui ont un lien particulier avec l'environnement local. D'ailleurs, lorsqu'on pense à des exemples de plantes exotiques, quoi de plus évident qu'un bon vieux pisserlit ! Au niveau des plantes, il reste bien du travail à faire. J'ai été et je reste ébahi de constater que c'est environ 30% de la flore qui est exotique au Québec et que cette proportion est radicalement plus élevée en zone urbaine. Cependant, il y a bien un endroit où les plantes exotiques se font plus rares sur des kilomètres : le parc national de la Gaspésie. Dans cet ensemble d'écosystèmes extraordinaires, j'ai pu côtoyer les opposés : les plantes rares des montagnes et les plantes exotiques. Mais quelle idée d'aller inventorier des plantes aussi banales que des exotiques dans un milieu aussi exceptionnel pour sa flore indigène ? Voilà une question qui a trouvé réponse dans la raison même de l'existence du parc national de la Gaspésie : la conservation du milieu tel qu'il est actuellement pour les générations futures. Je peux me considérer chanceux : j'ai pu me pencher sur une problématique de façon fondamentale et tout de même avoir un volet appliqué à exploiter pour justifier la nécessité pratique d'une telle recherche. La présence de pisserlit ou d'autres plantes exotiques au sommet du mont Albert soulève des enjeux bien plus importants que lorsqu'on les retrouve dans le gazon de banlieue de la maison familiale.

Pour réaliser ce projet, j'ai dû gravir des montagnes au sens propre, mais aussi au sens figuré. Je me suis vite rendu compte que le milieu de la recherche demande une rigueur et un

bagage méthodologique supérieur et que la marche est haute entre le 1^{er} et le 2^e cycle universitaire. Mais quel sentiment que de se dire qu'à la fin d'un tel projet on a acquis une autonomie scientifique pour se poser des questions sur ce qui nous entoure et parvenir à y répondre de façon logique par une suite d'idée qui nous appartient. Réaliser un tel projet apporte une fierté indescriptible. C'est comme arriver en haut d'une montagne et admirer le paysage grandiose qui se dessine sous nos yeux.

RÉSUMÉ

À l'échelle mondiale, on enregistre depuis quelques décennies la progression en altitude de plusieurs populations d'espèces de plantes exotiques naturalisées (PEN), ce qui représente un enjeu pour le maintien de l'intégrité des milieux naturels. Les facteurs qui favorisent la colonisation des PEN dans leurs nouveaux territoires sont multiples. Nous avons mesuré la distribution des PEN du parc national de la Gaspésie (PNG) et évalué le rôle 1) des conditions environnementales et 2) de la plasticité phénotypique dans le processus de colonisation. Il y a 107 espèces de PEN comprenant plus de 1,7 milliard d'individus dans le PNG. Notre analyse historique démontre une augmentation de 1 000% de la richesse des PEN en 70 ans. En comparaison avec les autres parcs de la péninsule Gaspésienne et les milieux montagnards à proximité dans les Appalaches, la plus faible richesse exotique PNG est cohérente avec l'histoire d'utilisation permanente du territoire bien plus récente. Les colonies de PEN atteignent les valeurs maximales tant en effectif qu'en richesse spécifique dans les sources de basses altitudes et il s'en suit une diminution graduelle de ces variables le long des sentiers. Nos résultats indiquent que, dans l'ensemble, les conditions environnementales des sites colonisés par les PEN sont semblables à celles de sites sélectionnés au hasard. Toutefois, la couche organique du sol est significativement plus faible dans les sites colonisés par les PEN, mais cette différence disparaît dans la zone piétinée du sentier. L'environnement érodé des sentiers ne présente donc pas de limitation à la colonisation des PEN. Les espèces apparentées de PEN affichent des stratégies fonctionnelles différentes pour coloniser l'espace. Les résultats de notre analyse de piste indiquent des tendances directionnelles dans les traits phénotypiques mesurés le long du gradient d'altitude. Par exemple, la surface spécifique foliaire diminue en altitude alors que la reproduction végétative augmente. Ces variables peuvent avoir un effet direct ou indirect sur les traits et ultimement le nombre de fruits par plantes, notamment par le biais de variables environnementales telles que le couvert de canopée et l'épaisseur de matière organique. Le développement anthropique du massif gaspésien, les conditions environnementales favorables et l'ajustement phénotypique modulant le caractère invasif expliquent l'expansion des PEN dans ce territoire montagnard.

Mots-clés : aire protégée, atlas, colonisation, conditions environnementales, gradient d'altitude, plante exotique naturalisée, sentier pédestre, trait fonctionnel

ABSTRACT

Globally, over the past few decades, there has been an upward progression of several populations of naturalized exotic plant species (NEPs), which poses a challenge for maintaining the integrity of natural environments. The factors promoting the colonization of NEPs in their new territories are multiple. We quantified the distribution of NEPs in the Gaspésie National Park (GNP) and assessed the role of 1) environmental conditions and 2) phenotypic plasticity in the colonization process. There are 107 species of NEPs comprising over 1.7 billion individuals in the GNP. Our historical analysis demonstrates a 1,000% increase in NEP richness over 70 years. Compared to other parks in the Gaspé Peninsula and nearby mountainous areas in the Appalachians, the GNP's relatively low exotic richness is consistent with its much more recent history of permanent land use. NEP colonies show the highest values in both abundance and species richness in low-altitude sources, followed by a gradual decrease of these variables along hiking trails. Our results indicate that the environmental conditions of sites colonized by NEPs are similar to those of randomly selected sites due to the erosion of the organic soil layer. The eroded environment of the trails does not therefore limit NEP colonization. Related NEP species exhibit different functional strategies for colonizing space. The results of our trail analysis indicate directional trends in the phenotypic traits measured along the altitude gradient. For example, specific leaf area decreases with altitude, while vegetative reproduction increases. These variables can have direct or indirect effects on traits and ultimately on the number of fruits per plant, notably through environmental variables such as the canopy cover and organic matter thickness. The anthropogenic development of the Gaspé massif, favorable environmental conditions, and phenotypic adjustment modulating invasiveness explain the expansion of NEPs in this mountainous territory.

Keywords: protected area, atlas, colonization, environmental conditions, elevation gradient, naturalized exotic plant, hiking trail, functional trait.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS	xi
RÉSUMÉ	xiv
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES	xvii
LISTE DES TABLEAUX	xxi
LISTE DES FIGURES	xxv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxxix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	41
CONTEXTE GENERAL	41
LA COLONISATION DES MILIEUX MONTAGNARDS PAR LES PLANTES EXOTIQUES	43
Isolement.....	43
Processus biogéographique.....	43
Stratégie des plantes exotiques	44
Processus évolutif	45
MODELES D'ETUDE.....	46
ÉCHELLES SPATIALES	47
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	48
CHAPITRE 1 Atlas des plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie.....	51
1.1. RESUME	52
1.2. ABSTRACT	53
1.3. INTRODUCTION	54
1.4. MATERIEL ET METHODES	55
1.4.1. ÉCHANTILLONNAGE	55
1.4.2. IDENTIFICATION ET INDIGENAT	57

1.4.3. COMPARAISONS HISTORIQUES	58
1.4.4. CONCEPT	58
1.5. RESULTATS	59
1.5.1. NOMBRE DE TAXONS	59
1.5.2. COMPARAISONS HISTORIQUES ET SPATIALES	65
1.6. DISCUSSION ET CONCLUSION	69
1.7. REMERCIEMENTS	71
1.8. REFERENCES	72
1.9. MATERIEL SUPPLEMENTAIRE	78
CHAPITRE 2 Vers le sommet : Patron et processus de colonisation par les plantes exotiques dans une zone montagneuse protégée	191
2.1. RESUME	192
2.2. ABSTRACT	193
2.3. INTRODUCTION	194
2.4. MATERIEL ET METHODES	197
2.4.1. AIRE D'ETUDE	197
2.4.2. ÉCHANTILLONNAGE	197
2.4.3. ANALYSES STATISTIQUES	202
2.4.3.1. COMPOSITION FLORISTIQUE	202
2.4.3.2. COMPARAISON DES SITES	202
2.4.3.3. COLONISATION DANS LES SOURCES ET LES SENTIERS ET SELON LES DIFFERENTS HABITATS EN SENTIER	203
2.4.3.4. DEMOGRAPHIE ET DIVERSITE LE LONG DES SENTIERS	203
2.5. RESULTATS	204
2.5.1. COMPOSITION FLORISTIQUE	204
2.5.2. COMPARAISON DES SITES	206

2.5.3. COLONISATION DIFFERENTIELLE ENTRE LES SOURCES ET LES SENTIERS ET ENTRE LES TROIS HABITATS.....	208
2.5.4. DEMOGRAPHIE ET RICHESSE LE LONG DES SENTIERS	210
2.6. DISCUSSION ET CONCLUSION	213
2.6.1. DISPONIBILITE DES HABITATS	214
2.6.2. LA MATIERE ORGANIQUE FREINE LA COLONISATION PAR LES PEN	214
2.6.3. LA COLONISATION DE L'ETAGE MONTAGNARD PAR LES SENTIERS	215
2.6.4. DEMOGRAPHIE DU PROCESSUS DE COLONISATION.....	216
2.6.5. LE GRADIENT DE DISTANCE ET D'ALTITUDE DE LA COLONISATION EN MONTAGNE	216
2.7. REMERCIEMENTS	221
2.8. REFERENCES	222
2.9. MATERIEL SUPPLEMENTAIRE	233
CHAPITRE 3 Stratégie d'ajustement des traits fonctionnels pour la colonisation d'un environnement montagnard par deux espèces apparentées de plantes exotiques naturalisées.....	251
3.1. RESUME	252
3.2. ABSTRACT	253
3.3. INTRODUCTION	254
3.4. MATERIEL ET METHODES	257
3.4.1. AIRE D'ETUDE	257
3.4.2. ESPECES A L'ETUDE	258
3.4.3. DISPOSITIF D'ECHANTILLONNAGE.....	259
3.4.4. TRAITS PHENOTYPIQUES MESURES	259
3.4.5. TESTS DE GERMINATION.....	261
3.4.6. ANALYSES STATISTIQUES.....	264
3.4.6.1. VARIATION DES TRAITS PHENOTYPIQUES.....	264

3.4.6.2. ANALYSE DE PISTE	265
3.5. RESULTATS	266
3.5.1. DIFFERENCE SOURCE-SENTIER.....	268
3.5.2. GRADIENT D'ALTITUDE EN SENTIER	270
3.5.3. ANALYSE DE PISTE	270
3.6. DISCUSSION.....	274
3.6.1. SURVIE	274
3.6.2. REPRODUCTION	276
3.6.3. DISPERSION	278
3.7. CONCLUSION	279
3.8. REMERCIEMENTS.....	279
3.9. REFERENCES.....	281
3.10. MATERIEL SUPPLEMENTAIRE.....	294
CONCLUSION GÉNÉRALE	341
CHAPITRE 1. HISTORIQUE D'INTRODUCTION DES PEN ET LOCALISATION DES COLONIES	341
CHAPITRE 2. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DE LA COLONISATION.....	342
La colonisation des milieux de basses altitudes	343
La tolérance à l'ombre chez les PEN	344
La colonisation de la toundra alpine.....	345
CHAPITRE 3. FACTEURS EVOLUTIFS DE LA COLONISATION.....	346
CONCLUSION	348
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	349

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Liste des taxons de plantes exotiques naturalisées et données comparatives avec d'autres territoires.....	60
Tableau 2. Comparaison du statut exotique selon 5 sources* pour les taxons considérés comme PEN dans plusieurs territoires. Les taxons pour lesquels il existe actuellement une incertitude taxonomique ne sont pas comptés dans les totaux. Les valeurs entre parenthèses correspondent au nombre de taxons de chaque statut qui font partie de la flore actuelle des PEN du parc national de la Gaspésie.....	66
Tableau S1. Répartition altitudinale et démographie des 107 taxons de plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie, par ordre décroissant d'altitude moyenne ajustée.....	185
Tableau 3. Variables descriptives des colonies de plantes exotiques naturalisées le long du gradient d'altitude gaspésien.....	200
Tableau 4. Variables environnementales mesurées dans les sites échantillonnés dans les sentiers le long du gradient d'altitude gaspésien.	201
Tableau 5. Effort d'échantillonnage, richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées et proportion de quadrats colonisés dans le parc national de la Gaspésie, Canada.	205
Tableau 6. Valeurs de <i>P</i> des facteurs inclus dans les modèles de régression linéaire mixte mettant en relation huit variables environnementales biotiques et abiotiques avec le type de sélection de transect, la montagne, l'habitat, la distance à la source et l'altitude. Les résultats des tests de comparaisons multiples sont présentés pour les modèles significatifs où les lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives. Les valeurs significatives ($\alpha_{\text{Bonferroni}} = 0,00625$) sont en caractère gras.....	209
Tableau S2. Espèces répertoriées dans 289 transects échantillonnés dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada.....	235
Tableau S3. Valeurs de <i>P</i> des facteurs inclus dans les modèles de régression linéaire mixte par habitats mettant en relation la matière organique avec le type de sélection de transect, la montagne, la distance à la source et l'altitude	247
Tableau S4. Modèles linéaires mixtes de la variation des 11 variables environnementales échantillonnées entre les sources et les sentiers.....	247

Tableau S5. Achalandage dans les 3 secteurs de montagnes étudiés dans le parc national de la Gaspésie, Canada, entre juin et octobre 2023 selon les données de la Société des établissements de plein air du Québec.....	250
Tableau 7. Description des 22 traits fonctionnels mesurés chez <i>Pilosella caespitosa</i> et <i>P. officinarum</i>	262
Tableau 8. Tendances des 22 traits phénotypiques de <i>P. caespitosa</i> et de <i>P. officinarum</i> entre les sources et les sentiers et en fonction de la distance à la source et de l'altitude le dans le parc national de la Gaspésie, Canada. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source ou bien le sens de la relation linéaire. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$). La variable explicative est précisée pour les relations linéaires significatives : distance à la source (^D), altitude (^A).....	267
Tableau S6. Nombre d'individus et de colonies de <i>Pilosella caespitosa</i> et de <i>P. officinarum</i> mesurés par structures	297
Tableau S7. Nombre d'individus et de colonies de <i>Pilosella caespitosa</i> et de <i>P. officinarum</i> mesurés par structures incluant les valeurs imputées.....	297
Tableau S8. Valeur moyenne des traits en sentier par rapport à celles des sources pour les trois montagnes au total chez deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	298
Tableau S9. Variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources pour les trois montagnes au total chez deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	299
Tableau S10. Ratio pour la valeur moyenne et la variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources des trois montagnes au total chez deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$)	300
Tableau S11. Ratio pour la valeur moyenne des traits en sentier par rapport à celles des sources pour chacune des trois montagnes chez deux espèces de	

<i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	301
Tableau S12. Ratio pour la variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources pour chacune des trois montagnes chez deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	303
Tableau S13. Tendances pour les 3 montagnes au total et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour les deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	315
Tableau S14. Tendances par montagnes et au total selon la distance à la source et l'altitude chez deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	316
Tableau S15. Tendances par montagnes et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour <i>Pilosella caespitosa</i> . Les flèches et les coefficients de pente en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	317
Tableau S16. Tendances par montagnes et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour <i>Pilosella officinarum</i> . Les flèches et les coefficients de pente en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).....	318
Tableau S17. Comparaison des valeurs de traits entre deux espèces de <i>Pilosella</i> . Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en comparant <i>P. officinarum</i> par rapport à <i>P. caespitosa</i> . Les flèches en gras indiquent des différences significatives.....	340

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Secteurs et sentiers exhaustivement inventoriés pour localiser les occurrences de plantes exotiques dans le parc national de la Gaspésie.	56
Figure 2. Répartition altitudinale des 107 taxons de plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie. Les lignes représentent l'amplitude des altitudes d'occurrence alors que les points indiquent l'altitude des plus nombreuses colonies de chaque espèce. Les 39 points rouges représentent les taxons qui sont aussi rapportés dans la toundra alpine des montagnes Blanches au New Hampshire (Sperduto <i>et al.</i> , 2023).	67
Figure 3. Richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées par tranche de 20 m d'altitude au parc national de la Gaspésie.	68
Figure S1. <i>Achillea millefolium</i> s.l. : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	78
Figure S2. <i>Agrostis capillaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	79
Figure S3. <i>Agrostis gigantea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	80
Figure S4. <i>Agrostis stolonifera</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	81
Figure S5. <i>Alchemilla glabra</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	82
Figure S6. <i>Ambrosia artemisiifolia</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	83
Figure S7. <i>Anthoxanthum odoratum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	84
Figure S8. <i>Anthriscus sylvestris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	85
Figure S9. <i>Aquilegia vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	86
Figure S10. <i>Arctium minus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	87

Figure S11. <i>Artemisia vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	88
Figure S12. <i>Bellis perennis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	89
Figure S13. <i>Blitum bonus-henricus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	90
Figure S14. <i>Bromus inermis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	91
Figure S15. <i>Capsella bursa-pastoris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	92
Figure S16. <i>Centaurea montana</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	93
Figure S17. <i>Centaurea nigra</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	94
Figure S18. <i>Cerastium fontanum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	95
Figure S19. <i>Chaenorhinum minus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	96
Figure S20. <i>Cichorium intybus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	97
Figure S21. <i>Cirsium arvense</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	98
Figure S22. <i>Cirsium palustre</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	99
Figure S23. <i>Cirsium vulgare</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	100
Figure S24. <i>Cynosurus cristatus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	101
Figure S25. <i>Dactylis glomerata</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	102
Figure S26. <i>Daucus carota</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	103

Figure S27. <i>Echium vulgare</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	104
Figure S28. <i>Elymus repens</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	105
Figure S29. <i>Epipactis helleborine</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	106
Figure S30. <i>Erysimum cheiranthoides</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	107
Figure S31. <i>Euphorbia epithymoides</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	108
Figure S32. <i>Euphrasia nemorosa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	109
Figure S33. <i>Euphrasia stricta</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	110
Figure S34. <i>Festuca rubra</i> s.l. : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	111
Figure S35. <i>Filipendula vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	112
Figure S36. <i>Galeopsis bifida</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	113
Figure S37. <i>Galeopsis tetrahit</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	114
Figure S38. <i>Galium mollugo</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	115
Figure S39. <i>Glechoma hederacea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	116
Figure S40. <i>Gnaphalium uliginosum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	117
Figure S41. <i>Hieracium vulgatum</i> s.l. : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	118
Figure S42. <i>Hylotelephium telephium</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	119

Figure S43. <i>Hypericum perforatum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	120
Figure S44. <i>Leucanthemum vulgare</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	121
Figure S45. <i>Linaria vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	122
Figure S46. <i>Lithospermum officinale</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	123
Figure S47. <i>Lolium arundinaceum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	124
Figure S48. <i>Lolium multiflorum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	125
Figure S49. <i>Lolium perenne</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	126
Figure S50. <i>Lotus corniculatus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	127
Figure S51. <i>Malus domestica</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	128
Figure S52. <i>Malva moschata</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	129
Figure S53. <i>Matricaria discoidea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	130
Figure S54. <i>Medicago lupulina</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	131
Figure S55. <i>Medicago sativa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	132
Figure S56. <i>Melilotus albus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	133
Figure S57. <i>Melilotus officinalis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	134
Figure S58. <i>Mycelis muralis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	135

Figure S59. <i>Myosotis sylvatica</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	136
Figure S60. <i>Omalotheca sylvatica</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	137
Figure S61. <i>Oxalis stricta</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	138
Figure S62. <i>Pastinaca sativa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	139
Figure S63. <i>Persicaria maculosa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	140
Figure S64. <i>Phalaris arundinacea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	141
Figure S65. <i>Phleum pratense</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	142
Figure S66. <i>Pilosella aurantiaca</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	143
Figure S67. <i>Pilosella caespitosa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	144
Figure S68. <i>Pilosella flagellaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	145
Figure S69. <i>Pilosella officinarum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	146
Figure S70. <i>Pilosella piloselloides</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	147
Figure S71. <i>Plantago lanceolata</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	148
Figure S72. <i>Plantago major</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	149
Figure S73. <i>Poa annua</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	150
Figure S74. <i>Poa compressa</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.....	151

Figure S75. <i>Poa pratensis</i> s.l. exotique : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	152
Figure S76. <i>Potentilla argentea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	153
Figure S77. <i>Potentilla recta</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	154
Figure S78. <i>Prunella vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	155
Figure S79. <i>Ranunculus acris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	156
Figure S80. <i>Ranunculus repens</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	157
Figure S81. <i>Rumex acetosella</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	158
Figure S82. <i>Rumex crispus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	159
Figure S83. <i>Rumex obtusifolia</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	160
Figure S84. <i>Scorzoneroidea autumnalis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	161
Figure S85. <i>Senecio vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	162
Figure S86. <i>Silene vulgaris</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	163
Figure S87. <i>Sonchus arvensis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	164
Figure S88. <i>Sonchus asper</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	165
Figure S89. <i>Spergularia rubra</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	166
Figure S90. <i>Stellaria graminea</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie	167

Figure S91. <i>Symporicarpos albus</i> var. <i>laevigatus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	168
Figure S92. <i>Tanacetum vulgare</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	169
Figure S93. <i>Taraxacum officinale</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	170
Figure S94. <i>Thymus pulegioides</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	171
Figure S95. <i>Tragopogon pratensis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	172
Figure S96. <i>Trifolium arvense</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	173
Figure S97. <i>Trifolium aureum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	174
Figure S98. <i>Trifolium hybridum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	175
Figure S99. <i>Trifolium pratense</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	176
Figure S100. <i>Trifolium repens</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	177
Figure S101. <i>Tripleurospermum inodorum</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	178
Figure S102. <i>Tussilago farfara</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	179
Figure S103. <i>Verbascum thapsus</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	180
Figure S104. <i>Veronica officinalis</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	181
Figure S105. <i>Veronica serpyllifolia</i> ssp. <i>serpyllifolia</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	182
Figure S106. <i>Vicia cracca</i> : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.	183

- Figure S107.** *Viola arvensis* : carte des occurrences (avec recouvrement) 184
- Figure 4.** Localisation des 289 transects échantillonnés dans le parc national de la Gaspésie, Canada 199
- Figure 5.** Analyses en composantes principales (ACP) des variables environnementales biotiques et abiotiques sur l'occurrence de plantes exotiques naturalisées (PEN) dans 3 325 quadrats échantillonnés au parc national de la Gaspésie, Canada. Les deux premiers axes de l'ACP illustrent la répartition des quadrats en fonction des variables environnementales selon A) le type de sélection des transects (aléatoire ou centré sur les colonies) et B) la présence/absence de PEN dans les différents habitats (piétonnier, bordier, forestier) 207
- Figure 6.** Proportion de quadrats colonisés par des plantes exotiques naturalisées (PEN) dans les habitats piétonnier, bordier et forestier en fonction de la distance à la source pour les monts Logan, Albert et Jacques-Cartier dans le parc national de la Gaspésie, Canada. Aucune PEN ne colonise l'habitat forestier au mont Jacques-Cartier. Les lettres à gauche indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite indiquent les différences entre les pentes. Les bandes grises représentent les intervalles de confiance ($\alpha = 0,05$) 210
- Figure 7.** Variables démographiques (superficie des colonies, nombre de colonies et effectif des colonies) des colonies de plantes exotiques naturalisées en fonction de la distance à la source de la colonisation dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada. Les valeurs totales de chaque variable démographique sont exprimées pour les monts Logan, Albert et Jacques-Cartier dans les sources (carrés jaunes) et dans chaque segment de 200 m le long des sentiers (cercles bleus). Le trait pointillé rouge indique la limite des arbres. Les points vides représentent des valeurs nulles. Les astérisques indiquent les modèles linéaires significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 211
- Figure 8.** Richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées (points verts) et indigènes (points pourpres) selon la distance à la source de la colonisation dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada 212
- Figure S108.** Profils d'altitudes pour trois montagnes étudiées au parc national de la Gaspésie, Canada 233
- Figure S109.** Disposition des quadrats à l'intérieur des transects d'échantillonnage 234
- Figure S110.** Analyses de covariance (ANCOVA) pour chacune des 11 variables environnementales en fonction de la distance à la source pour le mont Logan (cercle gris), Albert (triangle jaune) et Jacques-Cartier (croix)

mauve). Dans les boites à moustaches, les différentes lettres indiquent des différences significatives. Les lettres à gauche des modèles de régression indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite des modèles indiquent les différences entre les pentes. Les lignes pleines représentent des pentes significativement différentes de zéro et les lignes pointillées des pentes non significativement différentes de zéro. Les valeurs affichées ont été transformées en \log_{10} . Page 1 de 2.....248

Figure S111. Analyses de covariance (ANCOVA) pour chacune des 11 variables environnementales en fonction de la distance à la source pour le mont Logan (cercle gris), Albert (triangle jaune) et Jacques-Cartier (croix mauve). Dans les boites à moustaches, les différentes lettres indiquent des différences significatives. Les lettres à gauche des modèles de régression indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite des modèles indiquent les différences entre les pentes. Les lignes pleines représentent des pentes significativement différentes de zéro et les lignes pointillées des pentes non significativement différentes de zéro. Les valeurs affichées ont été transformées en \log_{10} . Page 2 de 2.....249

Figure 9. Colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* échantillonnées dans les secteurs et les sentiers dans le parc national de la Gaspésie, Canada.....260

Figure 10. Colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* échantillonnées dans les secteurs et les sentiers dans le parc national de la Gaspésie, Canada.....266

Figure 11. Exemple de tests de comparaisons de moyenne et de variance entre les sources et les sentiers pour les traits de *Pilosella caespitosa* (cercle orange) et de *P. officinarum* (cercle vert). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).269

Figure 12. Exemple de tendances linéaires pour les traits de *Pilosella caespitosa* (cercle orange) et de *P. officinarum* (cercle vert) en fonction de l'altitude. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....272

Figure 13. Graphiques acycliques dirigés et coefficients de piste standardisés pour les variables environnementales et les traits de *Pilosella caespitosa* et *P. officinarum* le long du gradient d'altitude du parc national de la Gaspésie. Les lignes pleines représentent des relations significatives et les lignes pointillées des relations non significatives ($P = 0,05$).273

Figure S112. Profils d'altitudes pour trois montagnes étudiées au parc national de la Gaspésie, Canada.294

Figure S113. Mesure du nombre de fruits par capitules à l'aide du comptage des cicatrices sur le réceptacle. Ici, la valeur du sillon le mieux préservé (orange) indique sept cicatrices. La valeur totale (7 cicatrices/sillons x 8 sillons) est donc de 56 points d'attache.	295
Figure S114. Exemple de photo utilisée pour la mesure de la longueur des pappus gorgés d'eau. La longueur est utilisée comme le rayon dans le calcul de l'aire d'un cercle ($\pi \times \text{rayon}^2$).	296
Figure S115. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de survie chez <i>P. caespitosa</i> . Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$). ...	305
Figure S116. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de survie chez <i>P. officinarum</i> . Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$). ...	306
Figure S117. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. caespitosa</i> (1 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).	307
Figure S118. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. caespitosa</i> (2 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).	308
Figure S119. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. caespitosa</i> (3 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).	309
Figure S120. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. officinarum</i> (1 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).	310
Figure S121. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. officinarum</i> (2 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et	

les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	311
Figure S122. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez <i>P. officinarum</i> (3 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	312
Figure S123. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de dispersion chez <i>P. caespitosa</i> . Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)	313
Figure S124. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de dispersion chez <i>P. officinarum</i> . Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)	314
Figure S125. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de la distance à la source chez <i>P. caespitosa</i> . La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	320
Figure S126. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de l'altitude chez <i>P. caespitosa</i> . La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	321
Figure S127. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de la distance à la source chez <i>P. officinarum</i> . La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	322
Figure S128. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de l'altitude chez <i>P. officinarum</i> . La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).....	323
Figure S129. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez <i>P. caespitosa</i> (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)	324

- Figure S130.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 325
- Figure S131.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 326
- Figure S132.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 327
- Figure S133.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 328
- Figure S134.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 329
- Figure S135.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 330
- Figure S136.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 331
- Figure S137.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 332
- Figure S138.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$)..... 333

- Figure S139.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 334
- Figure S140.** Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 335
- Figure S141.** Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 336
- Figure S142.** Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 337
- Figure S143.** Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 338
- Figure S144.** Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de l'altitude chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$) 339

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AP	Analyse de piste
B	Habitat bordier
c.	<i>Circa</i> , « environ »
e.g.	<i>Exempli gratia</i> , « par exemple »
F	Habitat forestier
i.e.	<i>Id est</i> , « c'est-à-dire »
J-C	Mont Jacques-Cartier
m a.s.l.	<i>Meter above sea level</i> , « mètre au-dessus du niveau de la mer »
MO	Matière organique
P	Habitat piétonnier
PEN	Plante exotique naturalisée
PNG	Parc national de la Gaspésie
s.l.	<i>Sensu lato</i> , « au sens large »

xl

INTRODUCTION GÉNÉRALE

CONTEXTE GÉNÉRAL

Un nombre croissant d'espèces franchissent les barrières biogéographiques en réponse à l'intensification du commerce mondial (Chornesky et Randall, 2003; Seebens *et al.*, 2017), un phénomène bien illustré par le néologisme « *Nouvelle Pangée* » (Rosenzweig, 2001). Les espèces bénéficient désormais de voies migratoires créées par l'activité humaine vers l'ensemble des milieux continentaux et insulaires (Capinha *et al.*, 2015), renforçant l'homogénéisation de la biodiversité mondiale (Olden *et al.*, 2005; Rooney *et al.*, 2004). Les conséquences sont importantes, considérant que les espèces exotiques envahissantes (EEE) démontrent un haut potentiel de nuisance à la biodiversité planétaire (Gilbert et Levine, 2013; Lockwood *et al.*, 2013; Pyšek *et al.*, 2020). Les effets des EEE, et en particulier des plantes, sur la diversité biologique locale sont nombreux (Levine *et al.*, 2003) et incluent notamment la compétition avec les espèces indigènes (Levine *et al.*, 2003), la modification des propriétés de leur habitat (Lavoie, 2017; Yang *et al.*, 2018) et la perte de l'unicité génétique intraspécifique (Haccou et Serra, 2021; Yang *et al.*, 2021). Ces effets sont particulièrement marqués chez les plantes envahissantes (Vitousek *et al.*, 1997) puisque la structure et les fonctions de la végétation peuvent agir en synergie avec d'autres causes des changements globaux via l'altération anthropique des habitats (Hobbs, 2000; Vitousek *et al.*, 1996) et ses répercussions sur le changement climatique (Kriticos *et al.*, 2003; Simberloff, 2000). Ainsi, les invasions biologiques par les plantes exotiques dans les aires protégées suggèrent un risque de changements directionnels dans la composition de la flore et la structure de la végétation à l'échelle planétaire (Pauchard *et al.*, 2009). On estime qu'à l'échelle mondiale, l'activité humaine aurait facilité l'établissement de 13 000 espèces végétales à l'extérieur de leur aire de répartition d'origine (Pyšek *et al.*, 2017; van Kleunen *et al.*, 2015), dont 1 000 en milieux montagnards (McDougall *et al.*, 2011) et 200 en milieux alpins (Alexander *et al.*, 2016).

Les espèces de plantes exotiques sont transportées hors de leur aire de répartition d'origine avec l'assistance humaine, s'établissent dans le nouveau milieu puis étendent leur aire introduite (Dietz et Edwards, 2006; Richardson *et al.*, 2011; Vermeij, 1996). L'impact de ce processus d'envahissement sur la diversité des écosystèmes naturels (e.g. Blackburn *et al.*, 2011; Lockwood *et al.*, 2013; Sakai *et al.*, 2001) est variable et contesté (Gonzalez *et al.*, 2016; Lavoie *et al.*, 2014; Vellend *et al.*, 2013). Un grand nombre d'espèces exotiques envahissent les environnements les plus anthropisés, comme les champs ou les infrastructures de transports, sans conséquences directes sur la plupart des milieux naturels, où les conditions écologiques leur sont défavorables (Chytrý *et al.*, 2008; Hansen et Clevenger, 2005). Mais parmi cette flore, plusieurs espèces sont aptes à coloniser des milieux moins altérés, comme des sous-bois (*Frangula alnus*, Catling et Porebski, 1994; *Epipactis helleborine*, Rewicz *et al.*, 2018) et l'emprise des sentiers pédestres (*Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*; Barros et Pickering, 2014). Pour ces dernières, les milieux les plus anthropisés peuvent agir comme des sources à partir desquelles elles migrent vers des puits situés dans des habitats suboptimaux pour leur colonisation (McDougall *et al.*, 2009; Sax et Brown, 2000). La capacité de ces espèces à migrer au travers du filtre écologique constitué par le couvert forestier (Dickens *et al.*, 2005) pourrait leur permettre d'atteindre des écosystèmes naturels (i.e. non anthropisés) davantage susceptibles à la colonisation (e.g. en raison d'un niveau réduit de compétition) (Pauchard et Alaback, 2004; With, 2002). C'est la situation qui prévaut en montagne, où des espèces exotiques établissent des colonies le long des sentiers selon un processus d'extension d'aire qui se rapproche graduellement de la limite des arbres et pourrait même éventuellement la dépasser, envahissant ainsi la toundra alpine, un milieu libre de compétition pour la lumière (Lembrechts *et al.*, 2014). Ainsi, certains milieux insulaires relativement épargnés par les invasions biologiques tels que les sommets alpins subissent une pression d'invasion croissante causée par le développement de routes et/ou de sentiers (Jones et Willey, 2018; Pauchard *et al.*, 2009).

LA COLONISATION DES MILIEUX MONTAGNARDS PAR LES PLANTES EXOTIQUES

Isolement

Auparavant relativement isolés, les milieux montagnards deviennent de plus en plus accessibles suivant le développement d'infrastructures touristiques telles que des routes, des aires de villégiature et des sentiers pédestres (Alexander *et al.*, 2016). Les visiteurs qui sont de plus en plus nombreux à les utiliser agissent comme des vecteurs d'introduction d'espèces exotiques (Balmford *et al.*, 2009). Ainsi, le nombre de propagules immigrantes (pression de propagules) dans les aires de services (stationnements, aires de repos, etc.) situées en basses altitudes est en croissance depuis les dernières décennies (Becker *et al.*, 2005; Buckley *et al.*, 1999). Il en résulte une augmentation graduelle du nombre d'établissements réussis, causée par l'accumulation progressive des tentatives d'implantation (Haccou et Serra, 2021; Sax et Brown, 2000). Suivant la colonisation des aires de services, l'envahissement de milieux naturels vulnérables par les vecteurs humains depuis ces sources nouvellement créées peut progressivement s'effectuer le long des sentiers pédestres (Liedtke *et al.*, 2020; Mount et Pickering, 2009). L'habitat suboptimal des sentiers est néanmoins propice à la colonisation par plusieurs espèces exotiques et offre un corridor vers des habitats toundriques vulnérables à l'envahissement (D'Antonio *et al.*, 1999; Theoharides et Dukes, 2007).

Processus biogéographique

En contexte d'immigration, la taille des sites de colonisation et leur distance à la source de propagules limitent la diversité ainsi que le nombre d'individus des espèces colonisatrices (Lomolino, 1990; MacArthur et Wilson, 1967). Avec suffisamment de temps, les espèces exotiques colonisent l'ensemble des habitats propices d'un secteur. L'immigration récente des plantes exotiques dans une région montagnarde soulève la question du dynamisme du processus de colonisation en cours (Becker *et al.*, 2005; Haider *et al.*, 2010; Pyšek *et al.*, 2011). L'ensemble des habitats propices à la colonisation par les EEE sont-ils effectivement colonisés ou est-ce que trop peu de temps s'est écoulé depuis

l'introduction pour que le processus d'envahissement soit complété? Dans un processus d'envahissement graduel en montagne, les colonies de plantes exotiques devraient se répartir de manière décroissante en densité et en diversité en fonction de la distance à la source (Lockwood *et al.*, 2013; Marini *et al.*, 2013; Shigesada et Kawasaki, 1997). Ainsi, une forte pression de propagules dans les aires de service de basses altitudes induirait un arrangement colonial dense et diversifié le long des sentiers à proximité de cette source, qui diminuerait en s'éloignant vers le sommet (Skellam, 1951; Steyn *et al.*, 2017). Mais la variabilité environnementale le long d'un sentier entraîne la coexistence de colonies linéaires plus ou moins continues et de colonies ponctuelles (Shigesada et Kawasaki, 1997). Le passage de la source dans l'aire de service (environnement ouvert, très perturbé et de faible niveau de compétition) à celui des puits en sentier (habitats plus ombragés, plus intensément piétinés et plus compétitifs) constitue un puissant filtre écologique (Alexander *et al.*, 2011) auquel les populations peuvent s'adapter, entraînant ainsi une modification des traits fonctionnels intraspécifiques (Levin, 2009; Richards *et al.*, 2006). À cela s'ajoute l'effet du gradient altitudinal qui est généralement corrélé à la distance depuis la source et qui induit un filtre environnemental directionnel (Alexander *et al.*, 2011). Ce filtre qui définit l'occurrence des habitats favorables ainsi que l'arrangement des colonies selon la pression de propagules est de nature biotique et abiotique (Alexander *et al.*, 2016).

Stratégie des plantes exotiques

Les facteurs biotiques et abiotiques influent sur les processus d'invasion des plantes exotiques en milieu montagnard en modulant i) leur capacité de propagation et ii) l'effet des conditions environnementales sur l'expression phénotypique (Baker, 1965; Rejmánek, 2000). Ces organismes exhibent typiquement une stratégie adaptative rudérale, caractérisée par une forte tolérance aux perturbations, mais une faible résistance au stress et à la compétition (Grime, 2006). Ainsi, dans l'habitat-source (e.g., aire de services), la réduction radicale du couvert forestier entraîne un fort taux de lumière incidente, ce qui favorise la dominance des espèces végétales à stratégie rudérale (Mack et Lonsdale, 2001). Cela

s’observe aussi dans les milieux alpins qui abritent majoritairement des espèces tolérantes au stress qui ne sont pas compétitives pour la lumière (Körner, 2021; Lembrechts *et al.*, 2014). Dans un sentier, la situation est intermédiaire : les perturbations se concentrent dans une zone d’emprise piétonnière qui en fait un habitat de bordure adjacent au milieu non perturbé (Timothy et Boyd, 2014). Ainsi, l’intensité du piétinement et la réduction du rayonnement solaire entraînent une hausse des conditions de stress associées aux conditions suboptimales de colonisation dans ces habitats (Davis *et al.*, 2000; Parendes et Jones, 2000). De plus, l’augmentation de l’altitude le long du sentier induit une baisse conséquente de la période de croissance (Körner, 2021). Ce stress réduit la période propice à la réalisation des étapes du cycle vital des plantes, entre autres la maturation de propagules viables (Bu *et al.*, 2007), affectant ainsi leur capacité à envahir tout l’espace disponible (Dietz et Edwards, 2006). L’habitat potentiel de colonisation reflète d’une part le seuil de tolérance de chaque espèce aux contraintes de la compétition et du piétinement (Wonham, 2006) ainsi que l’arrangement spatial des sites propices à la colonisation le long d’un gradient (Dietz et Edwards, 2006). La notion de seuil de tolérance (Dullinger *et al.*, 2009) est particulièrement dynamique dans le cas des plantes exotiques qui, en raison de leur grande variabilité phénotypique (Sexton *et al.*, 2002; Sultan et Spencer, 2002), sont remarquablement bien adaptées aux conditions suboptimales de développement (Barrett *et al.*, 2008).

Processus évolutif

On peut présumer qu’il existe une forte variabilité phénotypique au sein d’une population de grand effectif localisée dans un vaste habitat-source, telle une aire de service (El-Barougy *et al.*, 2021). La dispersion à partir de la source et l’arrangement spatial des sites de colonisation peuvent avoir un impact sur la variabilité phénotypique d’une espèce le long d’un sentier. Une forte pression de propagules à partir de la source peut générer une expansion par étapes dans laquelle les colonies sont fondées de manière successive, d’abord par des propagules provenant de la source puis par des événements réussis d’établissement à courte distance subséquents, à partir de ces colonies nouvellement fondées le long du sentier

(Simberloff, 2000). Ce processus de colonisations progressive pourrait entraîner un tri spatial des traits phénotypiques et conférer aux individus une meilleure performance (capacité à croître et à se propager) dans les conditions suboptimales des habitats de sentier en plus haute altitude (Becker *et al.*, 2005; García-Ramos et Kirkpatrick, 1996; García-Ramos et Rodríguez, 2002). Pour chaque espèce, on observerait donc une érosion de la variabilité des traits sous une forte pression de sélection par les filtres environnementaux opérationnels en sentier. En s'éloignant de la source, la variabilité des traits dans les colonies le long du sentier serait donc un sous-ensemble de plus en plus limité de la variabilité intraspécifique observée au sein des aires ouvertes des habitats-sources (Lázaro-Nogal *et al.*, 2015). Ainsi, la zone forestière non perturbée adjacente au sentier, représentative de l'habitat naturel, risque d'être éventuellement colonisée par les phénotypes conférant des capacités d'acquisition des ressources et de propagation supérieures (Berendse, 1994; Richards *et al.*, 2006). En cela, les feuilles, organes d'acquisition de la lumière, peuvent moduler l'expression de leurs traits de manière à tolérer les conditions d'ombrage de l'environnement (Liu *et al.*, 2016; Wright *et al.*, 2004). De plus, une sélection d'attributs reliés aux traits de dissémination peut se produire lors d'événements de dispersion à longue distance (Shine *et al.*, 2011). Il peut s'agir notamment d'individus possédant une hampe florale plus élevée et/ou produisant des propagules avec un ratio masse/structure de propagation plus faible, qui sont des traits reliés à la capacité de dispersion (Cwynar et MacDonald, 1987). Selon un tel scénario, on observerait un tri spatial le long du sentier avec une différenciation croissante des colonies formées par les individus de plus en plus aptes à la dispersion à longue distance (Liu *et al.*, 2021).

MODÈLES D'ÉTUDE

En examinant les caractéristiques environnementales des sites de colonisation et les traits fonctionnels associés à la capacité colonisatrice (Catford *et al.*, 2009; Wonham, 2006), nous cherchons à clarifier les processus de colonisation au sein du gradient altitudinal gaspésien à l'aide du modèle d'étude que procurent les espèces d'épervières (genre

Pilosella), des espèces apparentées dont la variabilité des traits fonctionnels n'a jamais été comparée à l'égard de leurs capacités invasives. Une connaissance approfondie de l'hétérogénéité des conditions environnementales aux sites de colonisation et de la variabilité des traits fonctionnels en réponse à ces conditions écologiques est cruciale pour bien comprendre le processus d'invasion en cours dans le massif gaspésien.

ÉCHELLES SPATIALES

Cette étude comporte deux échelles spatiales. À l'échelle du paysage, j'évaluerai comment les variables environnementales conditionnent le succès de colonisation par les plantes exotiques dans un corridor de migration vers les hautes altitudes. À l'échelle des sentiers, je testerai la relation entre la variabilité phénotypique intraspécifique et l'envahissement des habitats du gradient altitudinal gaspésien. Alors que le maintien de la biodiversité planétaire est de plus en plus compromis (Yang *et al.*, 2021) et que les invasions végétales en montagne suscitent encore de nombreuses questions (Alexander *et al.*, 2016), l'apport de cette étude sera considérable autant pour le développement des connaissances fondamentales sur les processus de colonisation végétale que pour l'élaboration de stratégies efficaces de conservation de la biodiversité en milieux alpins.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

Le projet de recherche proposé vise à caractériser le patron et la dynamique du processus de colonisation par les plantes exotiques dans le parc national de la Gaspésie (PNG). Nous avons d'abord recensé les colonies de plantes exotiques sur le territoire et mis en contexte la richesse spécifique exotique et l'histoire d'occupation anthropique du territoire. Nous étudions ensuite la problématique au travers du double prisme des facteurs environnementaux et de traits fonctionnels mesurés dans l'aire actuelle de répartition de ces plantes sur le territoire.

Le chapitre 1 vise à définir les occurrences de plantes exotiques et mettre en contexte la richesse spécifique du PNG avec celle d'autres aires protégées. Nous émettons l'hypothèse que l'histoire anthropique plus récente du PNG en comparaison avec les autres aires naturelles aux alentours en fait un milieu avec la richesse spécifique de plantes exotiques plus faibles.

Le chapitre 2 vise à déterminer les conditions environnementales qui favorisent le processus d'invasion des plantes exotiques dans un territoire montagnard. Nous émettons l'hypothèse que l'envahissement par les plantes exotiques n'est pas encore complété et que leur dispersion se poursuit de manière progressive dans le PNG actuellement. Cette hypothèse impliquerait que :

- 1) Les variables environnementales dans les colonies de plantes exotiques le long des sentiers ne sont pas différentes de celles mesurées dans un nombre équivalent de points d'échantillonnage aléatoirement répartis le long des sentiers;
- 2) L'abondance et la taille des colonies de même que la diversité des espèces retrouvées en sentiers diminuent en fonction de la distance aux grandes zones ouvertes telles que les aires de services et les stationnements (sources).

Le chapitre 3 vise à vérifier si les plantes exotiques présentent une variabilité phénotypique structurée le long du gradient altitudinal et évaluer quelles sont les

répercussions de cette variabilité sur leur capacité invasive. Il a aussi pour objectif de comprendre comment la variabilité phénotypique et les conditions environnementales déterminent le succès de colonisation par les plantes exotiques. Premièrement, nous supposons que la variabilité des traits fonctionnels intraspécifiques (mesurées chez deux espèces d'épervières) est plus prononcée au sein des grandes populations dans les sources de propagation situées en basses altitudes qu'au sein des colonies dans les habitats suboptimaux du sentier à plus haute altitude. De cela, il découle que :

- 1) la stratégie de survie diffère le long du gradient;
- 2) la fécondité des individus décroît en sentier et en fonction de l'altitude;
- 3) la capacité de dispersion s'accroît graduellement en s'éloignant de la source et est maximale au front de colonisation.

Deuxièmement, nous proposons que la structure des relations multivariées entre les variables causales du processus d'invasion diffère entre les espèces d'épervières étudiées.

CHAPITRE 1
ATLAS DES PLANTES EXOTIQUES NATURALISEES DU PARC NATIONAL
DE LA GASPESIE

1.1. RÉSUMÉ

Un atlas des plantes exotiques naturalisées (PEN) a été réalisé sur la base d'un inventaire exhaustif des sentiers et des aires de service du parc national de la Gaspésie en 2021 et en 2022. La présence de colonies de 107 taxons de PEN a été recensée sur le territoire, puis cette richesse a été comparée avec celle d'autres aires protégées du Québec et du New Hampshire. Nos résultats comparatifs suggèrent que la colonisation par les plantes exotiques est un phénomène relativement récent sur le territoire étudié. La taille des colonies et la richesse spécifique des PEN sont maximales dans les basses altitudes où sont aménagées les principales aires de service. Huit espèces végétales exotiques atteignent désormais la toundra alpine, un nombre qui pourrait augmenter prochainement puisque 31 espèces additionnelles présentes sur le territoire étudié sont capables de croître au-delà de la limite des arbres dans les montagnes Blanches du New Hampshire.

Mots-clés : aire protégée, atlas, colonisation, gradient d'altitude, plante exotique naturalisée

Cet article, intitulé « *Atlas des plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie* », a été publié dans la revue *Le naturaliste canadien*. En tant que premier auteur, j'ai contribué à l'essentiel de la recherche sur l'état de la question, au développement de la méthode et à l'analyse des résultats en plus d'une partie de la rédaction. Le professeur Guillaume de Lafontaine, deuxième auteur, a contribué à la révision de l'article et de la mise en page des figures. Le professeur Luc Sirois, troisième auteur, a fourni l'idée originale, a aidé à la recherche sur l'état de la question, au développement de la méthode ainsi qu'à la rédaction et la révision de l'article.

1.2. ABSTRACT

An atlas of naturalized exotic plants (NEP) present in the Parc national de la Gaspésie (Québec, Canada) was produced using data from an extensive survey of trails and service areas conducted in 2021 and 2022. Colonies of 107 NEP taxa were recorded and this species richness was compared with that of other protected areas in Québec and New Hampshire. The comparative study suggests that colonization by exotic plants is a relatively recent phenomenon in the park. The species richness of NEPs and the size of the colonies were highest at low elevations, where the main service areas are located. However, 8 exotic plant species have already reached the alpine tundra sector. This number could soon increase, as an additional 31 NEPs present in the study area are able to grow beyond the tree line in the White Mountains of New Hampshire.

Keywords: atlas, colonization, elevation gradient, naturalized exotic plant, protected area

1.3. INTRODUCTION

La colonisation par les plantes exotiques naturalisées (PEN) est un phénomène en progression à travers le monde (Pyšek *et al.*, 2011) et certaines espèces atteignent maintenant des altitudes considérables (Pauchard *et al.*, 2009). Plusieurs d'entre elles peuvent avoir une capacité envahissante, c'est-à-dire un fort potentiel de progression démographique dans une aire d'extension de leur répartition géographique. Les efforts concertés du Mountain Invasion Research Network (MIREN) démontrent que la colonisation par les PEN est favorisée par l'aménagement de corridors (sentiers, routes, voies ferrées) et par les déplacements humains qu'ils occasionnent (Haider *et al.*, 2018 ; Liedtke *et al.*, 2020 ; Rashid *et al.*, 2021).

Ce phénomène de colonisation peut constituer un enjeu de gestion de la biodiversité, notamment dans les aires protégées de position montagnarde qui possèdent, par surcroît, une flore riche en espèces végétales rares et endémiques (Körner, 2021 ; Messerli, 2012 ; Stohlgren *et al.*, 1999). C'est le cas du parc national de la Gaspésie (PNG) au Québec méridional (Figure 1), un territoire qui recèle plus de 25 sommets de plus de 1 000 m d'altitude, constituant une superficie de 46 km² d'habitat de toundra alpine (Capers *et al.*, 2013) et d'escarpements où l'on trouve une forte concentration d'espèces végétales rares d'affinité arctique-alpine ou disjointes de la cordillère américaine, en plus de quelques espèces endémiques (Bouchard *et al.*, 1983 ; Fernald, 1925 ; Marie-Victorin, 1938 ; Scoggan, 1950).

En 2018, 54 PEN avaient été sommairement répertoriées dans un rapport interne déposé au PNG (Sirois, 2018). Cette information a alerté les responsables de la Société des établissements de plein air du Québec (Sépaq) qui se sont alors engagés avec les auteurs dans une étude pour obtenir un aperçu détaillé de la diversité et de la répartition des PEN sur le territoire et d'en comprendre les mécanismes de colonisation. Le présent article constitue la première étape de l'étude, sous la forme d'un atlas des observations exhaustivement colligées le long de tous les sentiers pédestres qui sont principalement utilisés en été (205 km) et dans les principaux lieux de service du PNG. Cet atlas représente un « état des lieux » du phénomène de colonisation par les PEN dans le PNG, comme il apparaissait en 2022.

1.4. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.4.1. ÉCHANTILLONNAGE

L'emplacement de chaque colonie de PEN a été recensé pour les sites aménagés du territoire, ce qui comprend les sentiers pédestres, les aires de service et les sites accessibles à pied, y compris les aires aménagées pour la pêche au saumon le long de la rivière Sainte-Anne (Figure 1, Figure S1 à S107). Cela exclut toutefois les abords des routes carrossables par les véhicules conventionnels, sauf pour quelques occurrences de colonies remarquables, mentionnées dans le texte seulement. Une colonie correspond ici à un individu ou plus, trouvé dans un site distant d'au moins 5 m d'un conspécifique (Barros *et al.*, 2018). Ainsi, dans un segment de sentier, il peut y avoir un ensemble de colonies, chacune située à une distance minimale de 5 m de sa plus proche voisine. Toutefois, l'application de ce concept perd son sens dans les secteurs fortement aménagés (terrains de camping, abords de bâtiments et stationnements) où nous avons plutôt procédé à un inventaire sous la forme d'une liste de taxons pour l'entièreté de chaque secteur. Dans ces cas, l'occurrence de chaque taxon de la liste est positionnée au centroïde du secteur. Nous avons reconnu 5 classes de recouvrement au sein des colonies des secteurs fortement aménagés : < 20 %, 20 % à < 40 %, 40 % à < 60 %, 60 % à < 80 % et 80 % à 100 %.

Pour les fins de l'inventaire, un individu peut correspondre à un clone en touffe (e.g., une graminée), à un ramet (une tige individuelle rattachée à un plant mère par un rhizome ou un stolon) ou à un plant isolé issu de reproduction végétative ou sexuée (Price et Marshall, 1999). La typologie des types de formes de croissance clonale s'appuie principalement sur la classification de Herben et Klimešová (2020). Un type de croissance clonale a été associé à chacune des PEN avec les bases de données du USDA (2021) et de INHS (2021). Nous avons dénombré les individus de chaque espèce exotique à l'intérieur des colonies ; le nombre d'individus a été compté pour les valeurs de 1 à 10, puis par classes : > 10-100, > 100-1 000, > 1 000-10 000, > 10 000-100 000, > 100 000. Nous avons obtenu le nombre d'individus par segment de 5 m de sentiers en divisant l'abondance estimée de chacune des

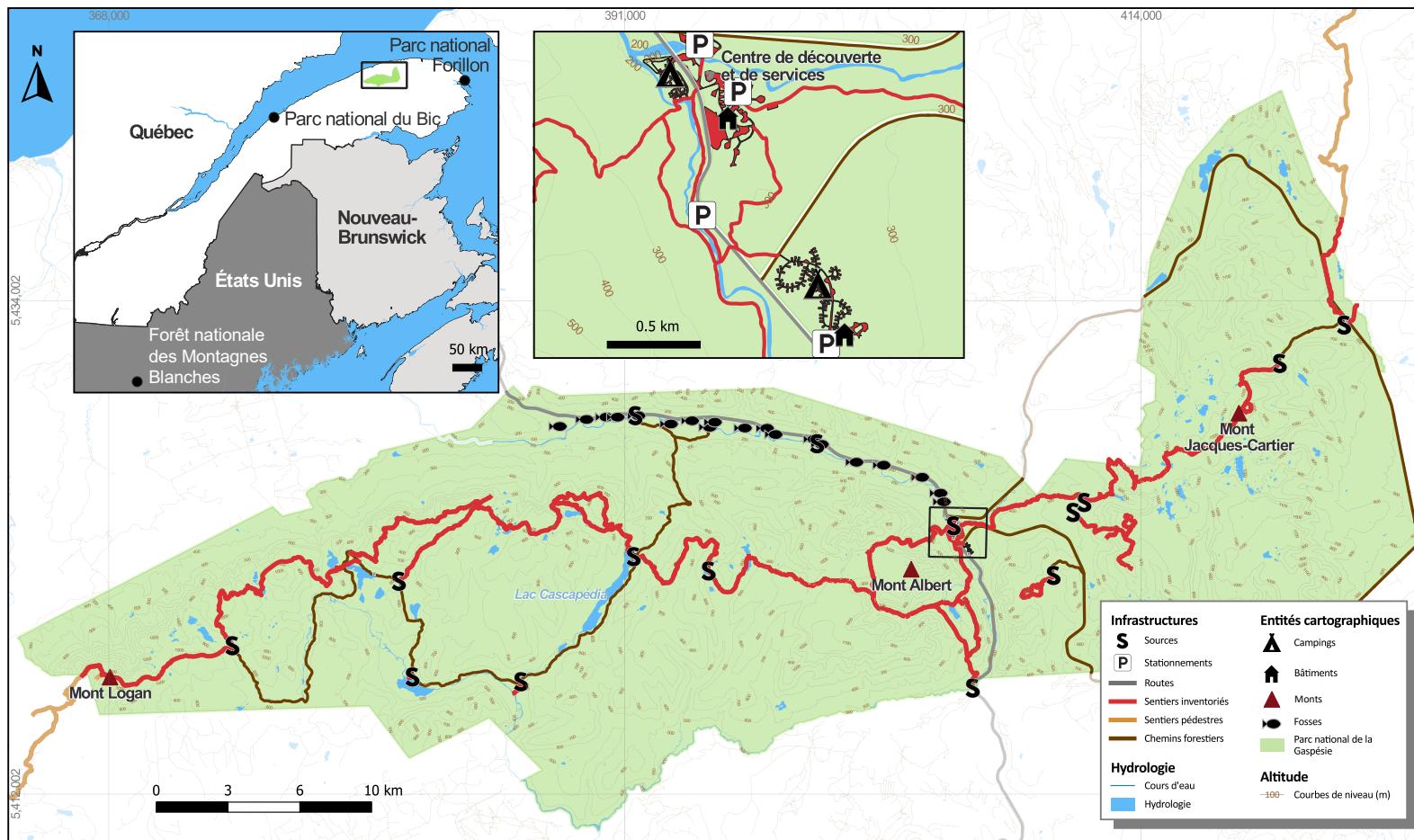


Figure 1. Secteurs et sentiers exhaustivement inventoriés pour localiser les occurrences de plantes exotiques dans le parc national de la Gaspésie.

colonies par le nombre de segments de 5 m qu’elles mesuraient. Nous avons attribué une altitude à chacun des segments à l’aide d’un modèle d’élévation numérique LiDAR (MRNF, 2024) pour obtenir un profil de répartition des espèces de PEN en fonction de l’altitude dans les sentiers.

Les données ont été saisies à l’aide d’un formulaire numérique Qfield (OpenGIS.ch, 2021) et une manipulation géomatique a été apportée avec le logiciel QGIS (QGIS.org, 2024). Les cartes de distribution ont été réalisées à l’aide du logiciel de géomatique ArcGIS Pro (ESRI inc., 2024) et QGIS (QGIS.org, 2024). Le système de référence spatial utilisé est le MTM zone 6 (EPSG : 32186).

1.4.2. IDENTIFICATION ET INDIGÉNAT

L’identification des spécimens a été réalisée à l’aide des multiples ouvrages floristiques pertinents pour le territoire à l’étude (Arsenault *et al.*, 2013 ; Fernald, 1950 ; FNA, 1993+ ; Gleason et Cronquist, 1991 ; Haines *et al.*, 2011 ; Holmgren, 1998 ; Marie-Victorin *et al.*, 2002 ; Mittelhauser *et al.*, 2019 ; Payette, 2013+ ; Scoggan, 1950 ; 1978-1979 ; Tutin *et al.*, 1964-1980), des monographies floristiques (Bailey *et al.*, 2015 ; Gervais, 1982 ; Tremblay, 2011) et des références en ligne (Dziuk *et al.*, 2021 ; Hilty, 2021 ; Klinkenberg, 2021). La nomenclature utilisée est celle de la base de données des plantes vasculaires du Canada (VASCAN) (Brouillet *et al.*, 2024), sauf mention contraire pour certains taxons. Les taxons sont désignés au rang de l’espèce seulement, sauf si un niveau infraspécifique permet de départager des sous-espèces ou des variétés exotiques. Certaines sous-espèces exotiques coexistent avec leurs conspécifiques indigènes sur le territoire ; bien que nous confirmions la présence de ces sous-espèces à plusieurs endroits, nous ne pouvons certifier que toutes les occurrences rapportées dans cet atlas correspondent effectivement à la sous-espèce exotique. Pour ces rares cas (*Achillea millefolium*, *Poa pratensis*, *Prunella vulgaris* et *Veronica serpyllifolia*), l’atlas constitue le point de départ pour mesurer l’étendue de la zone de sympatrie dans la région.

Presque tous les spécimens récoltés ont été déposés à l'Herbier Jean-Faubert de l'Université du Québec à Rimouski. Les espèces suivantes n'ont pas été récoltées : *Ambrosia artemisiifolia*, *Hylotelephium telephium*, *Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris* et *Tragopogon pratensis*. Les premiers spécimens récoltés au Québec de *Euphorbia epithymoides*, *Filipendula vulgaris* et *Symporicarpos albus* var. *laevigatus* ont été déposés à l'Herbier Marie-Victorin de l'Université de Montréal pour être intégrés à VASCAN.

1.4.3. COMPARAISONS HISTORIQUES

La date d'introduction dans la province de Québec de chacune des PEN présentes dans le PNG est basée sur l'étude de Lavoie *et al.* (2012). Nous avons comparé notre liste des PEN avec celles rapportées présentes par Scoggan (1950) dans les lieux suivants : monts Albert, Jacques-Cartier (Tabletop), Logan, Mattaouisse, Pembroke, Sterling, Collins, Fortin, Nicol-Albert et Blanc. Nous avons aussi retenu les occurrences répertoriées sous l'abréviation Ann, signifiant *Ste Anne des Monts river*, et l'occurrence en forêt de *Cap Chat* selon Scoggan (1950) comme possiblement à l'intérieur du territoire étudié. Nous avons également fait la comparaison avec la liste des PEN présentes dans le secteur du mont Logan au début des années 1960 (Gervais, 1964 ; 1982). Enfin, nous avons comparé notre liste de PEN avec celles d'autres aires protégées à proximité : le parc national du Bic (Lavoie, 2006), le parc national Forillon (Marchand, 1998) et la forêt nationale des montagnes Blanches au New Hampshire (Sperduto *et al.*, 2023).

1.4.4. CONCEPT

Les termes « exotique » et « naturalisé » sont source d'ambiguïté dans la littérature et cela mène à certaines difficultés lorsque l'on veut comparer la flore des PEN entre territoires (Haines *et al.*, 2011 ; Pyšek *et al.*, 2004). On considère généralement un taxon comme exotique s'il est originaire d'un autre continent ou biome (Stuckey et Barkley, 1993) et que,

sans nier la probabilité d'évènements de dispersion à longue distance, l'activité humaine est vraisemblablement le principal facteur qui a favorisé l'extension de son aire de répartition depuis le 15^e siècle (Richardson *et al.*, 2000). Des divergences concernant certaines plantes persistent toutefois et c'est pourquoi nous avons établi le statut des taxons considérés comme exotiques dans chacun des territoires comparés (voir la section Comparaisons historiques ci-haut) en considérant l'avis de 5 sources documentaires (Brouillet *et al.*, 2024 ; FNA, 1993+ ; Kartesz, 2015 ; Lavoie, 2006 ; Native Plant Trust, 2011) (St-Jean *et al.*, 2024). Lorsque l'ensemble de ces sources corroboraient le statut exotique d'un taxon pour le Québec, nous lui avons attribué le statut « exotique ». Dans les cas où au moins une des sources était contradictoire sur l'indigénat, nous avons attribué au taxon le statut « cryptique ». Provisoirement, nous avons fait le choix d'inclure les taxons cryptiques pour que cet atlas procure l'information actuellement disponible sur le plus vaste ensemble possible des plantes potentiellement exotiques qui établissent des colonies sur le territoire étudié, dans l'attente d'une clarification de leur statut par la science. Contrairement à la position de certains auteurs (e.g., Haines *et al.*, 2011 ; Preston *et al.*, 2002), les plantes indigènes généralement trouvées en position subalpine ne sont pas ici assignées comme exotiques lorsqu'elles immigrerent en position alpine. Dans cette étude, une plante exotique est considérée comme naturalisée si elle se propage sans assistance humaine (Richardson *et al.*, 2011) ; cela exclut donc les plantes vivaces d'origine horticole qui persistent sans se propager (Macpherson, 1997 ; Pyšek *et al.*, 2004). Au terme de cette procédure d'attribution du statut, nous avons comparé la liste des PEN répertoriées au PNG avec celles rapportées pour les autres territoires.

1.5. RÉSULTATS

1.5.1. NOMBRE DE TAXONS

La flore des PEN du PNG compte 107 taxons (Tableau 1) et chacun d'eux est représenté par une carte de répartition dans l'atlas (Figure S1 à S107). Certaines espèces ont été observées de façon fortuite à l'extérieur des sites exhaustivement échantillonnés. Ainsi,

au bord de la route 299 qui traverse le PNG, nous avons repéré 1 ou 2 colonies de chacune des espèces suivantes : *Echium vulgare*, *Malus domestica*, *Pastinaca sativa*, *Tanacetum vulgare* ; au bord de la route 11 qui permet d'accéder aux Chic-Chocs par le lac Cascapédia, nous avons repéré 1 colonie de *Daucus carota* et 1 autre de *Pilosella flagellaris* (à la jonction avec le sentier international des Appalaches).

Tableau 1. Liste des taxons de plantes exotiques naturalisées et données comparatives avec d'autres territoires.

Taxon	Date d'arrivée au Québec*	Bic et péninsule gaspésienne†	Mont Logan‡	Parc Forillon§	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
<i>Achillea millefolium</i> s.l. [#]	s. d.	Pem**	x	x		
<i>Agrostis capillaris</i>	18 ^e siècle		x	x	x	
<i>Agrostis gigantea</i>	1881		x		x	
<i>Agrostis stolonifera</i>	s. d.		x	x	x	
<i>Alchemilla glabra</i>	1898					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> [#]	s. d.			x		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1883		x		x	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1879			x		
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1876		x	x		
<i>Arctium minus</i>	17 ^e siècle		x	x		
<i>Artemisia vulgaris</i>	17 ^e siècle	Ann	x	x		
<i>Bellis perennis</i>	1884					
<i>Blitum bonus-henricus</i>	1908					
<i>Bromus inermis</i>	1911		x	x	x	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1650		x	x	x	
<i>Centaurea montana</i>	1933		x			
<i>Centaurea nigra</i>	1850		x			
<i>Cerastium fontanum</i>	18 ^e siècle	Ann	x	x	x	
<i>Chaenorhinum minus</i>	1903					
<i>Cichorium intybus</i>	18 ^e siècle	Ann	x	x		

Taxon	Date d'arrivée au Québec*	Bic et péninsule gaspésienne †	Mont Logan ‡	Parc Forillon §	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
<i>Cirsium arvense</i>	18 ^e siècle			X	X	X
<i>Cirsium palustre</i>	1950					
<i>Cirsium vulgare</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Cynosurus cristatus</i>	1874					
<i>Dactylis glomerata</i>	1860			X	X	
<i>Daucus carota</i>	17 ^e siècle				X	
<i>Echium vulgare</i>	1894				X	
<i>Elymus repens</i>	18 ^e siècle			X	X	X
<i>Epipactis helleborine</i>	1892			X	X	
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Euphorbia epithymoides</i>	s. d.					
<i>Euphrasia nemorosa</i> ‡	s. d.			X		
<i>Euphrasia stricta</i>	1902				X	X
<i>Festuca rubra</i> s.l.‡	Inconnue	Cchat		X	X	X
<i>Filipendula vulgaris</i>	s. d.					
<i>Galeopsis bifida</i>	1870			X	X	
<i>Galeopsis tetrahit</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Galium mollugo</i>	1915			X	X	X
<i>Glechoma hederacea</i>	1874				X	
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	18 ^e siècle				X	X
<i>Hieracium vulgatum</i> s.l.‡	1864				X	
<i>Hylotelephium telephium</i>	1871			X	X	
<i>Hypericum perforatum</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	18 ^e siècle			X	X	X
<i>Linaria vulgaris</i>	1820			X	X	
<i>Lithospermum officinale</i>	18 ^e siècle				X	
<i>Lolium arundinaceum</i>	1932			X		
<i>Lolium multiflorum</i>	s. d.					
<i>Lolium perenne</i>	1883				X	X
<i>Lotus corniculatus</i>	1932				X	X

Taxon	Date d'arrivée au Québec*	Bic et péninsule gaspésienne †	Mont Logan ‡	Parc Forillon §	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
<i>Malus domestica</i>	1894				x	
<i>Malva moschata</i>	1874			x	x	
<i>Matricaria discoidea</i>	1860			x	x	x
<i>Medicago lupulina</i>	18 ^e siècle			x	x	
<i>Medicago sativa</i>	1860				x	
<i>Melilotus albus</i>	1867			x	x	
<i>Melilotus officinalis</i>	1831			x	x	
<i>Mycelis muralis</i>	1937					
<i>Myosotis sylvatica</i>	1917			x	x	
<i>Omalotheca sylvatica</i> [#]	1907			x	x	
<i>Oxalis stricta</i>	1904			x	x	
<i>Pastinaca sativa</i>	1650					
<i>Persicaria maculosa</i>	18 ^e siècle			x	x	
<i>Phalaris arundinacea</i> [#]	Inconnue	Ann		x	x	x
<i>Phleum pratense</i>	17 ^e siècle	Bln		x	x	x
<i>Pilosella aurantiaca</i>	1886			x	x	x
<i>Pilosella caespitosa</i>	1896	Log	Log, Pem	x	x	x
<i>Pilosella flagellaris</i>	1960					
<i>Pilosella officinarum</i>	1867				x	x
<i>Pilosella piloselloides</i>	1917			x	x	x
<i>Plantago lanceolata</i>	1862			x	x	
<i>Plantago major</i>	17 ^e siècle		Log	x	x	x
<i>Poa annua</i>	1877			x		x
<i>Poa compressa</i>	18 ^e	Ann		x	x	x
<i>Poa pratensis</i> exotique	s.l. s. d.					x
<i>Potentilla argentea</i>	1862			x	x	
<i>Potentilla recta</i>	1908			x	x	
<i>Prunella vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i>	1861					
<i>Ranunculus acris</i>	1821			x	x	x

Taxon	Date d'arrivée au Québec*	Bic et péninsule gaspésienne †	Mont Logan ‡	Parc Forillon §	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
<i>Ranunculus repens</i>	1821			X	X	X
<i>Rumex acetosella</i>	17 ^e siècle			X	X	X
<i>Rumex crispus</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Rumex obtusifolius</i>	1821			X		
<i>Scorzoneraoides autumnalis</i>	1872			X	X	X
<i>Senecio vulgaris</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Silene vulgaris</i>	17 ^e siècle			X	X	
<i>Sonchus arvensis</i>	1859			X	X	
<i>Sonchus asper</i>	1821			X	X	X
<i>Spergularia rubra</i>	1865				X	
<i>Stellaria graminea</i>	1883			X	X	X
<i>Symporicarpos albus</i> var. <i>laevigatus</i>	s. d.					
<i>Tanacetum vulgare</i>	1750			X	X	X
<i>Taraxacum officinale</i>	17 ^e siècle			X	X	X
<i>Thymus pulegioides</i>	1943				X	
<i>Tragopogon pratensis</i>	1877				X	
<i>Trifolium arvense</i>	18 ^e siècle				X	
<i>Trifolium aureum</i>	1882			X	X	
<i>Trifolium hybridum</i>	1884			X	X	
<i>Trifolium pratense</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Trifolium repens</i>	18 ^e siècle			X	X	X
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	1880			X		
<i>Tussilago farfara</i>	1886			X	X	X
<i>Verbascum thapsus</i>	18 ^e siècle			X	X	
<i>Veronica officinalis</i>	1891			X	X	X
<i>Veronica serpyllifolia</i> ssp. <i>serpyllifolia</i> ††	1821	Tbl			X	
<i>Vicia cracca</i>	18 ^e siècle	Ann		X	X	X
<i>Viola arvensis</i>	1905					

Taxon	Date d'arrivée au Québec*	Bic et péninsule gaspésienne†	Mont Logan‡	Parc Forillon§	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
Total		11	2	72	82	39

* Lavoie *et al.*, 2012.

† Scoggan, 1950.

‡ Gervais, 1964.

§ Marchand, 1998.

¶ Lavoie (2006) avec ajout des espèces découvertes après 1984.

¶ Sperduto *et al.*, 2023.

Taxons à l'indigénat cryptique—*Achillea millefolium* s.l. : complexe comprenant *Achillea borealis* et *Achillea millefolium* (Ehrendorfer et Guo, 2005 ; Ramsey *et al.*, 2008) ; *Hieracium vulgatum* s.l. : couvre *H. lachenalii* et *H. maculatum* (Fernald, 1943 ; Haines *et al.*, 2011 ; Marie-Victorin *et al.*, 2002) ; *Poa pratensis* s.l. exotique : couvre tout ce qui n'appartient pas à l'indigène *P. pratensis* ssp. *alpigena* dans le territoire étudié (Gillepsie, 2023).

** Abréviations selon Scoggan, 1950 – Ann : rivière Sainte-Anne ; Cchat : rivière Cap-Chat ; Bln : mont Blanc ; Log : mont Logan ; Pem : mont Pembroke ; Tbl : Tabletop (mont Jacques-Cartier).

†† Selon Haines *et al.*, 2011.

1.5.2. COMPARAISONS HISTORIQUES ET SPATIALES

La comparaison de la liste des PEN que nous avons répertoriées au PNG avec les listes colligées dans d'autres parcs nationaux procure un aperçu de la dynamique de colonisation par les PEN pour le territoire étudié. La plupart des PEN du PNG sont arrivées au Québec au 18^e siècle (23 espèces) et au 19^e siècle (44 espèces) (Tableau 1). Au milieu du 20^e siècle, 232 PEN avaient colonisé la proximité des zones habitées de la région du Bic et de la péninsule gaspésienne (Tableau 2), mais la présence de seulement 11 espèces exotiques était confirmée sur le territoire du PNG (Tableau 1) (Scoggan, 1950) alors que nous en avons répertorié 107. Dans le secteur du mont Logan au début des années 1960, il n'y avait que 2 espèces de PEN (*Pilosella caespitosa* et *Plantago major*; Gervais, 1964) alors qu'on en compte 22 aujourd'hui. Les parcs nationaux du Bic (Lavoie, 2006) et de Forillon (Marchand, 1998), situés en bordure de la route nationale 132, ont une flore de PEN plus riche que celle du PNG et elle inclut respectivement 82 et 72 des PEN qui se trouvent également sur le territoire étudié (Tableau 1). Dans la toundra alpine des montagnes Blanches du New Hampshire, on compte 55 PEN (Sperduto *et al.*, 2023) dont 39 font actuellement partie de la flore du PNG (Tableau 1). De cet ensemble, 28 taxons établissent déjà des colonies jusqu'à au moins 800 m d'altitude dont 8 atteignent des positions jusqu'à 1 100 m pour le territoire étudié (Figure 2 ; Tableau S2).

La flore des PEN du PNG est spatialement structurée de sorte que l'on peut ordonner l'abondance maximale de chacun des taxons en fonction d'un gradient d'altitude en sentier (Figure 2). Plusieurs espèces occupent une plage altitudinale d'occurrences de plusieurs centaines de mètres (Tableau S2). Il y a 56 taxons représentés par une seule ou quelques occurrences, en majorité sous 300 m d'altitude en plus de quelques autres taxons isolés dans des colonies à 400-500 m d'altitude et plus, soit en plein étage montagnard. Il en résulte une diminution générale de la richesse spécifique selon l'altitude avec cependant un pic de richesse à 210-230 m (Figure 3).

Tableau 2. Comparaison du statut exotique selon 5 sources* pour les taxons considérés comme PEN dans plusieurs territoires. Les taxons pour lesquels il existe actuellement une incertitude taxonomique ne sont pas comptés dans les totaux. Les valeurs entre parenthèses correspondent au nombre de taxons de chaque statut qui font partie de la flore actuelle des PEN du parc national de la Gaspésie.

Statut (nombre de taxons)	Parc national de la Gaspésie	Bic et péninsule gaspésienne†	Mont Logan‡	Parc Forillon§	Parc du Bic¶	Sommets – montagnes Blanches¶
Taxons exotiques selon cette étude	107	232 (87)	2	135 (72)	193 (82)	55 (39)
Taxons exotiques avérés selon toutes les sources	101	213 (81)	2 (2)	126 (67)	178 (77)	54 (38)
Taxons cryptiques selon une ou plusieurs sources	6	19 (6)	0	9 (5)	15 (5)	1 (1)
Incertitude taxonomique	0	9	0	10	11	0

* Sources considérées pour l'analyse du statut exotique : Brouillet *et al.*, 2024 ; FNA, 1993+ ; Kartesz, 2015 ; Lavoie *et al.*, 2012 ; Native Plant Trust, 2024.

† Scoggan, 1950.

‡ Gervais, 1964.

§ Marchand, 1998.

¶ Lavoie, 2006 avec ajout des espèces découvertes après 1984.

¶ Sperduto *et al.*, 2023.

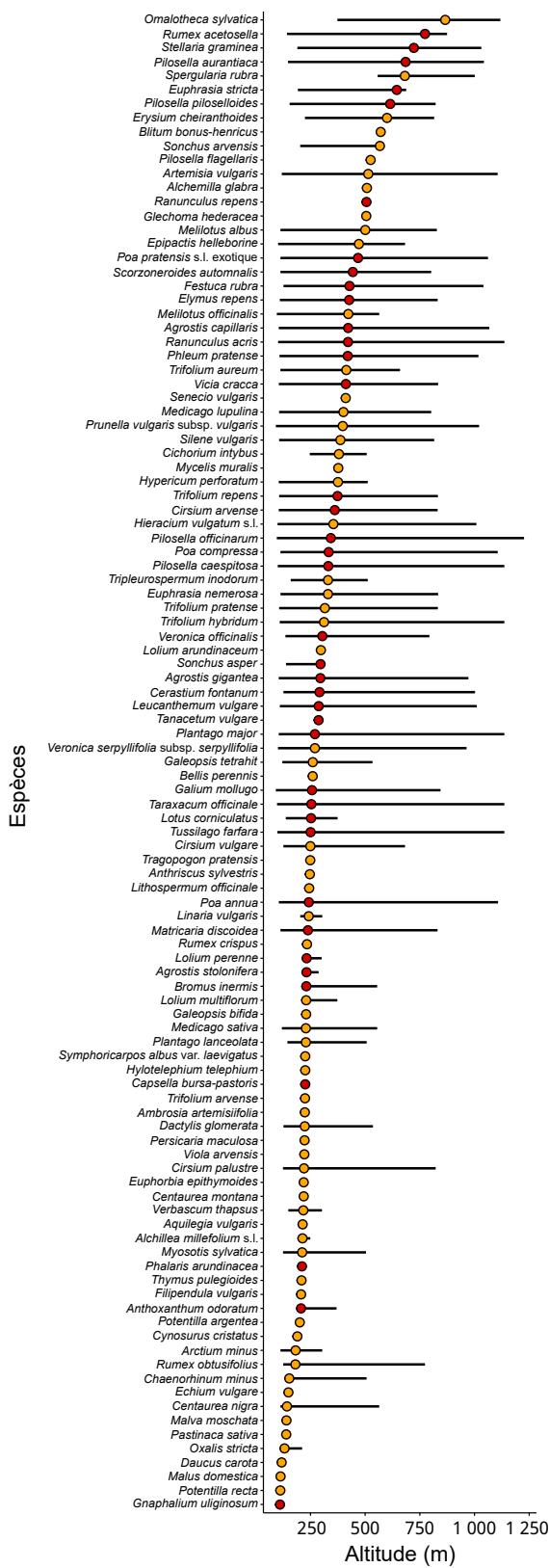


Figure 2. Répartition altitudinale des 107 taxons de plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie. Les lignes représentent l'amplitude des altitudes d'occurrence alors que les points indiquent l'altitude des plus nombreuses colonies de chaque espèce. Les 39 points rouges représentent les taxons qui sont aussi rapportés dans la toundra alpine des montagnes Blanches au New Hampshire (Sperduto *et al.*, 2023).

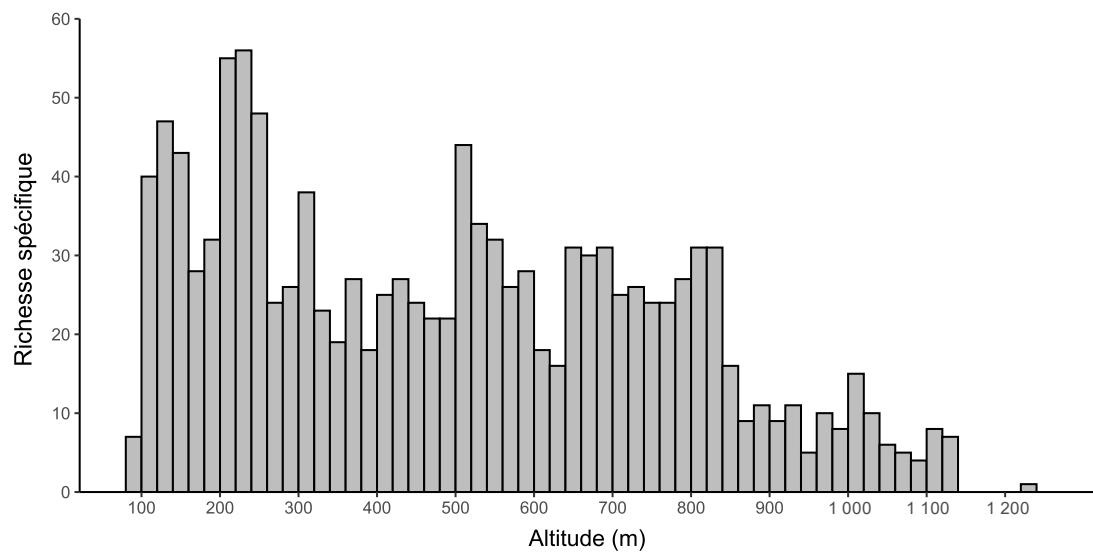


Figure 3. Richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées par tranche de 20 m d'altitude au parc national de la Gaspésie.

1.6. DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude met en lumière la progression fulgurante de la flore des espèces non indigènes introduites au cours des dernières décennies sur un territoire aménagé pour l'écotourisme dans un cadre exceptionnel du patrimoine naturel. Cette diversité de 107 PEN sur le territoire de 802 km² du PNG est modeste lorsqu'on la compare avec d'autres parcs nationaux dans la région. En effet, au parc national Forillon, un territoire de 245 km² à l'extrême orientale de la péninsule, on compte 135 espèces végétales exotiques (Tableau 2, St-Jean *et al.*, 2024) alors qu'on en compte 193 dans les 19 km² du parc national du Bic, à l'ouest de la péninsule gaspésienne (Lavoie, 2006). Ces deux territoires ont toutefois été marqués par une intense activité anthropique liée à l'agriculture et à la villégiature depuis la fin du 19^e siècle et tout indique qu'au milieu du 20^e siècle (Scoggan, 1950), le pourtour de la péninsule gaspésienne, y compris la région du Bic, était colonisé par la vaste majorité des PEN que nous avons trouvées sur le territoire étudié. À cette même époque, nos résultats suggèrent qu'il y avait 11 espèces exotiques sur le territoire du PNG, contre 107 aujourd'hui. Ce retard de colonisation peut être associé à l'aménagement du territoire côtier qui a débuté plusieurs décennies avant que cela ne survienne à l'intérieur des terres au Bas-Saint-Laurent (Fortin et Lechasseur, 1993) et en Gaspésie (Bélanger *et al.*, 1981). Il aura fallu attendre la finalisation de la route 132 en 1929 et la création du PNG en 1937 pour que l'achalandage débute réellement sur le territoire étudié. Dans les années qui ont suivi, les premières infrastructures hôtelières furent construites dans le secteur du gîte du mont Albert (L'Italien, 2021). Dans les années 1950, la création de la route 299, qui traverse le PNG, a causé une importante augmentation de la circulation locale et de l'affluence des touristes (Fallu, 2004). Depuis, des campings ont été aménagés à la base des monts Jacques-Cartier et Albert ainsi qu'au lac Cascapédia en plus d'un réseau de sentiers pédestres qui sillonnent aujourd'hui le PNG d'ouest en est.

Outre la courte période écoulée depuis le début de l'anthropisation marquée du territoire, le nombre comparativement faible de plantes exotiques du PNG peut aussi refléter l'obstacle à la colonisation que représente un massif montagneux. À cet égard, le cas de la

forêt nationale des montagnes Blanches du New Hampshire est intéressant. Ce territoire de 3 237 km² constitue une destination touristique depuis le début du 19^e siècle et des routes carrossables connectent avec des sentiers qui permettent d'atteindre plusieurs sommets. Or, dans les 22 km² de toundra alpine de ce territoire, on compte actuellement 59 PEN (Sperduto *et al.*, 2023) dont 39 sont aussi présentes au PNG. De cet ensemble de 39 PEN qui peuvent coloniser l'habitat alpin des montagnes Blanches, il n'y en a que 8 qui établissent des colonies jusqu'à 1 100 m dans la toundra alpine du territoire étudié : *Pilosella officinarum*, *P. caespitosa*, *Poa compressa*, *P. annua*, *Plantago major*, *Ranunculus acris*, *Taraxacum officinalis* et *Tussilago farfara*. Ces considérations suggèrent que parmi les espèces de plantes exotiques déjà présentes au PNG, il y en a au moins 31 qui ont le potentiel de croître dans les habitats de la toundra alpine. En somme, ces comparaisons soulignent le lien qui existe entre l'aménagement du territoire et sa colonisation par un nombre grandissant de PEN en fonction du temps, et ce, jusqu'au-delà de la limite des krummholz dans les Appalaches du Nord-Est américain.

Cette situation représente un enjeu particulier pour le PNG qui contient presque tout l'habitat de la toundra alpine du Québec méridional (Capers *et al.*, 2013). C'est dans cet habitat que se maintiennent les populations de la plupart des espèces végétales indigènes qui constituent la flore particulière du PNG. Il s'agit de la flore principalement constituée d'espèces d'affinité arctique-alpine, d'éléments qui forment ici des populations disjointes par rapport à leur aire de répartition principale située dans la cordillère de l'ouest du continent américain, en plus des endémiques. Certaines de ces espèces ont un statut de précarité reconnu au niveau de la province de Québec ou du Canada (Couillard *et al.*, 2007 ; Tardif *et al.*, 2016). La mesure du risque écologique que peut représenter l'expansion démographique des PEN dans l'habitat des espèces à statut précaire (Stohlgren *et al.*, 1999) est une question qui va bien au-delà de la présente étude. Toutefois, les résultats présentés dans cet atlas montrent un portrait précis de la diversité et de l'étendue du phénomène de colonisation par les PEN sur le territoire. Nos résultats soulignent un pic de la diversité floristique des plantes exotiques dans la tranche de 210 à 230 m d'altitude, ce qui correspond au secteur fortement aménagé du complexe hôtelier, du site d'accueil du parc et des 2 campings associés. La

détection précoce demeure le principal facteur de succès des mesures d'aménagement préventif concernant la colonisation par les PEN dans les aires protégées (Leung *et al.*, 2010 ; McDougall *et al.*, 2011). Cet atlas se révèlera un outil précieux pour localiser les principaux foyers de colonisation dans les sentiers aménagés et pour surveiller la propagation des PEN dans les habitats de hautes altitudes du PNG.

1.7. REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le programme MITACS-Accélération en vertu d'un partenariat entre la Sépaq et l'UQAR. Le projet a bénéficié des facilités de laboratoire offertes à la Station d'études montagnardes des Chic-Chocs (SEM). Nous remercions Annie St-Louis (Herbier Louis-Marie), Geoffrey Hall et Luc Brouillet (IRBV) pour leurs conseils en matière de taxonomie. Des remerciements tout particuliers vont à Marie-Andrée Roy, technicienne à l'UQAR, pour ses précieux conseils en géomatique et en cartographie. Les auteurs tiennent à souligner la qualité du processus éditorial de l'équipe du *Naturaliste canadien* et remercient Pierre J.H. Richard pour ses conseils judicieux.

1.8. RÉFÉRENCES

- Arsenault, M., G.H. Mittelhauser, D. Cameron, A.C. Dibble, A. Haines, S.C. Rooney et J.E. Weber, 2013. *Sedges of Maine: A field guide to Cyperaceae*. University of Maine Press, Orono, 712 p.
- Bailey, S.W., J. Hoy et C.V. Cogbill, 2015. Vascular flora and geoecology of Mont de la Table, Gaspésie, Québec. *Rhodora*, 117 (969), 1-40. <https://doi.org/10.3119/14-07>.
- Barros, A., A. Pauchard, J. Lembrechts et L. Rew, 2018. MIREN trail survey protocols. Institute of Integrative Biology, Zurich, 13 p.
- Bélanger, J., M. Desjardins et J.Y. Frenette, 1981. *Histoire de la Gaspésie*. Boréal Express, Montréal et Institut québécois de recherche sur la culture, Québec, 797 p.
- Bouchard, A., D. Barabé, M. Dumais et S. Hay, 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. *Syllogeus* n° 48, Musée national des sciences naturelles, Ottawa, 79 p.
- Brouillet, L., F. Coursol, S.J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle et P. Desmet, 2024. VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada. Disponible en ligne à : <http://data.canadensys.net/vascan>. [Visité le 2024-05-30].
- Capers, R.S., K.D. Kimball, K.P. McFarland, M.T. Jones, A.H. Lloyd, J.S. Munroe, G. Fortin, C. Mattrick, J. Goren, D.D. Sperduto et R. Paradis, 2013. Establishing alpine research priorities in northeastern North America. *Northeastern Naturalist*, 20 (4), 559-577. <https://doi.org/10.1656/045.020.0406>.
- Couillard, L., N. Dignard, J. Labrecque, G. Lavoie et P. Petitclerc, 2007. Guide de reconnaissance des habitats forestiers des plantes menacées ou vulnérables — Bas-Saint-Laurent et Gaspésie. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement forestier, Québec, 113 p.
- Dziuk, P., K. Chayka, S. Eggers et J. Thayer, 2021. Minnesota wildflowers: A field guide to the flora of Minnesota. Disponible en ligne à : <https://www.minnesotawildflowers.info>. [Visité le 2021-06-20].
- Ehrendorfer, F. et Y.P. Guo, 2005. Changes in the circumscription of the genus *Achillea* (Compositae-Anthemideae) and its subdivision. *Willdenowia*, 35 (1), 49-54. <https://doi.org/10.3372/wi.35.35102>.
- Esri inc., 2024. ArcGIS Pro (version 2.9). Disponible en ligne à : <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>. [Visité le 2024-05-30].
- Fallu, J.-M., 2004. *Une histoire d'appartenance : la Gaspésie*. Les éditions GID, Québec, 557 p.

- Fernald, M.L., 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, 15 (3), 239-342. <https://doi.org/10.2307/25058128>.
- Fernald, M.L., 1943. Contributions from the Gray herbarium of Harvard University—^{nº} CXLVIII. VIII. Notes on *Hieracium* (Continued). *Rhodora*, 45 : 317-325.
- Fernald, M.L., 1950. Gray's manual of botany: A handbook of the flowering plants and ferns of the central and northeastern United States and adjacent Canada (8^e éd.). New York et Van Nostrand, Toronto, 1632 p.
- [FNA] Flora of North America, 1993+. Flora of North America north of Mexico. 25 + vols. Flora of North America Editorial Committee (édit.), New York et Oxford, vol. 1, 1993 ; vol. 2, 1993 ; vol. 3, 1997 ; vol. 4, 2003 ; vol. 5, 2005 ; vol. 6, 2015 ; vol. 7, 2010 ; vol. 8, 2009 ; vol. 9, 2014 ; vol. 10, 2021 ; vol. 11, 2023, vol. 12, 2016 ; vol. 13, 2024 ; vol. 14, 2023 ; vol. 17, 2019 ; vol. 19, 2006 ; vol. 20, 2006 ; vol. 21, 2006 ; vol. 22, 2000 ; vol. 23, 2002 ; vol. 24, 2007 ; vol. 25, 2003 ; vol. 26, 2002 ; vol. 27, 2007 ; vol. 28, 2014. <http://beta.floranorthamerica.org>. [Visité le 2024-05-29].
- Fortin, J.C. et A. Lechasseur, 1993. *Histoire du Bas-Saint-Laurent*. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec, 860 p.
- Gervais, C., 1964. Étude de la flore de la région du mont Logan (comté de Matane, province de Québec, Canada). Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, 310 p.
- Gervais, C., 1982. La flore vasculaire de la région du mont Logan, Gaspésie, Québec. Mémoire de l'Herbier Louis-Marie, Provancheria ^{nº} 13, Herbier Louis-Marie, Université Laval, Québec, 64 p.
- Gillepsie, L.J., 2023. *Poa*. Dans : Payette, S. (dir.). *Flore nordique du Québec et du Labrador*, vol. 4. Presses de l'Université Laval, Québec, p. 334-369.
- Gleason, H.A. et A. Cronquist, 1991. *Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada*. New York Botanical Garden, Bronx, 810 p.
- Haider, S., C. Kueffer, H. Bruelheide, T. Seipel, J.M. Alexander, L.J. Rew, J.R. Arévalo, L.A. Cavieres, K.L. McDougall, A. Milbau, B.J. Naylor, K. Speziale et A. Pauchard, 2018. Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 27 (6), 667-678. <https://doi.org/10.1111/geb.12727>.
- Haines, A., E. Farnsworth et G. Morrison, 2011. *New England Wild Flower Society's Flora Novae Angliae: A manual for the identification of native and naturalized higher vascular plants of New England*. New England Wild Flower Society, Framingham et Yale University Press, New Haven, 973 p.

- Herben, T. et J. Klimešová, 2020. Evolution of clonal growth forms in angiosperms. *The New Phytologist*, 225 (2), 999-1010. <https://doi.org/10.1111/nph.16188>.
- Hilty, J., 2021. Illinois wildflowers. Disponible en ligne à : <https://www.illinoiswildflowers.info>. [Visité le 2021-04-16].
- Holmgren, N.H, 1998. Illustrated companion to Gleason and Cronquist's manual: Illustrations of the vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. New York Botanical Garden, New York, 937 p.
- [INHS] Illinois Natural History Survey, 2021. Illinois plants: Wild plants of the prairie state. Disponible en ligne à : <https://www.inhs.illinois.edu/data/plantdb/>. [Visité le 2021-04-15].
- Kartesz, J.T., 2015. North American vascular flora. Biota of North America Program (BONAP). Disponible en ligne à : <http://www.bonap.org>. [Visité le 2024-04-26].
- Klinkenberg, B., 2021. E-Flora BC: Electronic atlas of the plants of British Columbia. Disponible en ligne à : <https://ibis.geog.ubc.ca/biodiversity/eflora/>. [Visité le 2021-11-15].
- Körner, C., 2021. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems (3^e éd.). Springer, Cham, 500 p.
- Lavoie, C., 2006. La flore du parc national du Bic : évolution historique et propositions d'aménagement. Université Laval, Québec, 33 p.
- Lavoie, C., A. Saint-Louis, G. Guay et E. Groeneveld, 2012. Les plantes vasculaires exotiques naturalisées : une nouvelle liste pour le Québec. *Le Naturaliste canadien*, 136 (3), 6-32. <https://doi.org/10.7202/1009237ar>.
- Leung, B., O. Cacho et D. Spring, 2010. Searching for non-indigenous species: Rapidly delimiting the invasion boundary. *Diversity and Distributions*, 16 (3), 451-460. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00653.x>.
- Liedtke, R., A. Barros, F. Essl, J.J. Lembrechts, R.E.M. Wedegärtner, A. Pauchard et S. Dullinger, 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions*, 22 : 1121-1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>.
- L'Italien, M., 2021. Historique du parc national de la Gaspésie : chronologie des réalisations et évènements. Service de la conservation et de l'éducation, Parc national de la Gaspésie, Sainte-Anne-des-Monts, 13 p.
- Macpherson, P., 1997. Plant status nomenclature and Atlas 2000. *BSBI News*, 77 : 7-8.

- Marchand, S., 1998. La flore vasculaire non indigène du parc national Forillon. Parc national Forillon, Québec, 38 p.
- Marie-Victorin, F., 1938. Phytogeographical problems of Eastern Canada. American Midland Naturalist, 19 (3), 489-558. <https://doi.org/10.2307/2420466>.
- Marie-Victorin, fr., E.G. Rouleau, L. Brouillet, S. Hay, G. Isabelle, M. Blondeau, J. Cayouette et J. Labrecque, 2002. Flore laurentienne. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, 1112 p.
- McDougall, K.L., A.A Khuroo, L.L. Loope, C.G. Parks, A. Pauchard, Z.A. Reshi, I. Rushworth et C. Kueffer, 2011. Plant invasions in mountains: Global lessons for better management. Mountain Research and Development, 31 (4), 380-387. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-11-00082.1>.
- Messerli, B., 2012. Global change and the world's mountains. Mountain Research and Development, 32(S1). <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-11-00118.S1>.
- [MRNF] Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, 2024. LiDAR – Modèles numériques (terrain, canopée, pente). Disponible en ligne à : <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/produits-derives-de-base-du-lidar>. [Visité le 2021-08-23].
- Mittelhauser, G.H., M. Arsenault, D. Cameron et E. Doucette, 2019. Grasses and rushes of Maine: A field guide. University of Maine Press, Orono, 737 p.
- Native Plant Trust, 2011. Go botany: Discover thousands of New England plants. Disponible en ligne à : <https://gobotany.nativeplanttrust.org>. [Visité le 2022-01-23].
- OpenGIS.ch., 2021. Qfield Mobile Geodata Collection App (version 1.9). Disponible en ligne à : <https://qfield.org>. [Visité le 2021-04-24].
- Pauchard, A., C. Kueffer, H. Dietz, C.C. Daehler, J.M. Alexander, P.J. Edwards, J.R. Arévalo, L.A. Cavieres, A. Guisan, S. Haider, G. Jakobs, K.L. McDougall, C.I. Millar, B.J. Naylor, C.G. Parks, L.J. Rew et T. Seipel, 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. Frontiers in Ecology and the Environment, 7 (9), 479-486. <https://doi.org/10.1890/080072>.
- Payette, S., 2013+. Flore nordique du Québec et du Labrador. Presses de l'Université Laval, Québec, vol. 1, 2013 ; vol. 2, 2015 ; vol. 3, 2018 ; vol. 4, 2023.
- Preston, C.D., D.A. Pearman et T.D. Dines, 2002. The new atlas of the British & Irish flora. Oxford University Press, New York, 922 p.

- Price, E.A.C. et C. Marshall, 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity: An introduction to the proceedings. *Plant Ecology*, 141 : 3-7. <https://doi.org/10.1023/A:1009838300691>.
- Pyšek, P., D.M. Richardson, M. Rejmánek, G.L. Webster, M. Williamson et J. Kirschner, 2004. Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *TAXON*, 53 (1), 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>.
- Pyšek, P., V. Jarošík, J. Pergl et J. Wild, 2011. Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 (2), 439-440. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017682108>.
- QGIS.org., 2024. QGIS Geographic Information System (version 3.36). Disponible en ligne à : <http://www.qgis.org>. [Visité le 2024-05-23].
- Ramsey, J., A. Robertson et B. Husband, 2008. Rapid adaptive divergence in New World *Achillea*, an autopolyploid complex of ecological races. *Evolution*, 62 (3), 639-653. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00264.x>.
- Rashid, I., S.M. Haq, J.J. Lembrechts, A.A. Khuroo, A. Pauchard et J.S. Dukes, 2021. Railways redistribute plant species in mountain landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 58 (9), 1967-1980. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13961>.
- Richardson, D.M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta et C.J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6 (2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>.
- Scoggan, H.J., 1950. The Flora of Bic and Gaspe Peninsula, Quebec. *Bulletin* n° 115, *Biological series* n° 39, National Museum of Canada, Ottawa, 399 p.
- Scoggan, H.J., 1978-1979. The Flora of Canada. Musée national des Sciences naturelles, publications de botanique n° 7 (1, 2, 3, 4), Musée national du Canada, Ottawa, 1711 p.
- Sirois, L., 2018. Rapport d'activités scientifiques 2018 présenté au parc national de la Gaspésie. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 7 p.
- Sperduto, D.D., W.F., Nichols et M.T. Jones, 2023. Non-native vascular flora of alpine areas in the White Mountains, New Hampshire, USA. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 55 (1), 2243704. <https://doi.org/10.1080/15230430.2023.2243704>.
- St-Jean, A., G. de Lafontaine et L. Sirois, 2024. Révision de l'indigénat des taxons de quatre flores couvrant le territoire du Bic et de la péninsule gaspésienne et de la flore exotique des montagnes Blanches du New Hampshire. *figshare*. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.27260811.v1>

Stohlgren, T.J., D. Binkley, G.W. Chong, M.A. Kalkhan, L.D. Schell, K.A. Bull, Y. Otsuki, G. Newman, M. Bashkin et Y. Son, 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69 (1), 25-46. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0025:EPSIHS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0025:EPSIHS]2.0.CO;2).

Stuckey, R.L. et T.M. Barkley, 1993. Weeds. Dans : *Flora of North America Editorial Committee* (édit.). *Flora of North America north of Mexico*, vol. 1: Introduction. Oxford University Press, New York, p. 193-198.

Tardif, B., B. Tremblay, G. Jolicoeur et J. Labrecque, 2016. Les plantes vasculaires en situation précaire au Québec. Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec (CDPNQ), gouvernement du Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC), Direction de l'expertise en biodiversité, Québec, 420 p.

Tremblay, B., 2011. La flore vasculaire des talus d'éboulis et des escarpements rocheux entre Tourelle et Rivière-Madeleine, Gaspésie septentrionale, Québec. Herbier Louis-Marie, Québec, 91 p.

Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.H. Valentine, S.M. Walters et D.A. Webb, 1964-1980. *Flora europaea*. Cambridge University Press, Cambridge, vol. 1, 1964 ; vol. 2, 1968 ; vol. 3, 1972 ; vol. 4, 1976 ; vol. 5, 1980.

[USDA] United States Department of Agriculture, 2021. PLANTS Database. Disponible en ligne à : <https://plants.usda.gov/home>. [Visité le 2021-04-23].

1.10 MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE

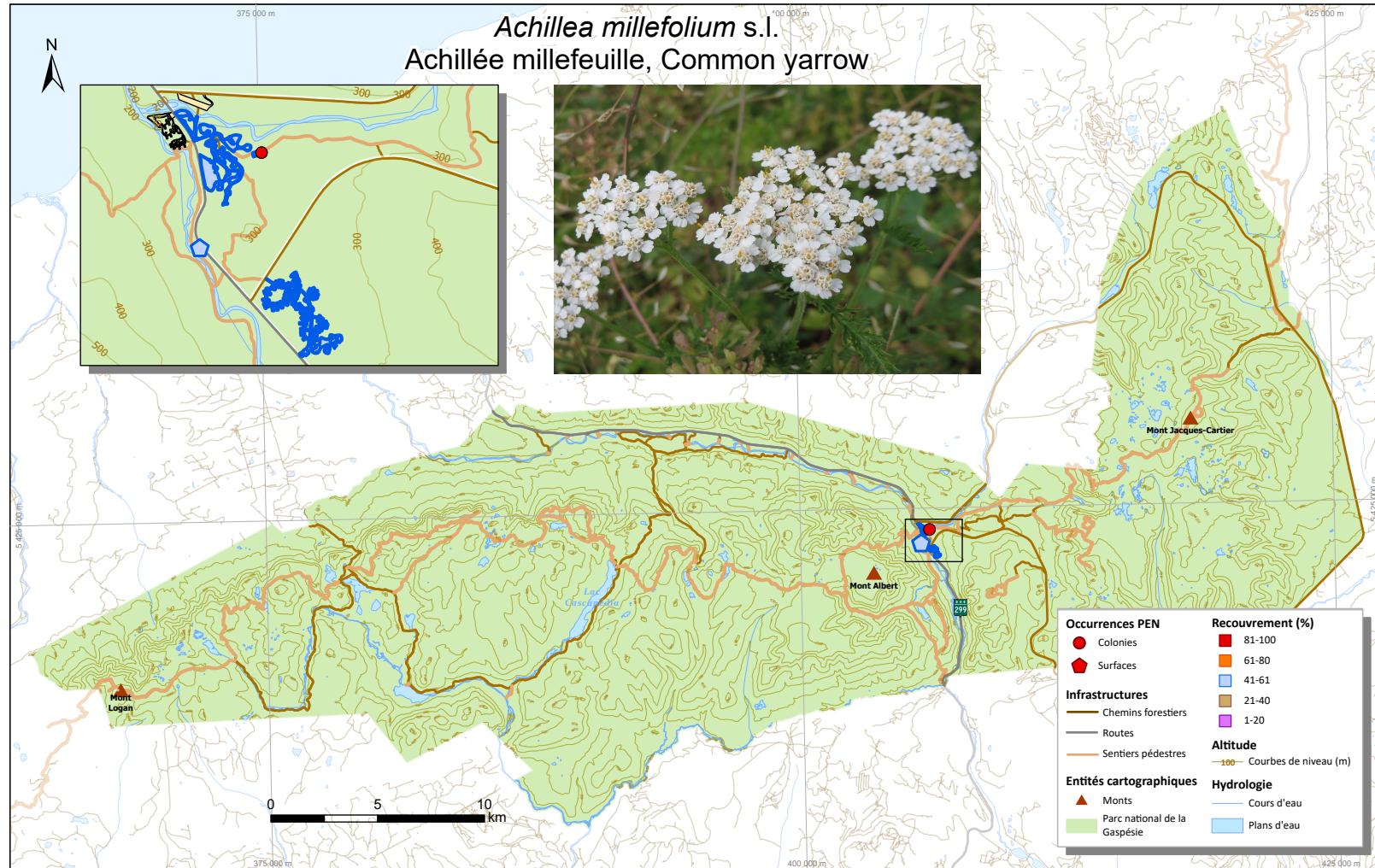


Figure S1. *Achillea millefolium* s.l. : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

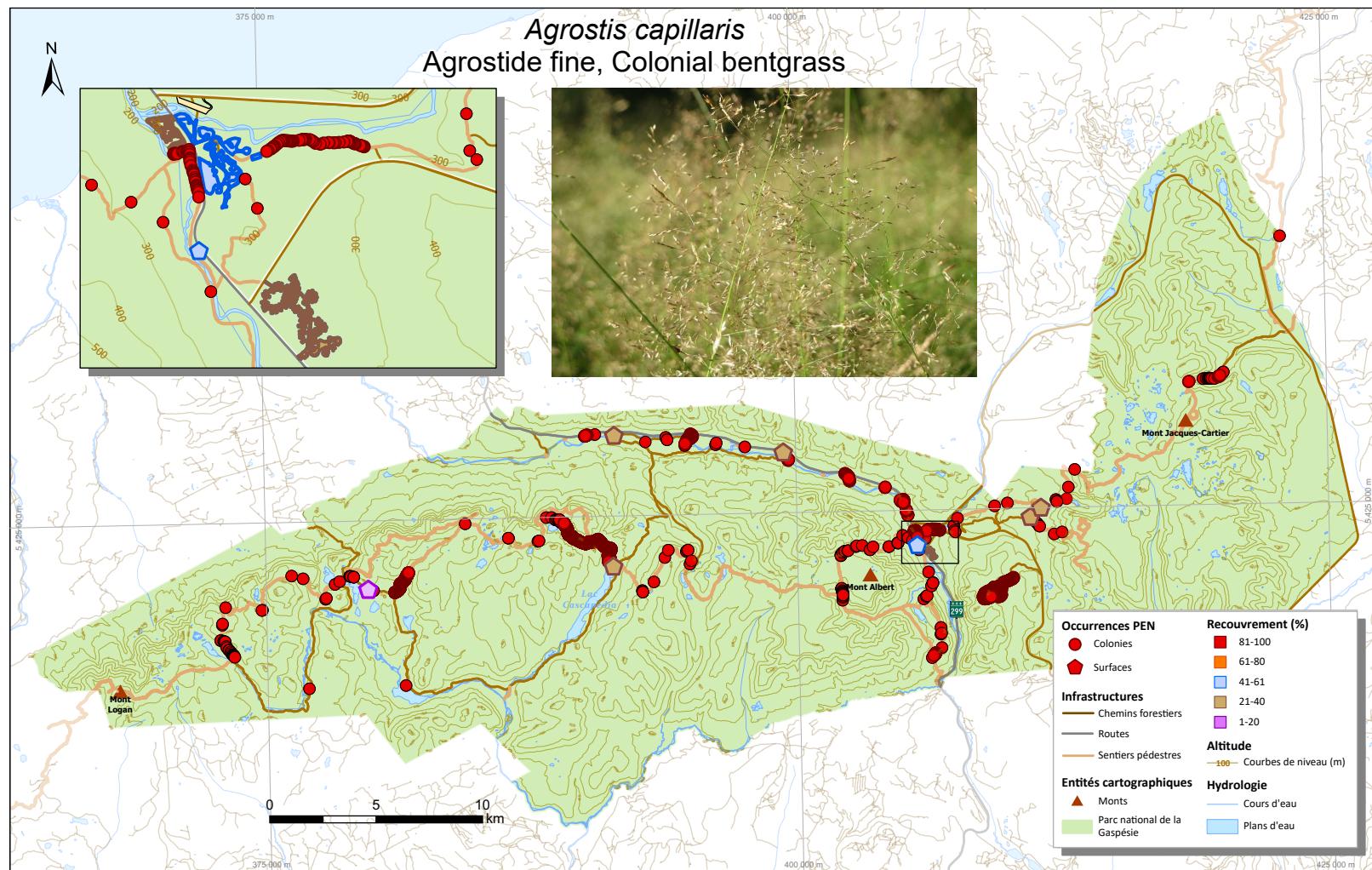


Figure S2. *Agrostis capillaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

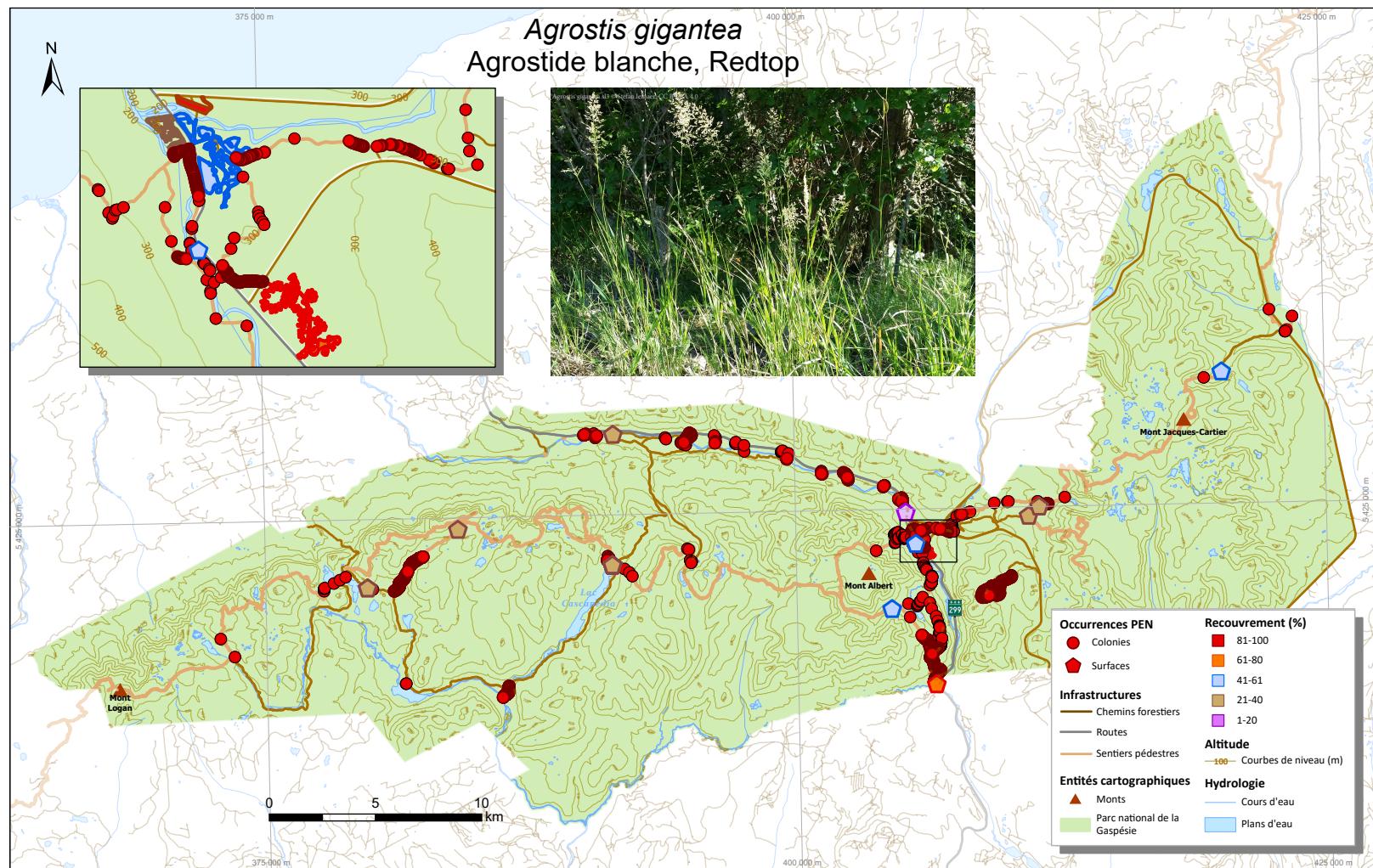


Figure S3. *Agrostis gigantea* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

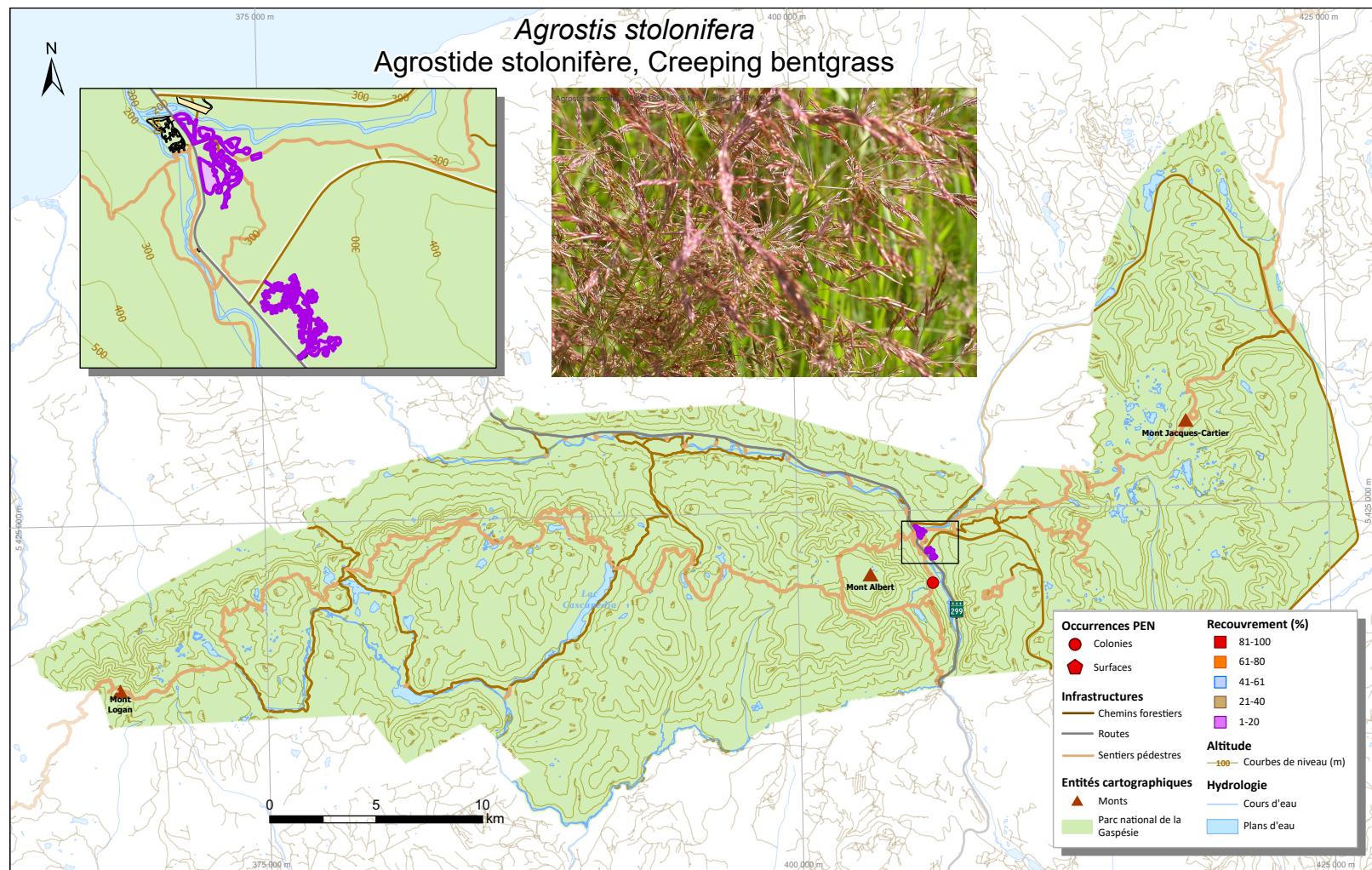


Figure S4. *Agrostis stolonifera* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

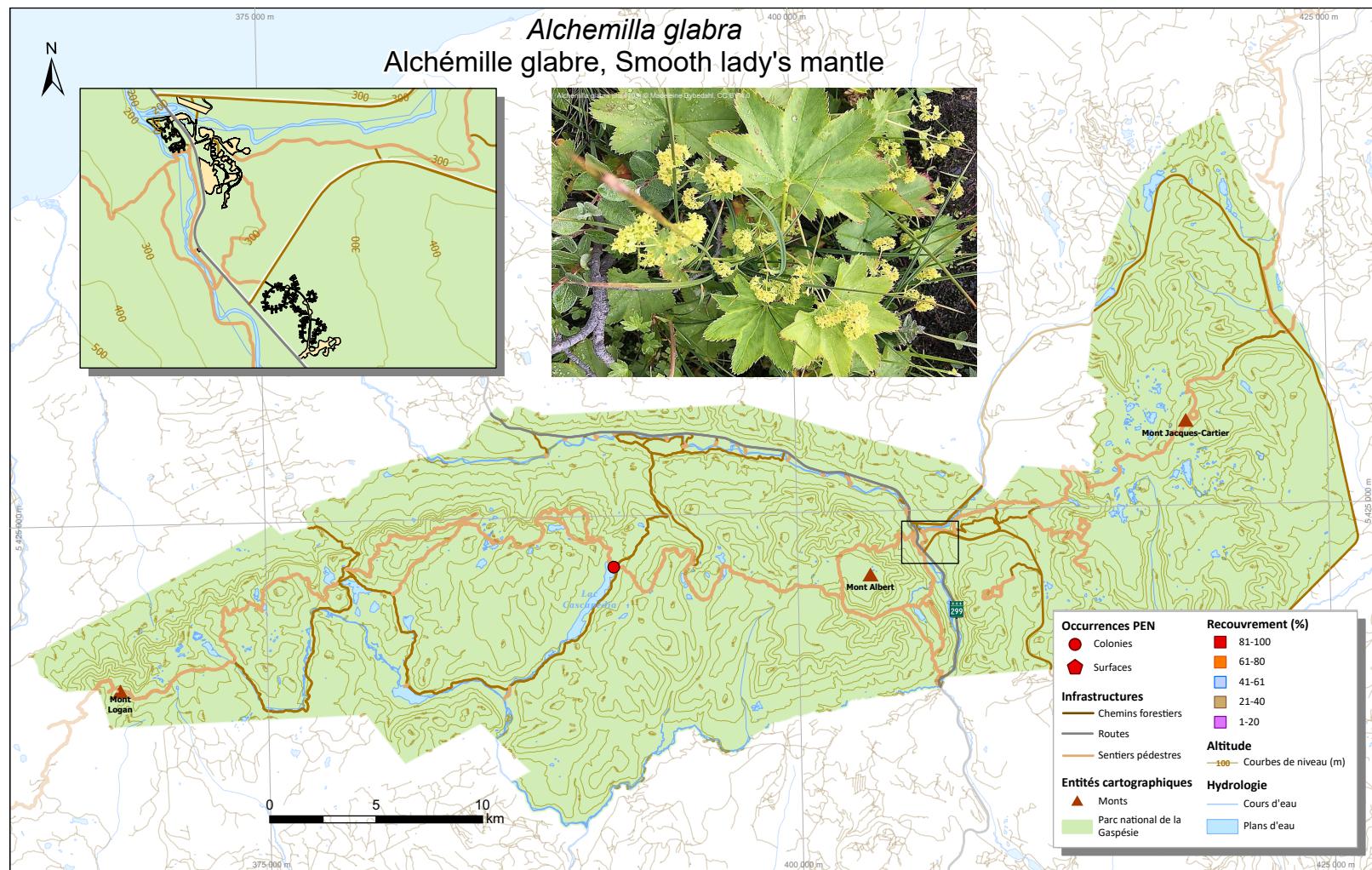


Figure S5. *Alchemilla glabra* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

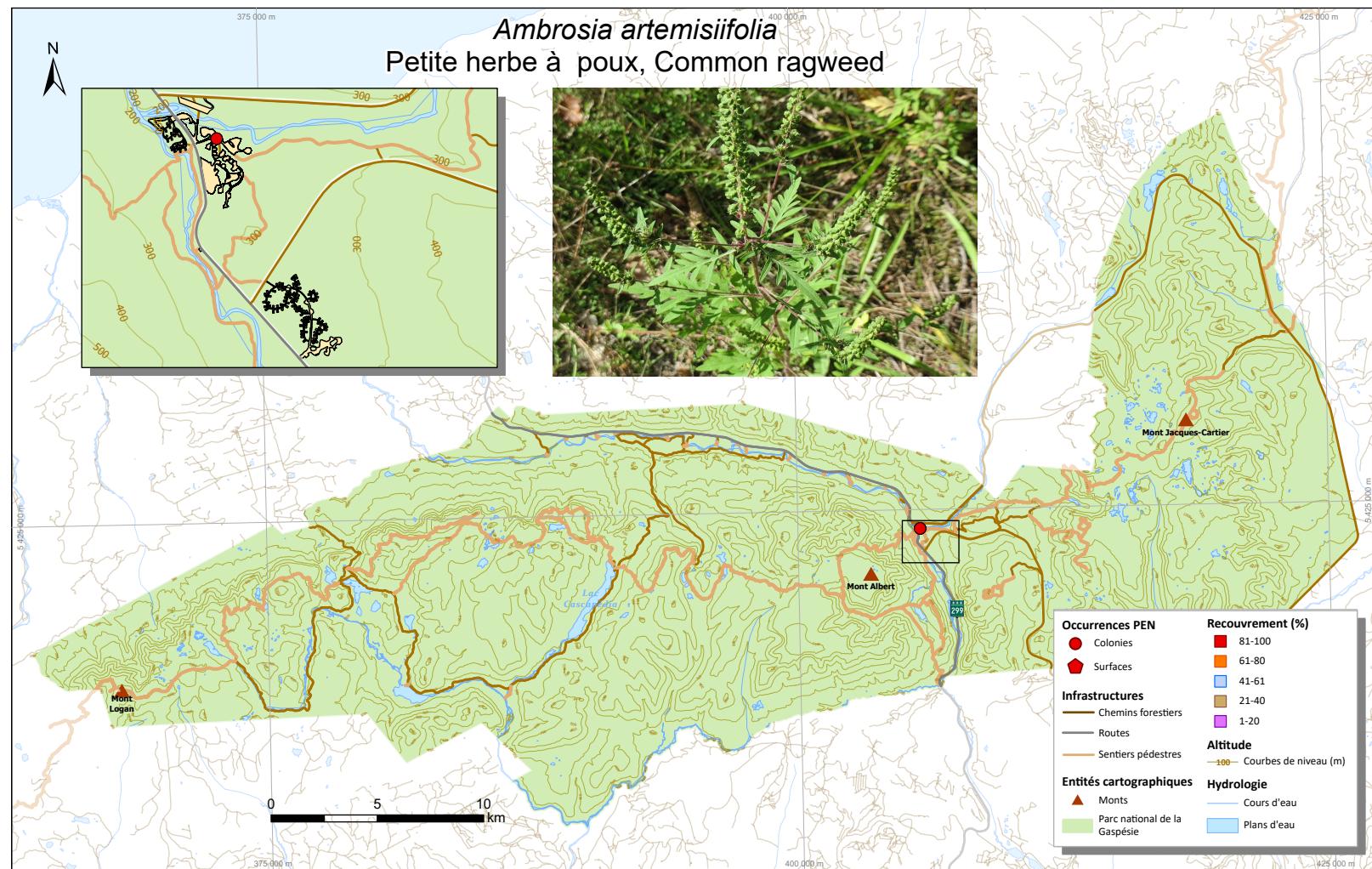


Figure S6. *Ambrosia artemisiifolia* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

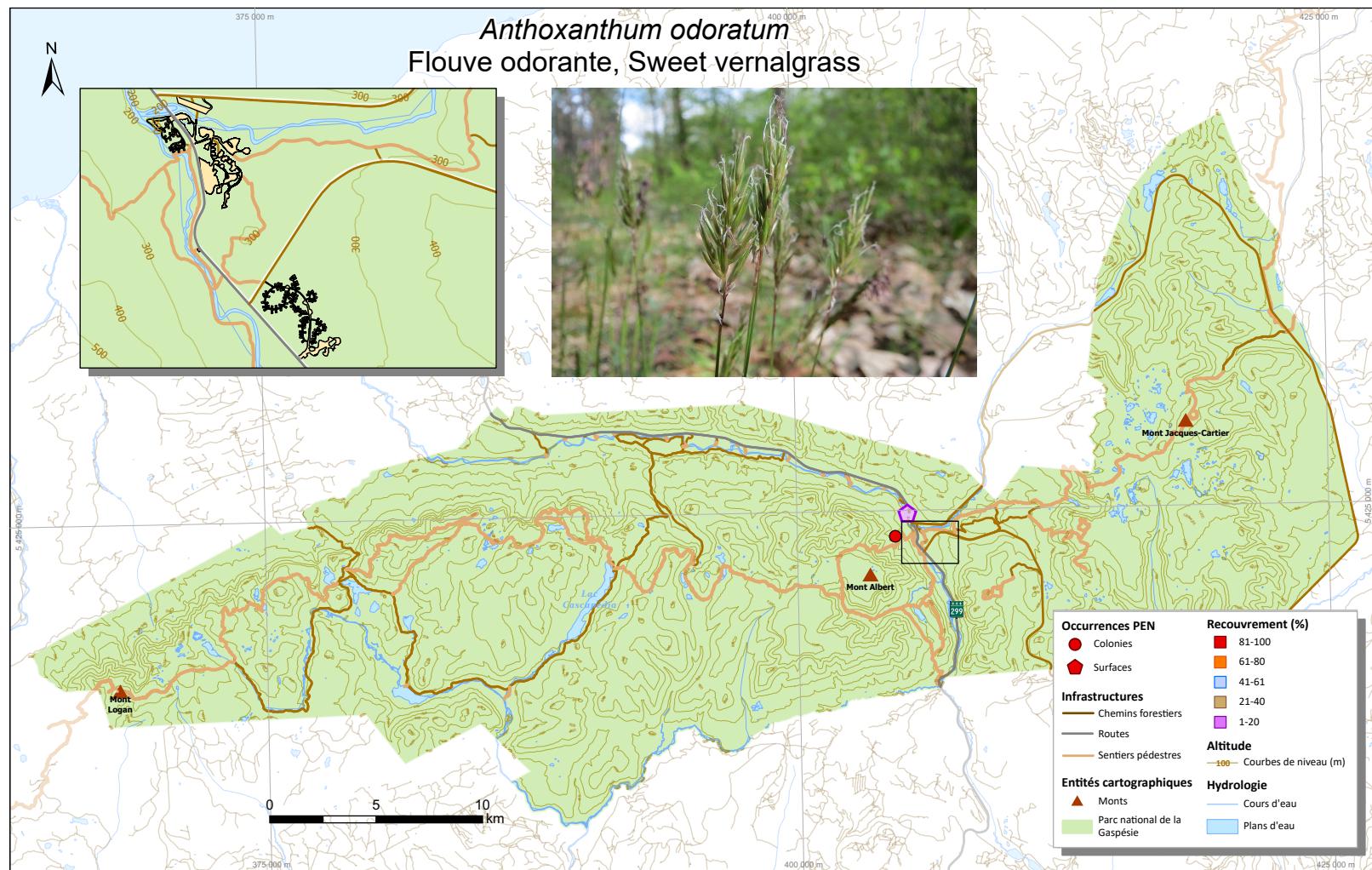


Figure S7. *Anthoxanthum odoratum*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

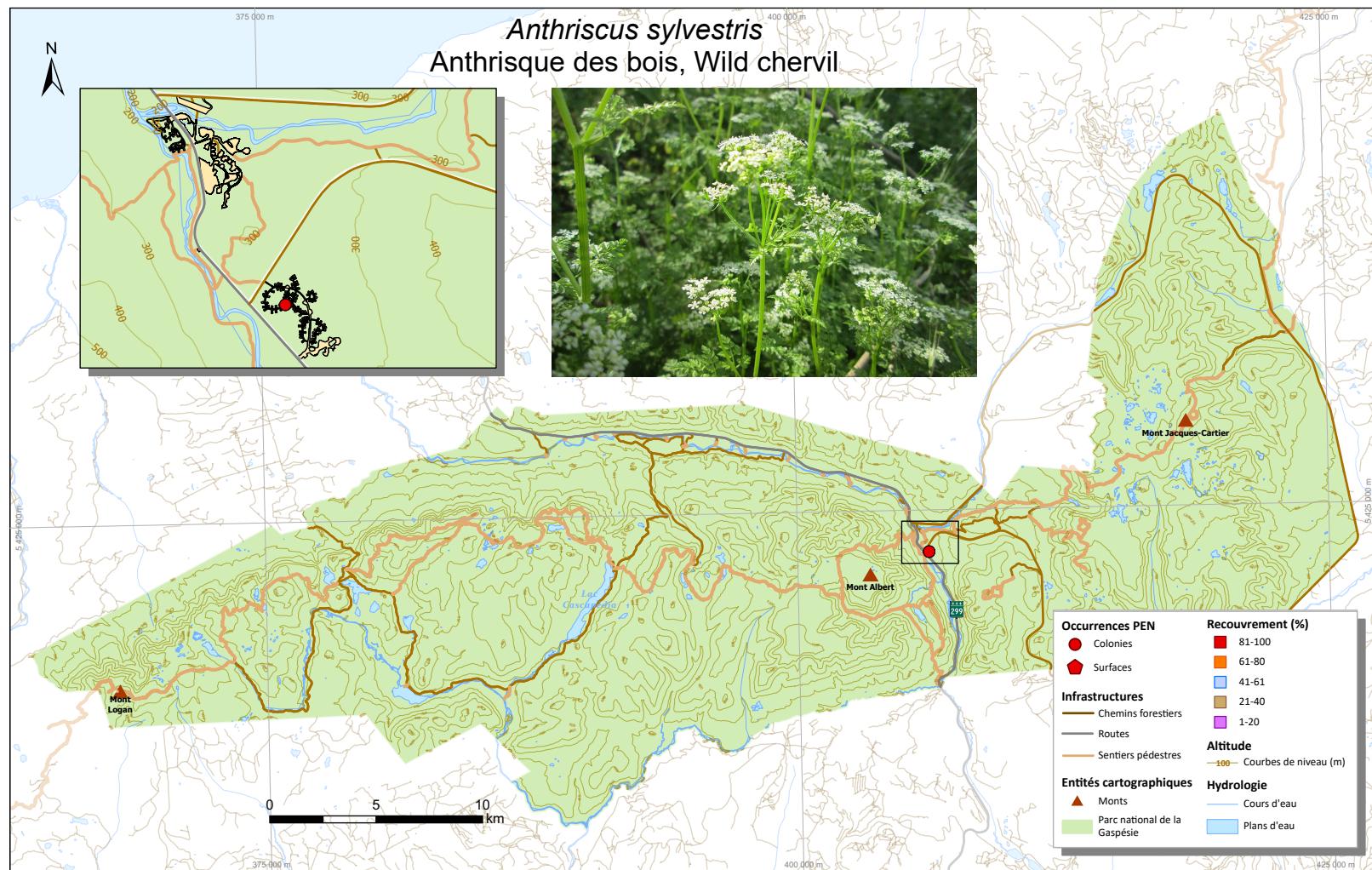


Figure S8. *Anthriscus sylvestris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

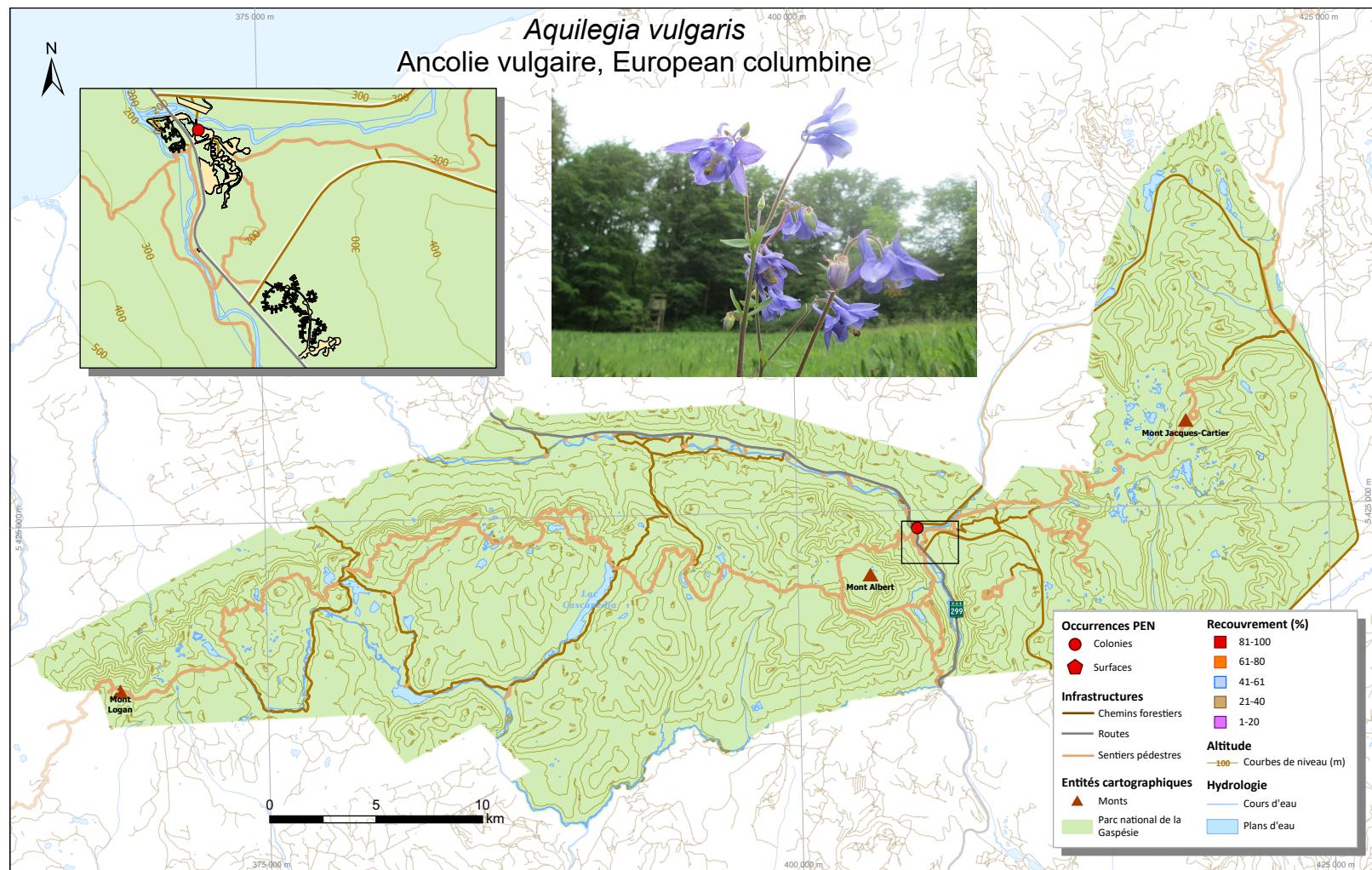


Figure S9. *Aquilegia vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

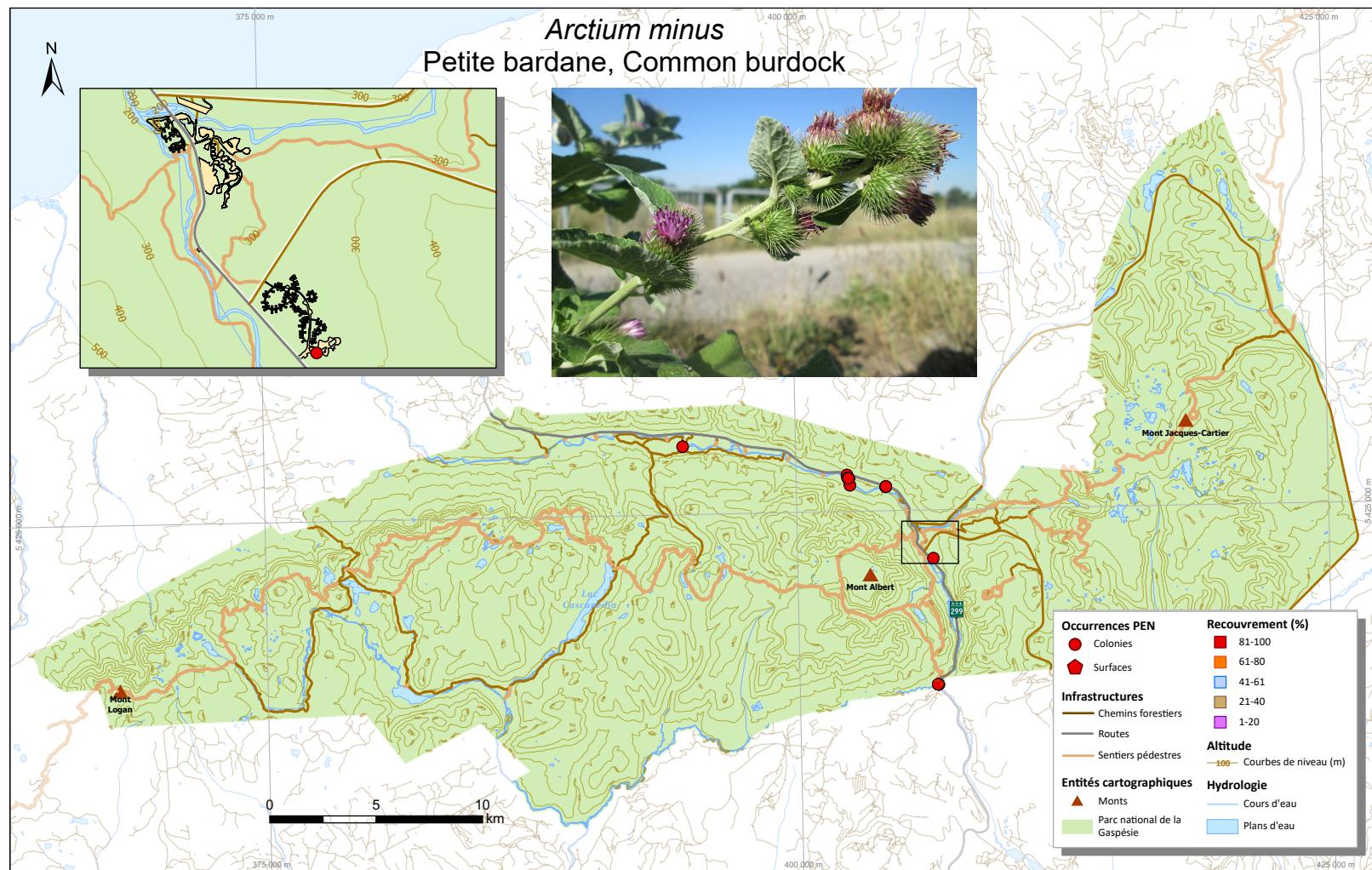


Figure S10. *Arctium minus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

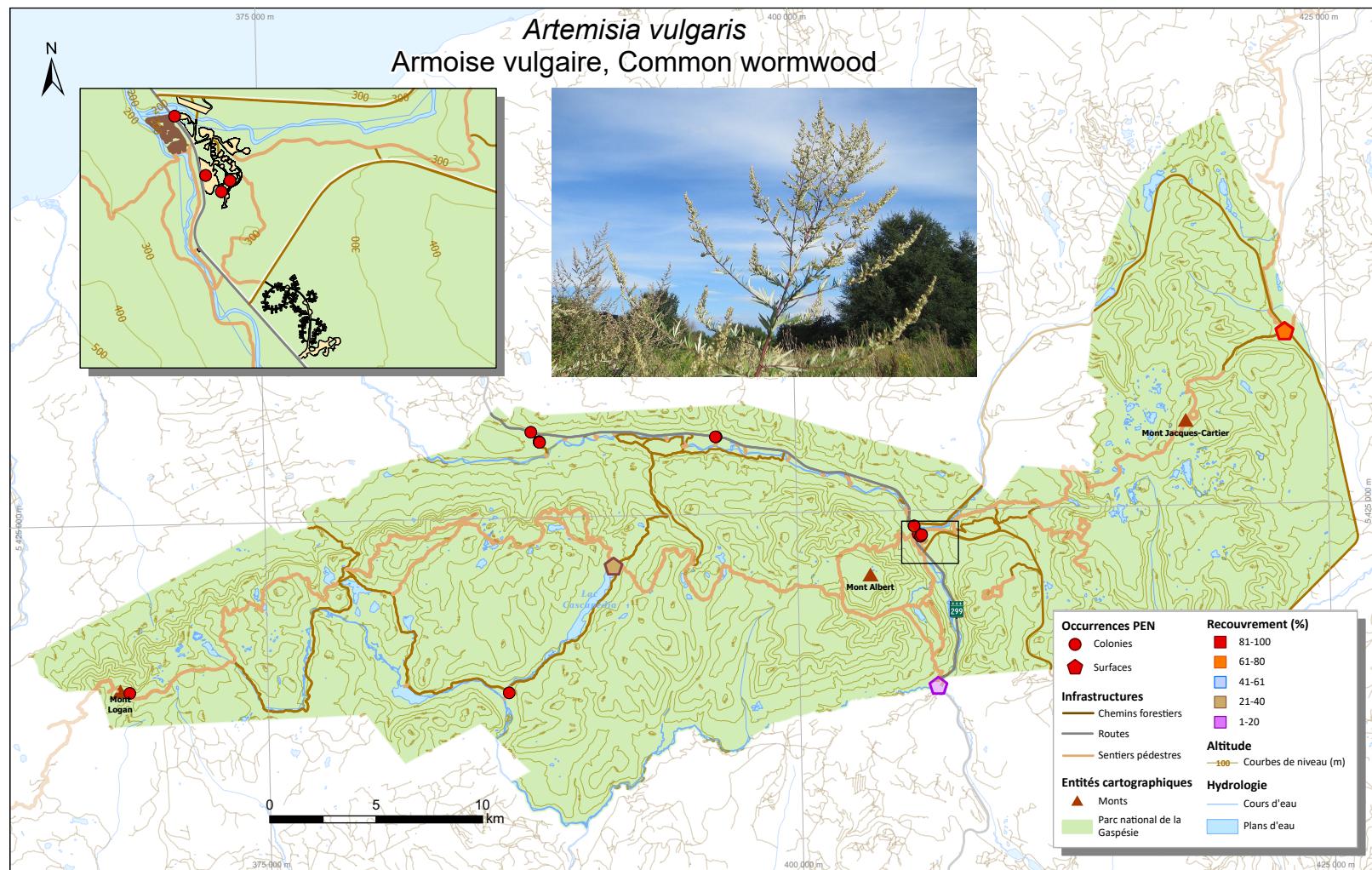


Figure S11. *Artemisia vulgaris*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

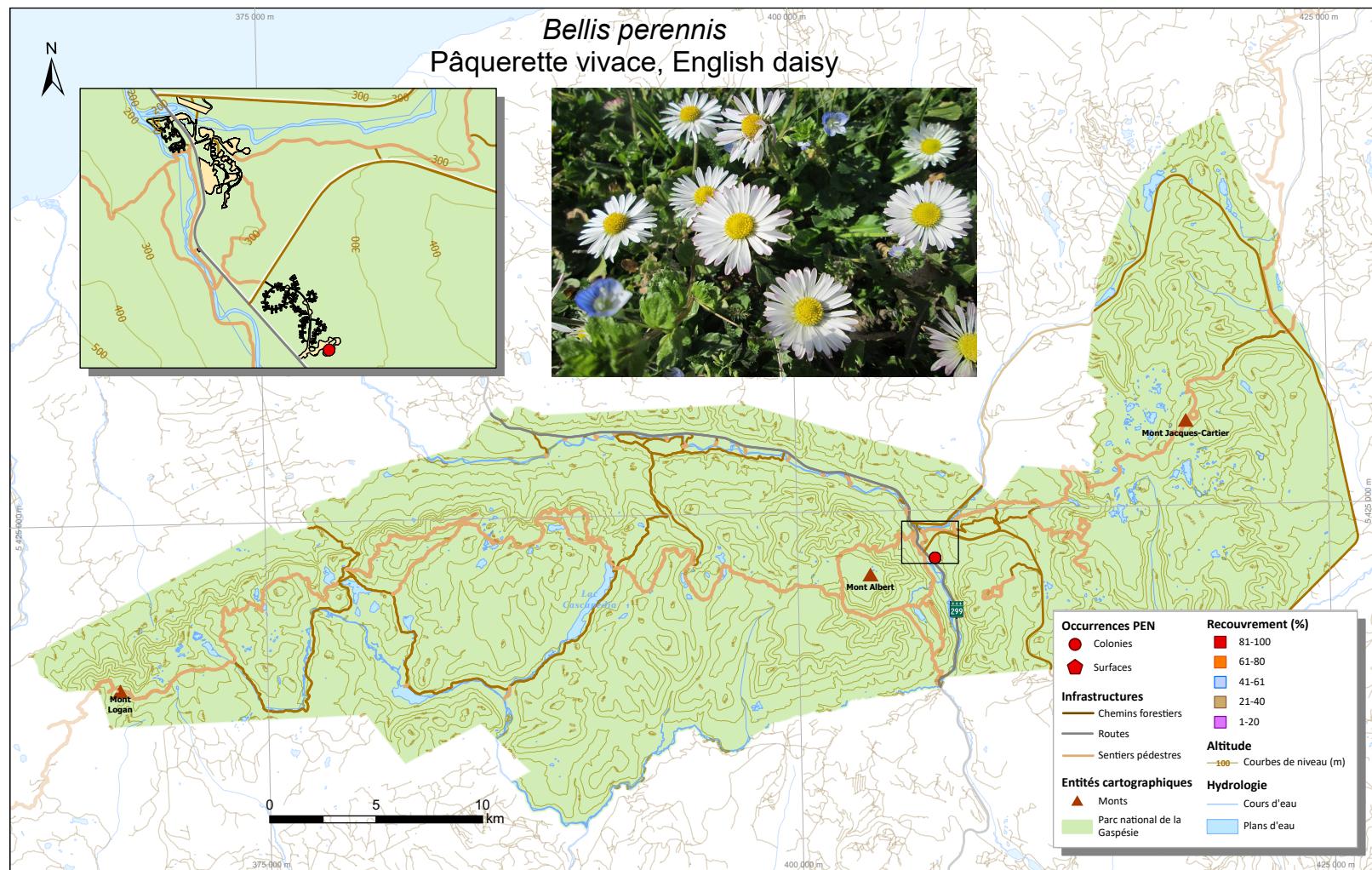


Figure S12. *Bellis perennis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

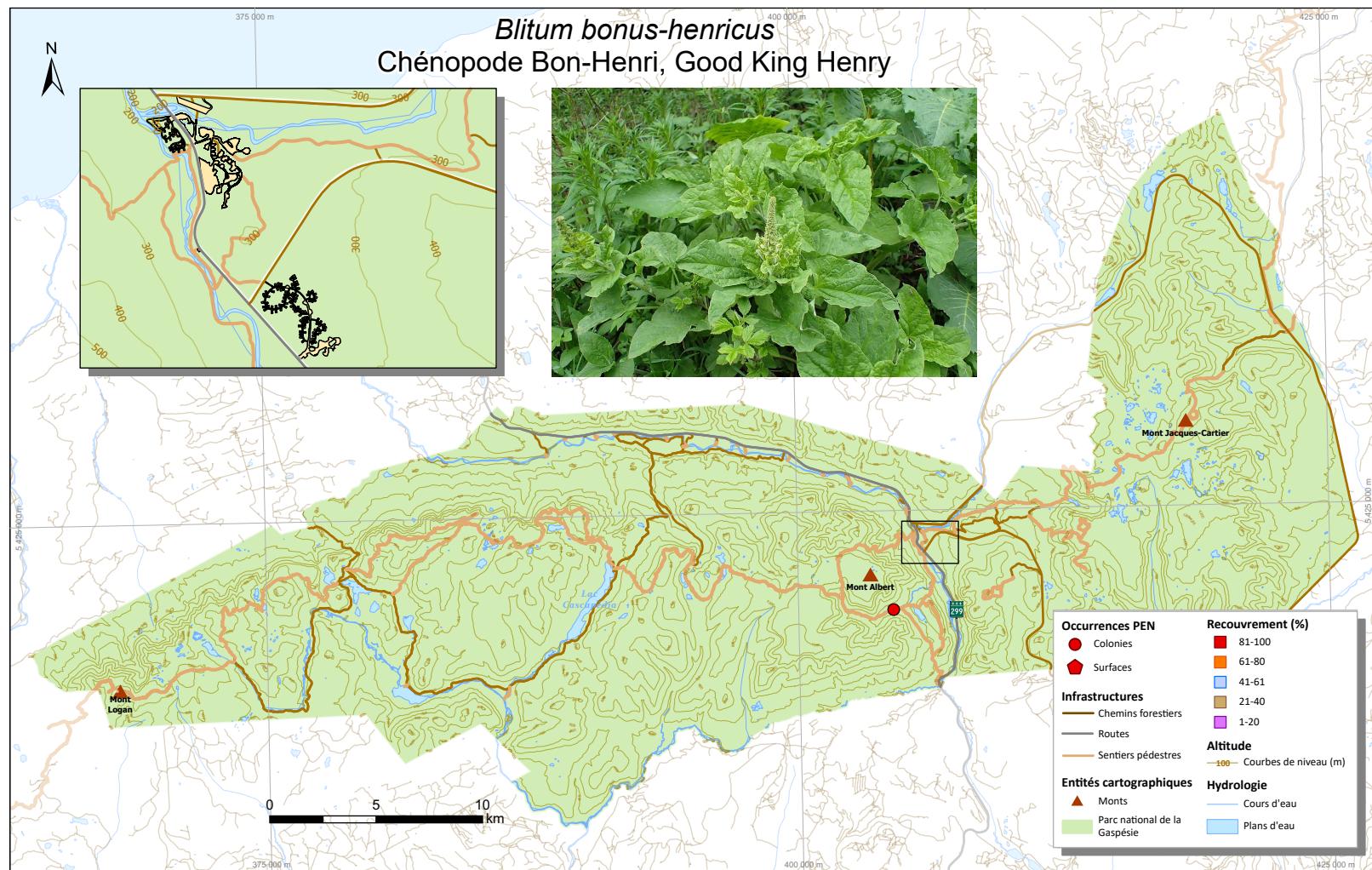


Figure S13. *Blitum bonus-henricus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

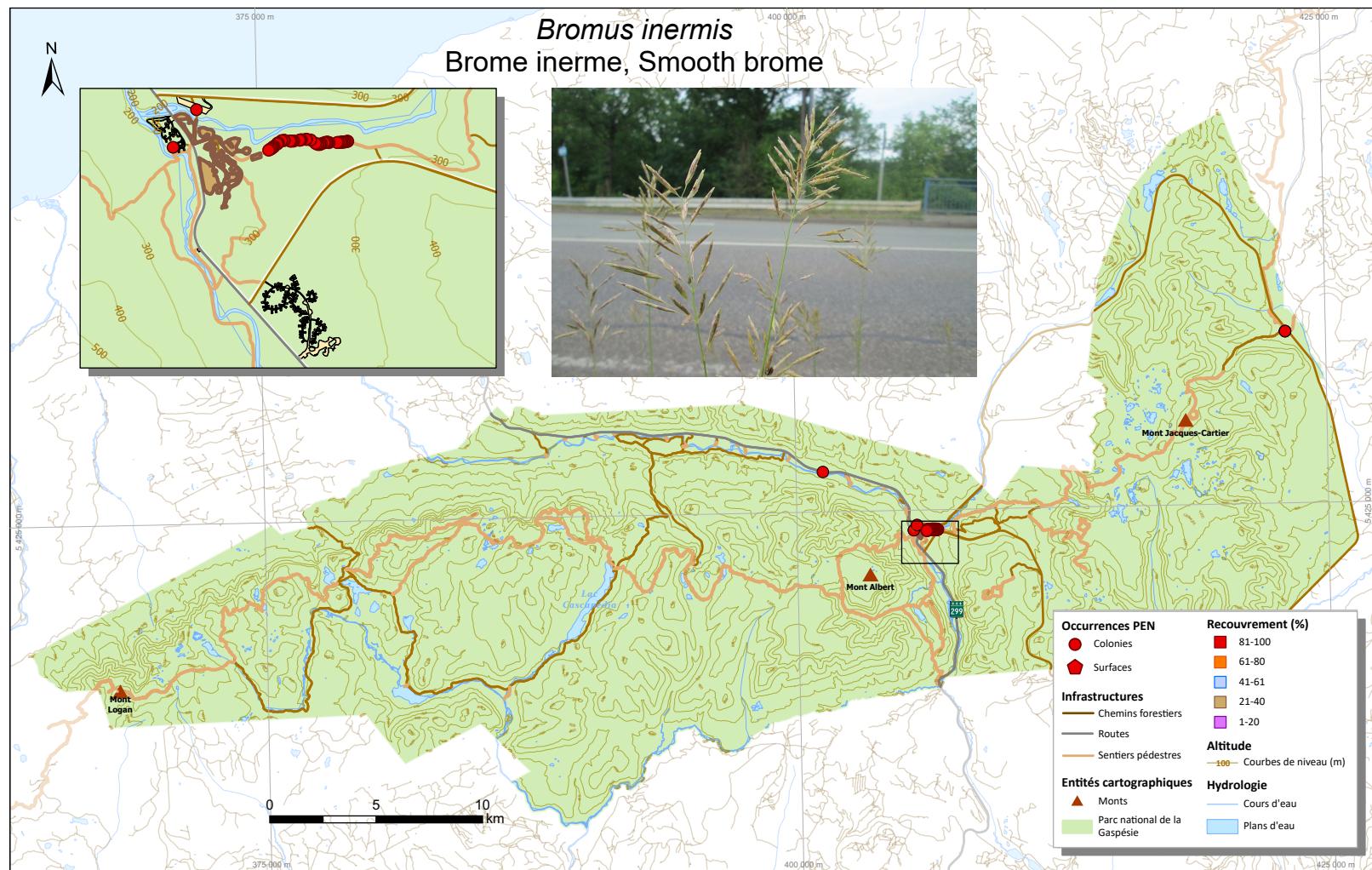


Figure S14. *Bromus inermis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

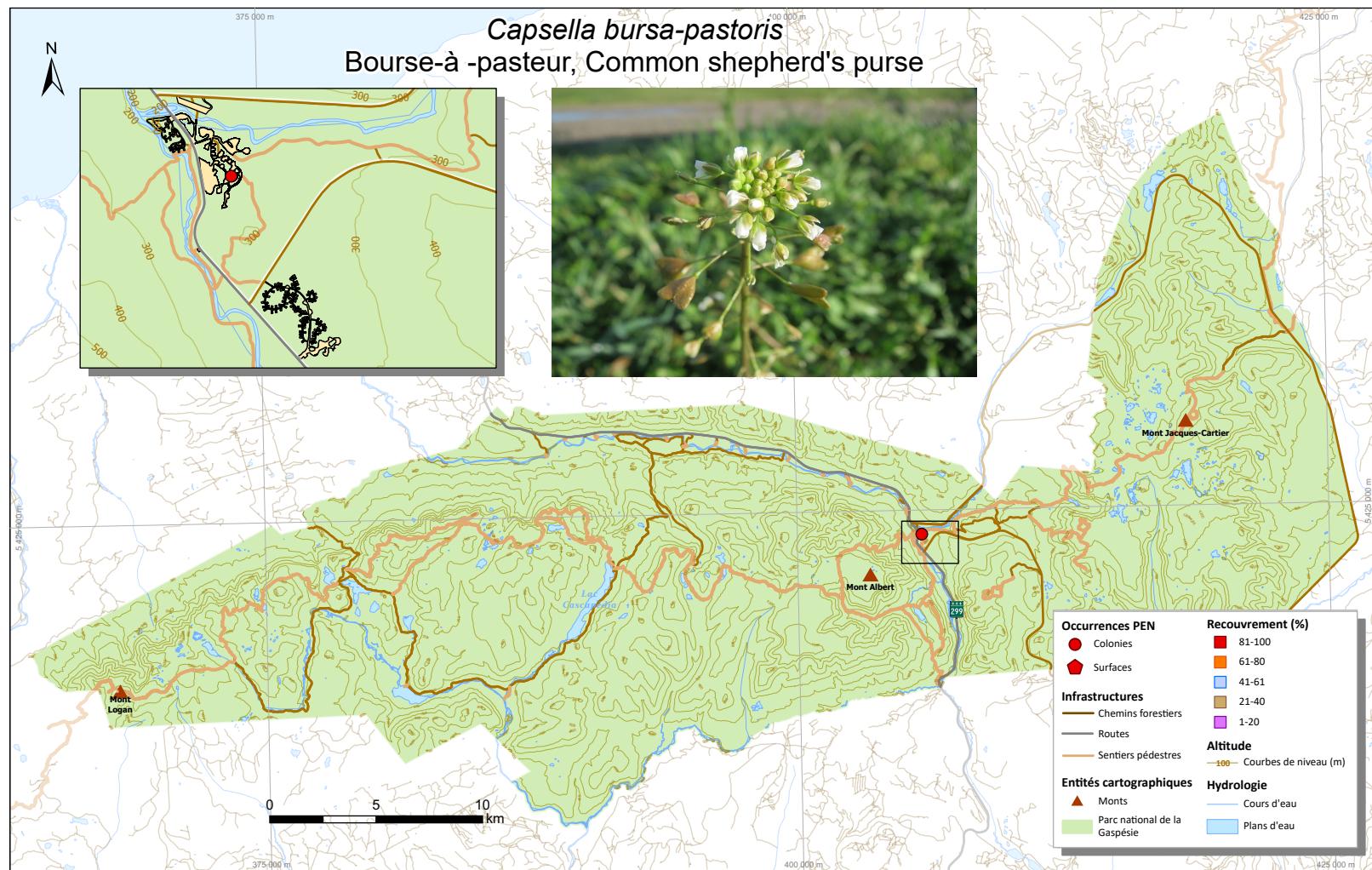


Figure S15. *Capsella bursa-pastoris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

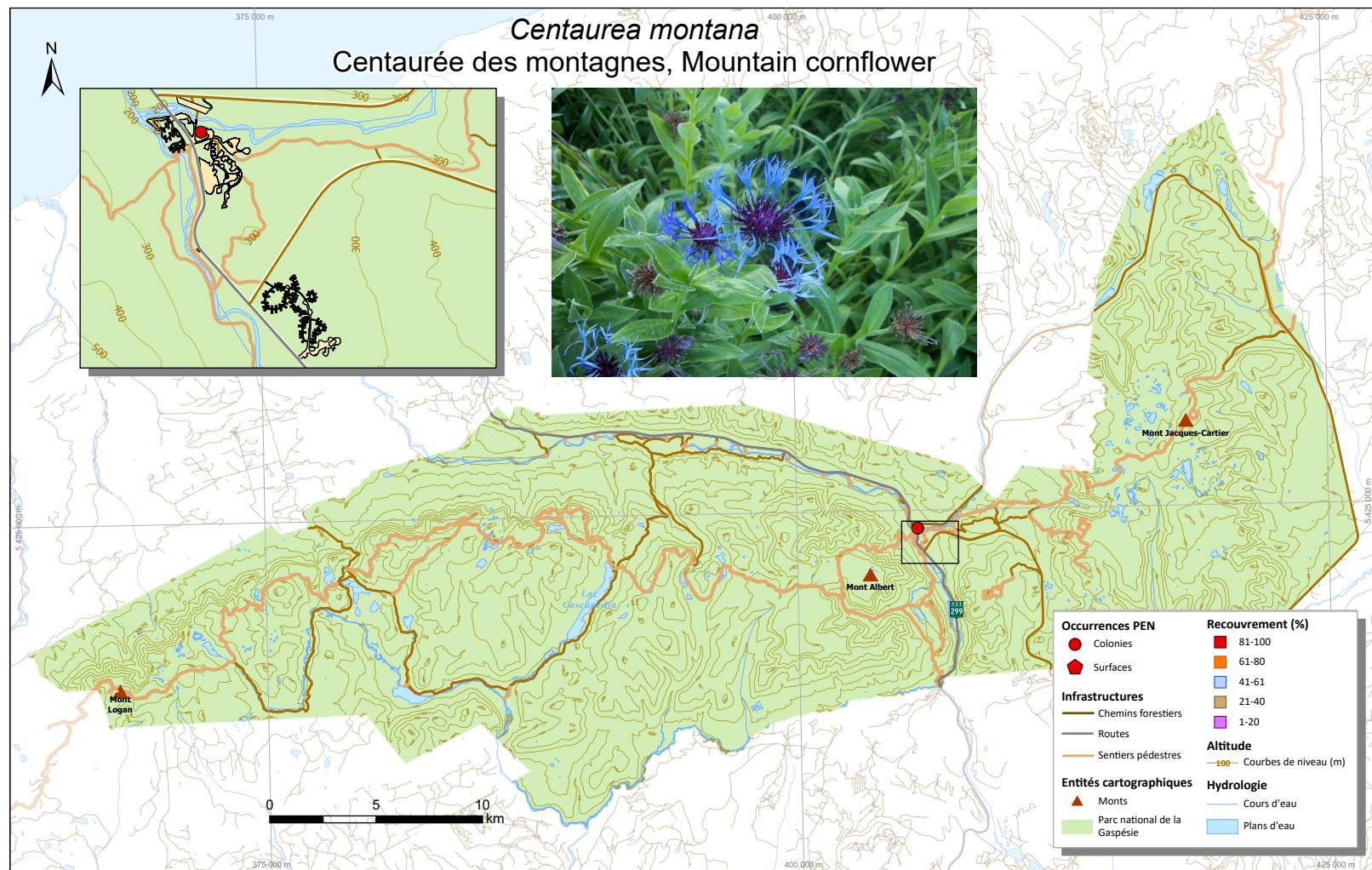


Figure S16. *Centaurea montana* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

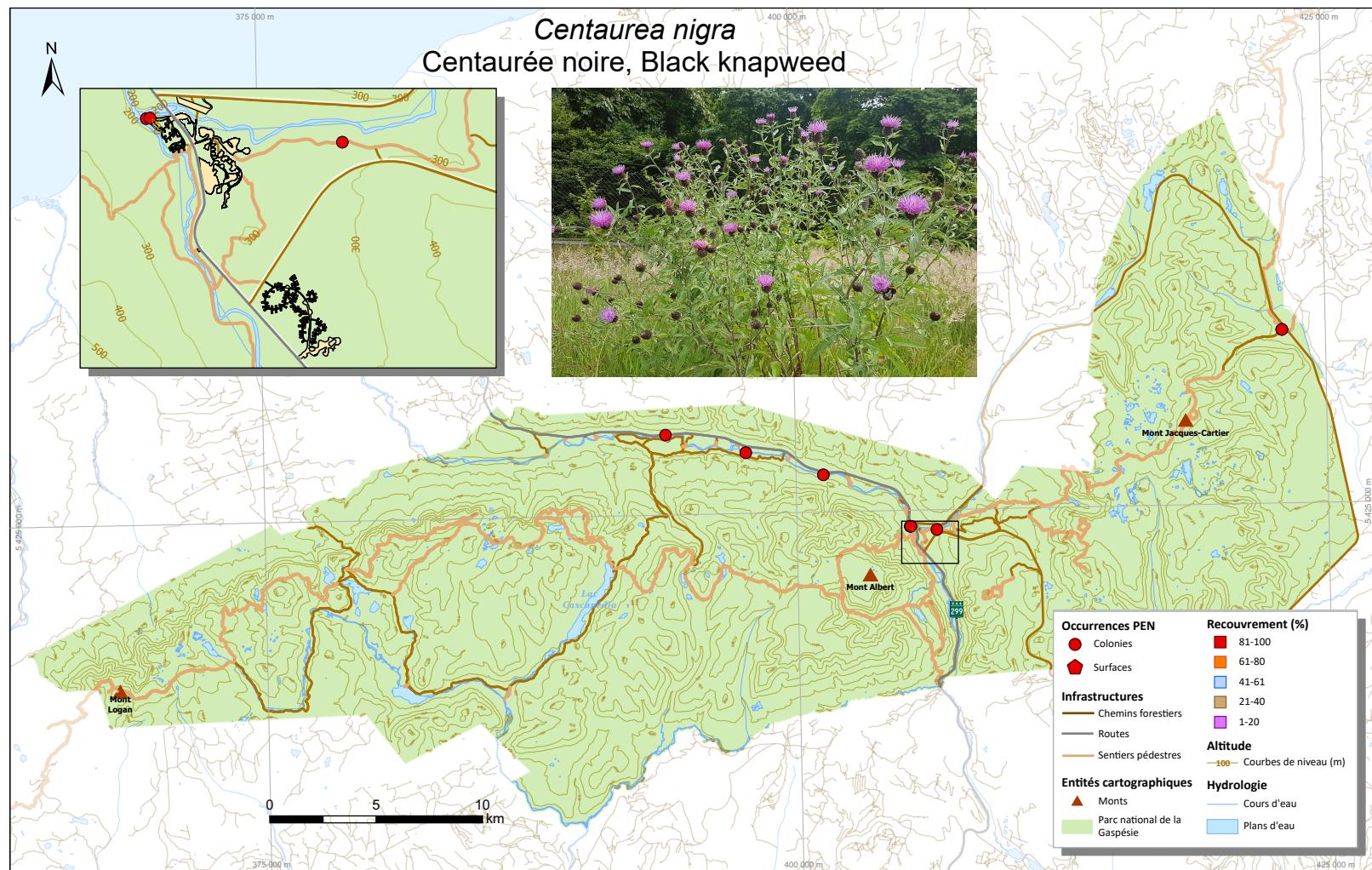


Figure S17. *Centaurea nigra* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

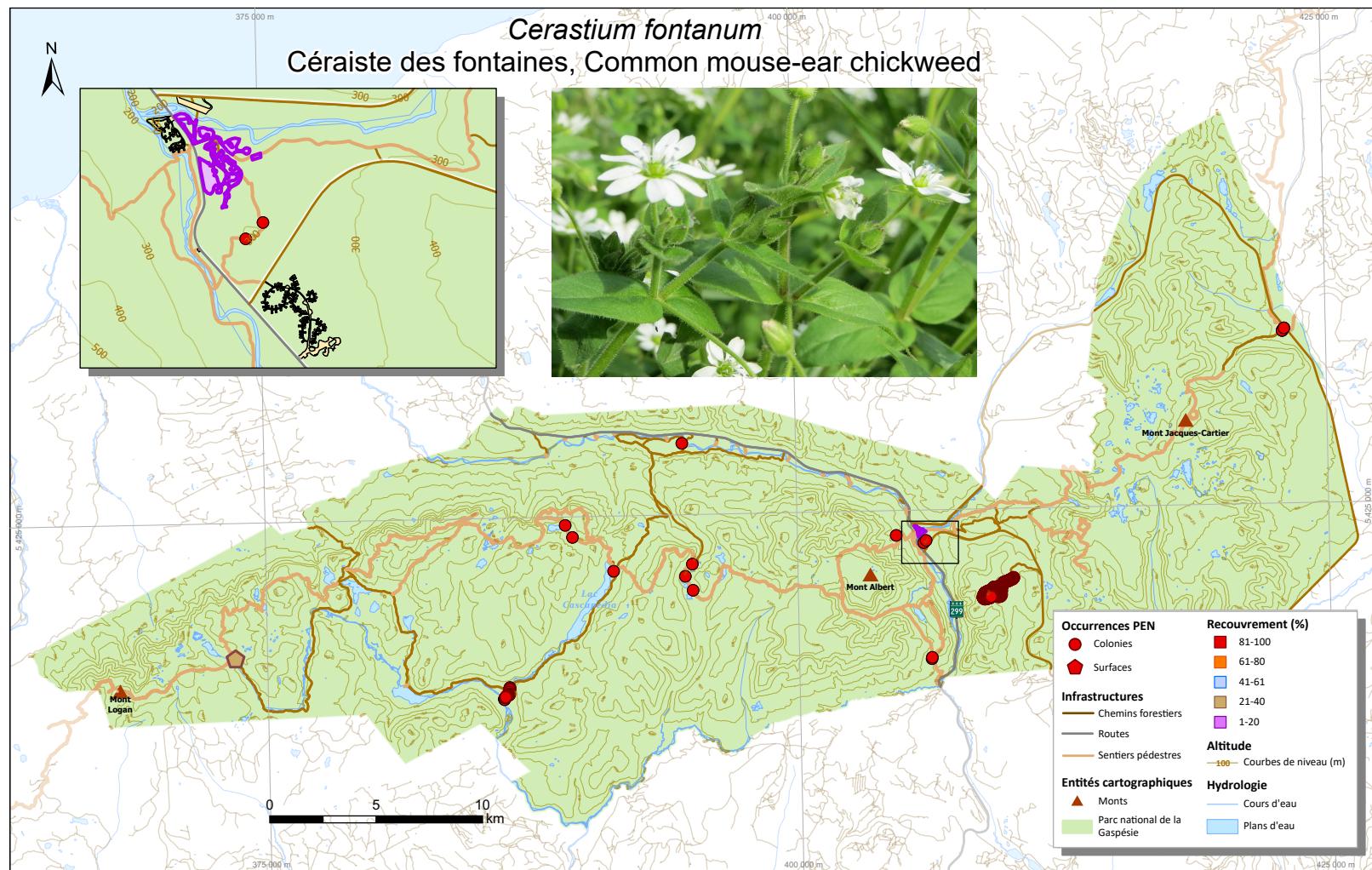


Figure S18. *Cerastium fontanum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

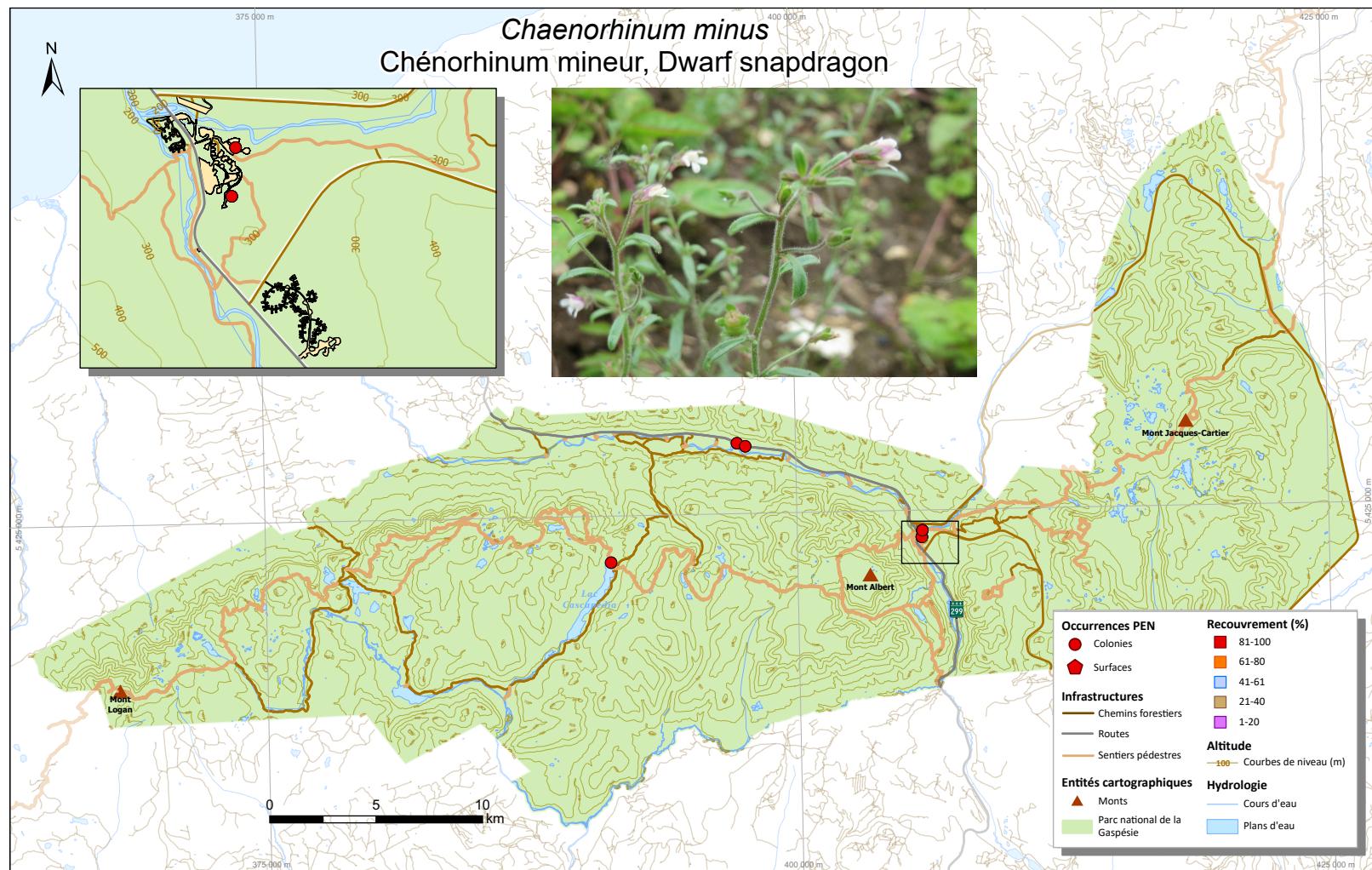


Figure S19. *Chaenorhinum minus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

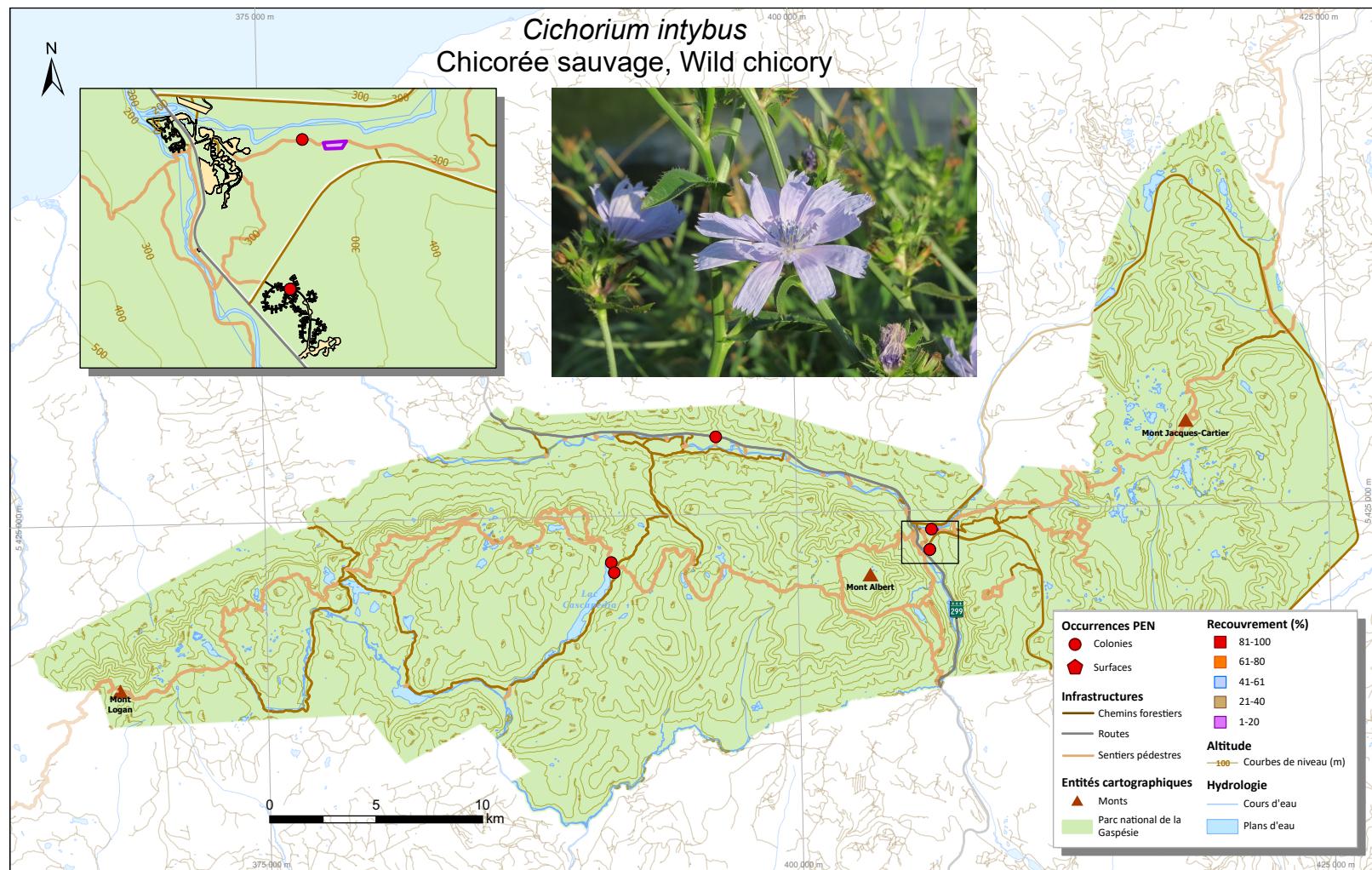


Figure S20. *Cichorium intybus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

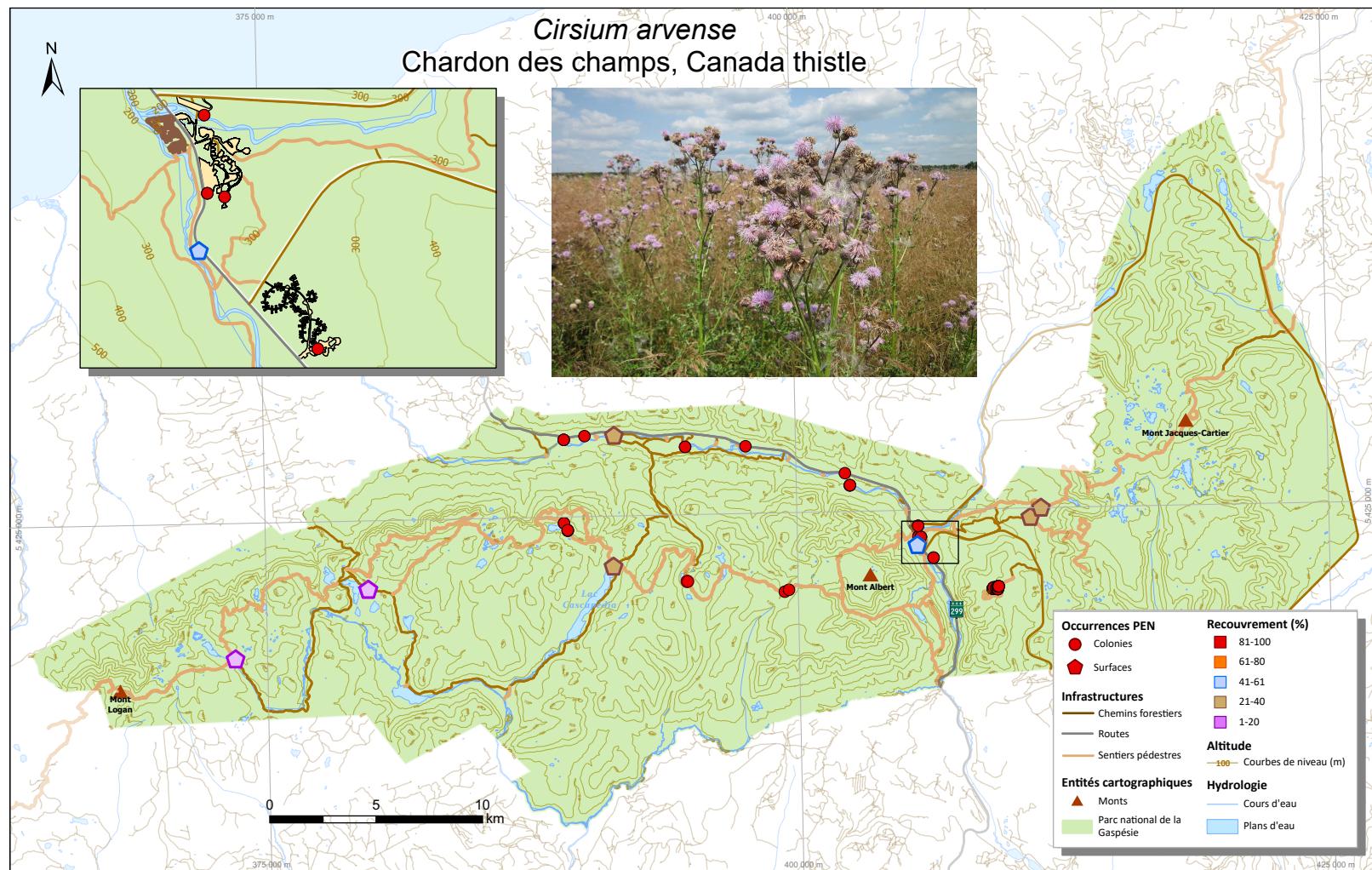


Figure S21. *Cirsium arvensis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

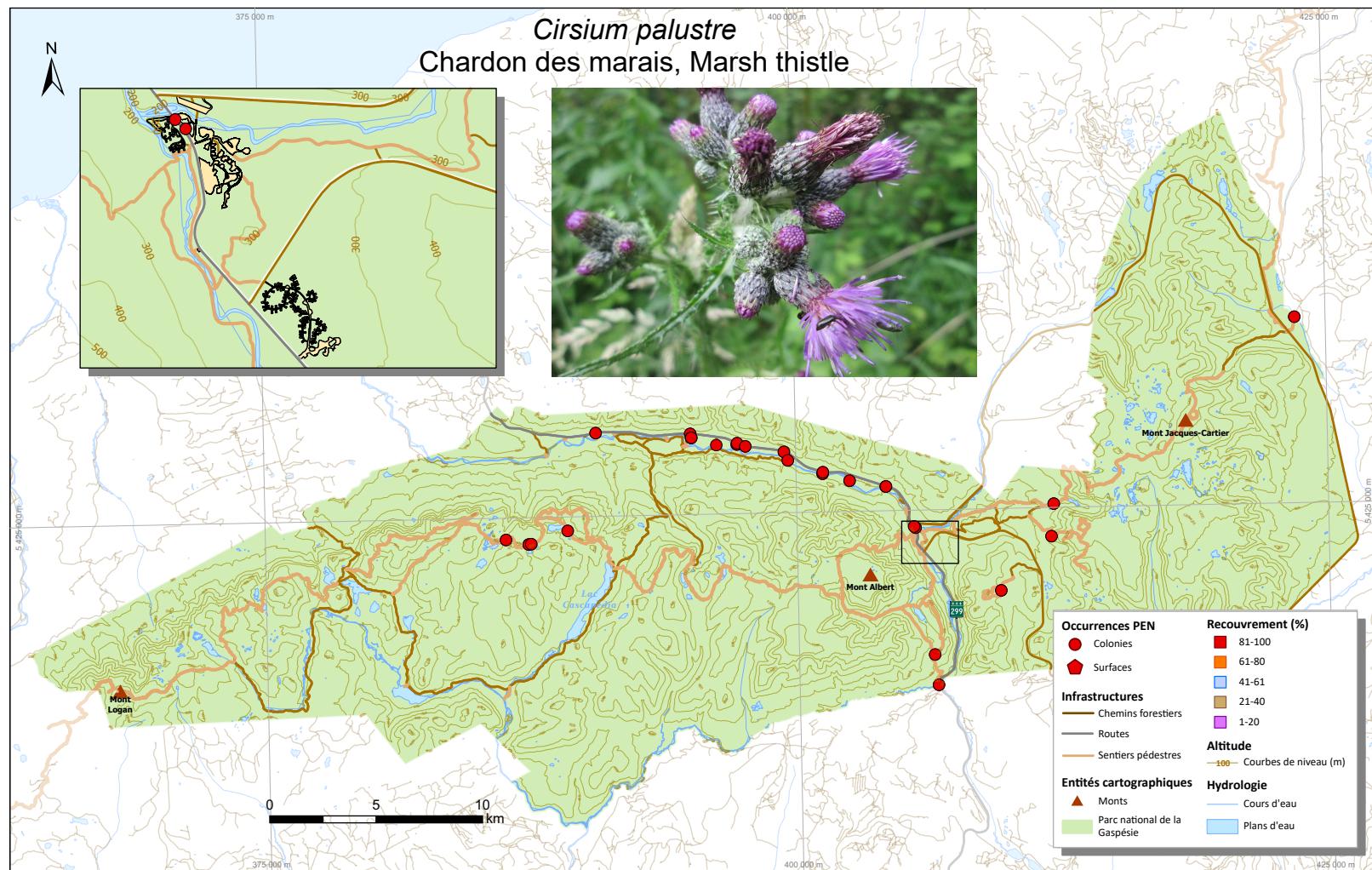


Figure S22. *Cirsium palustre* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

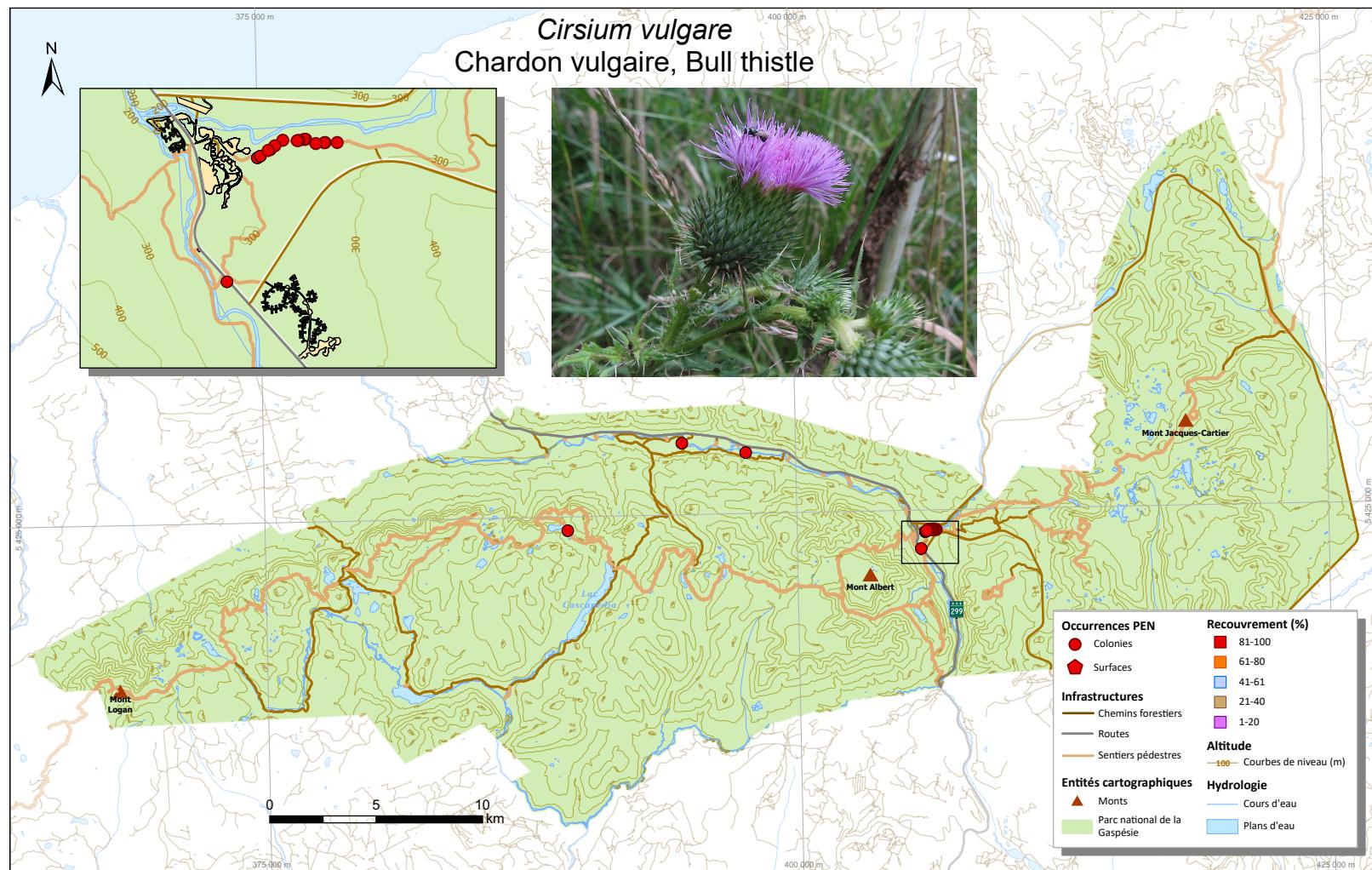


Figure S23. *Cirsium vulgare* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

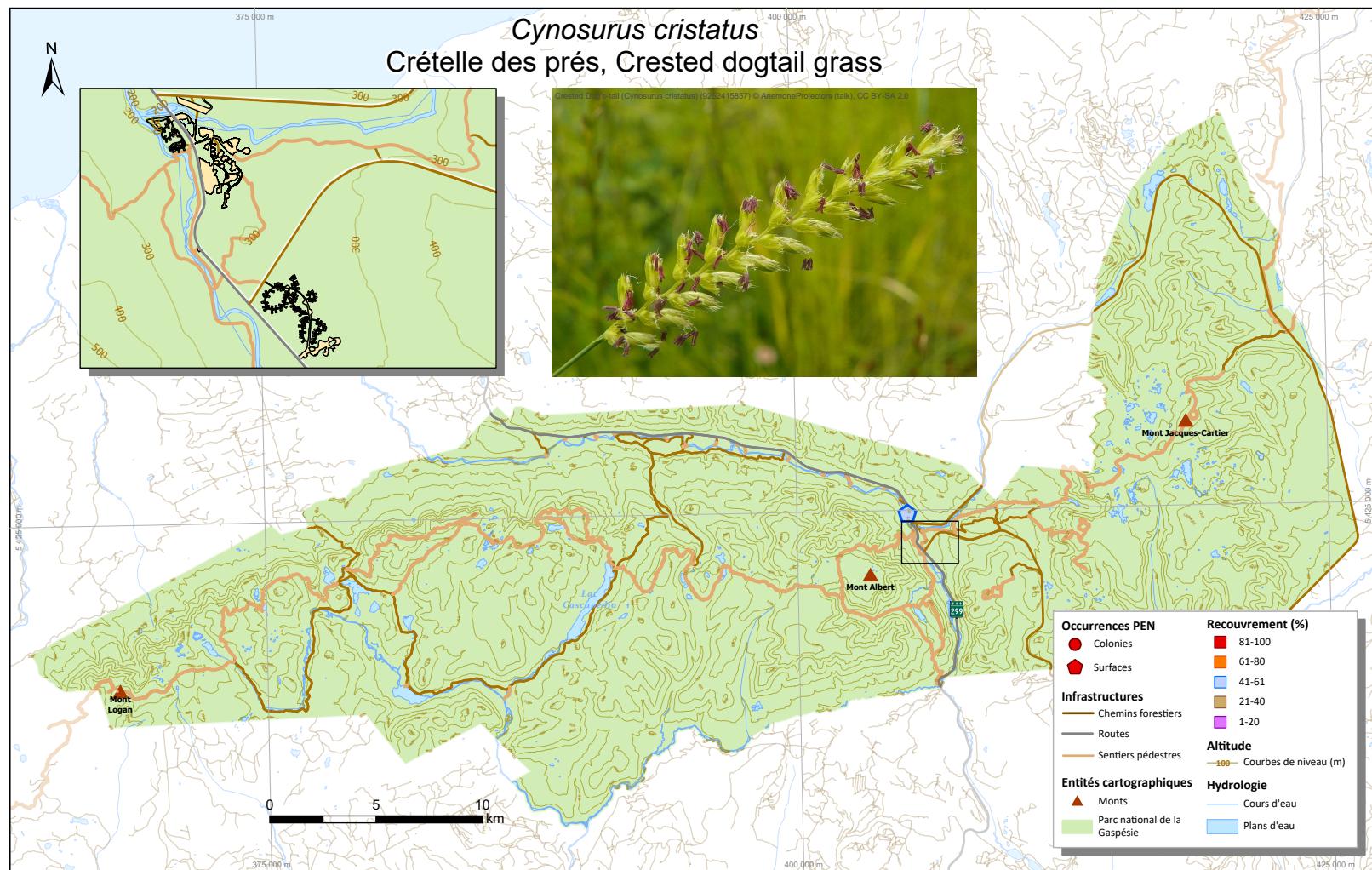


Figure S24. *Cynosurus cristatus*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

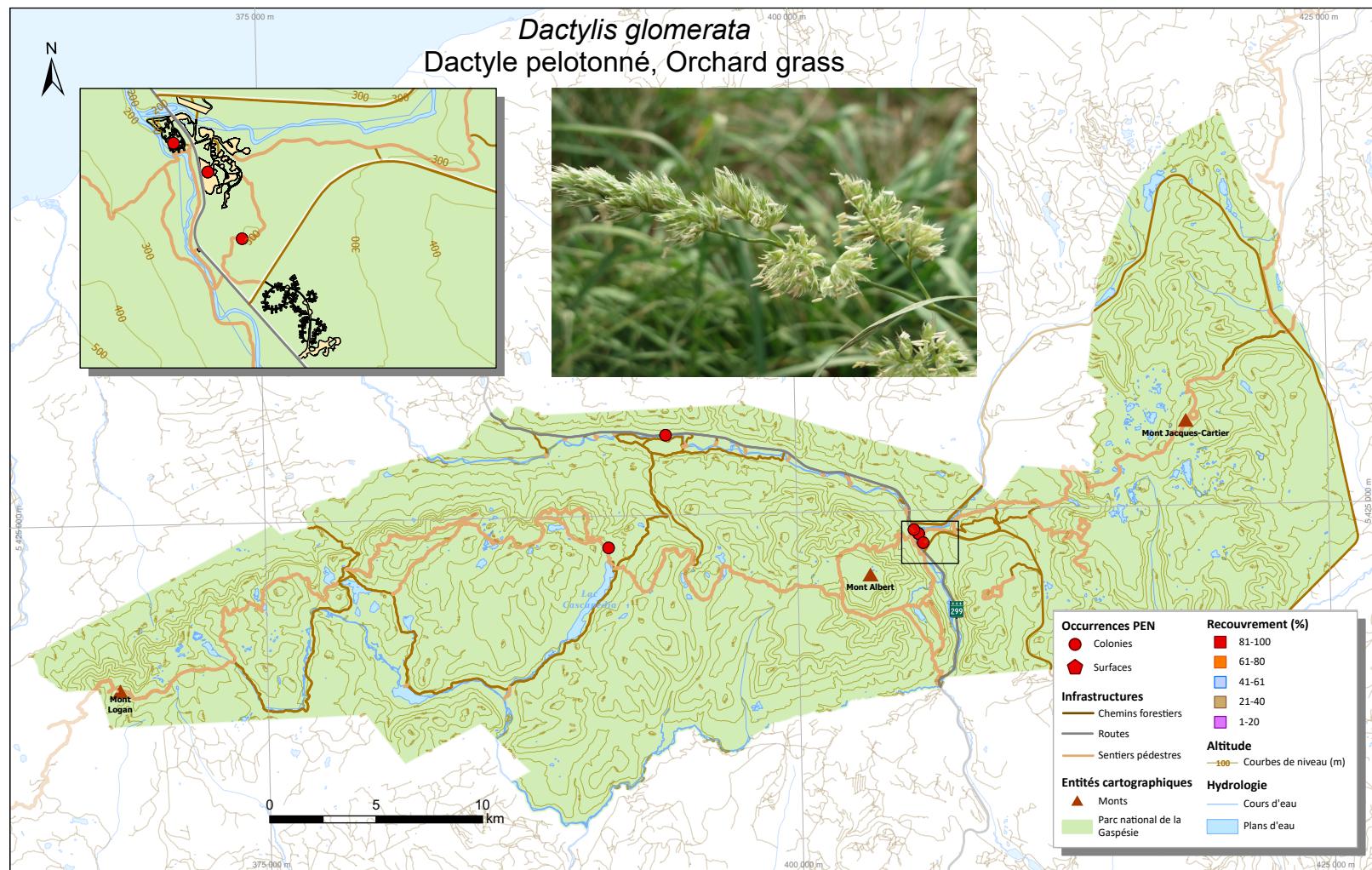


Figure S25. *Dactylis glomerata* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

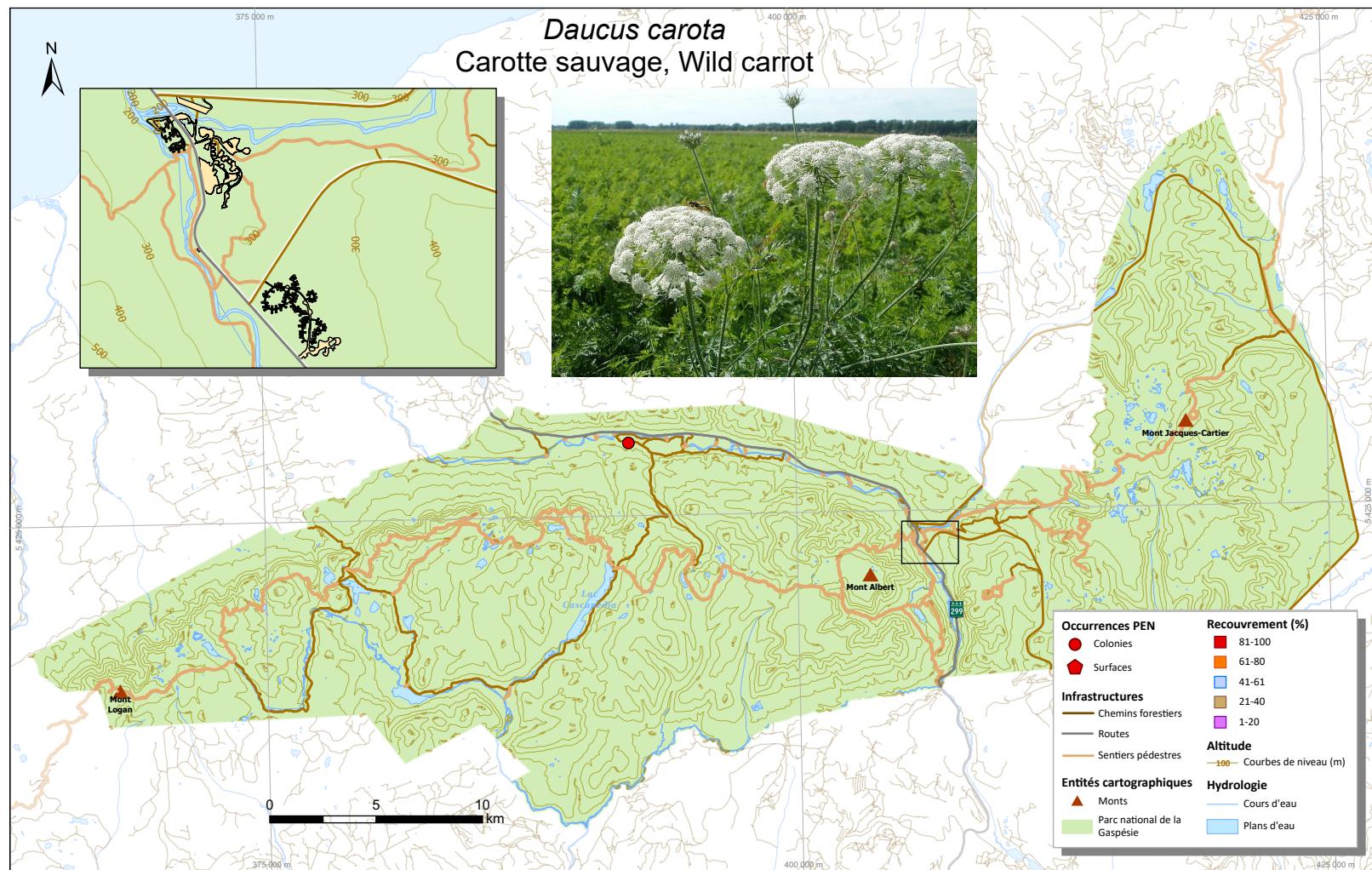


Figure S26. *Daucus carota* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

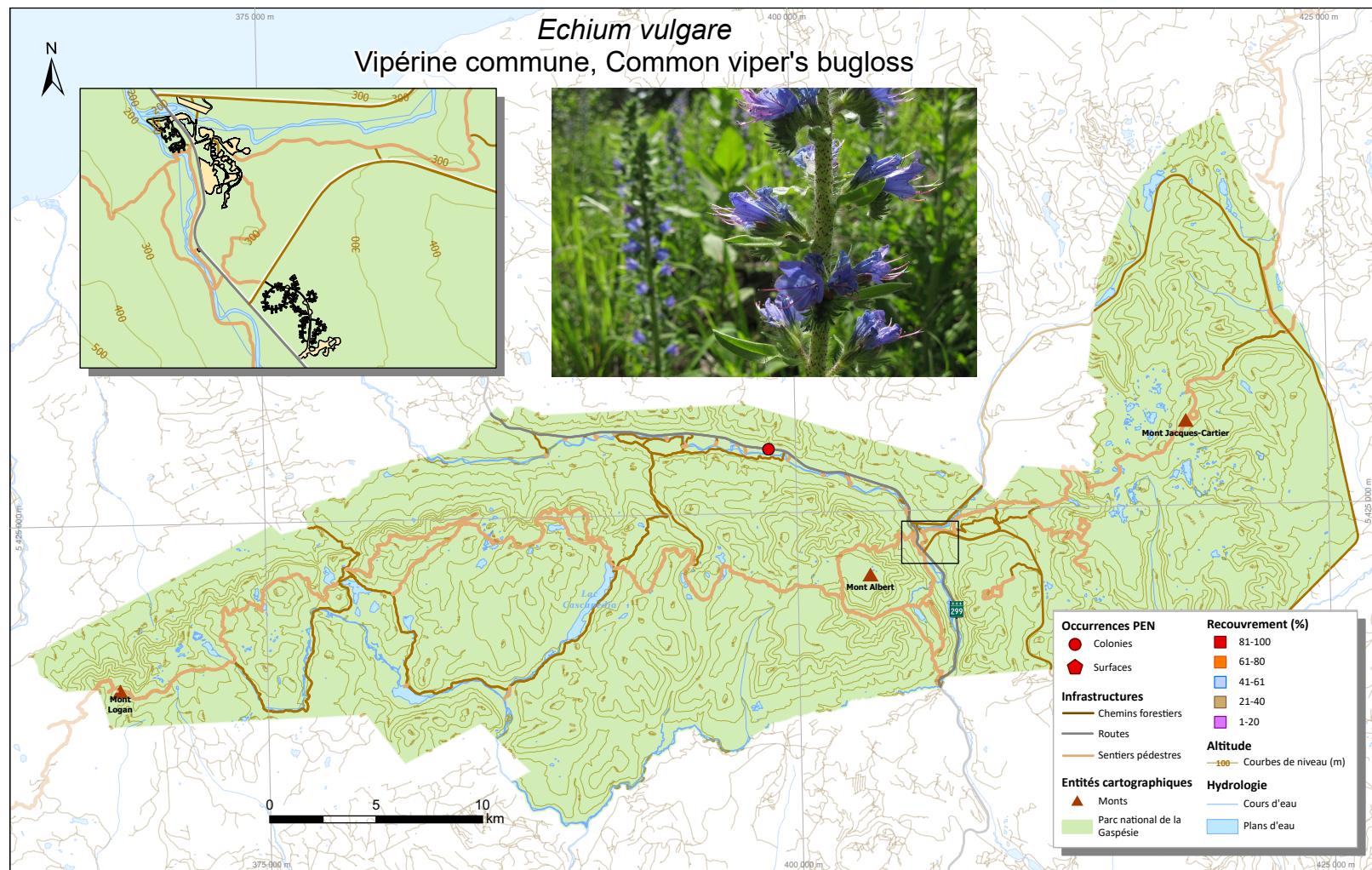


Figure S27. *Echium vulgare* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

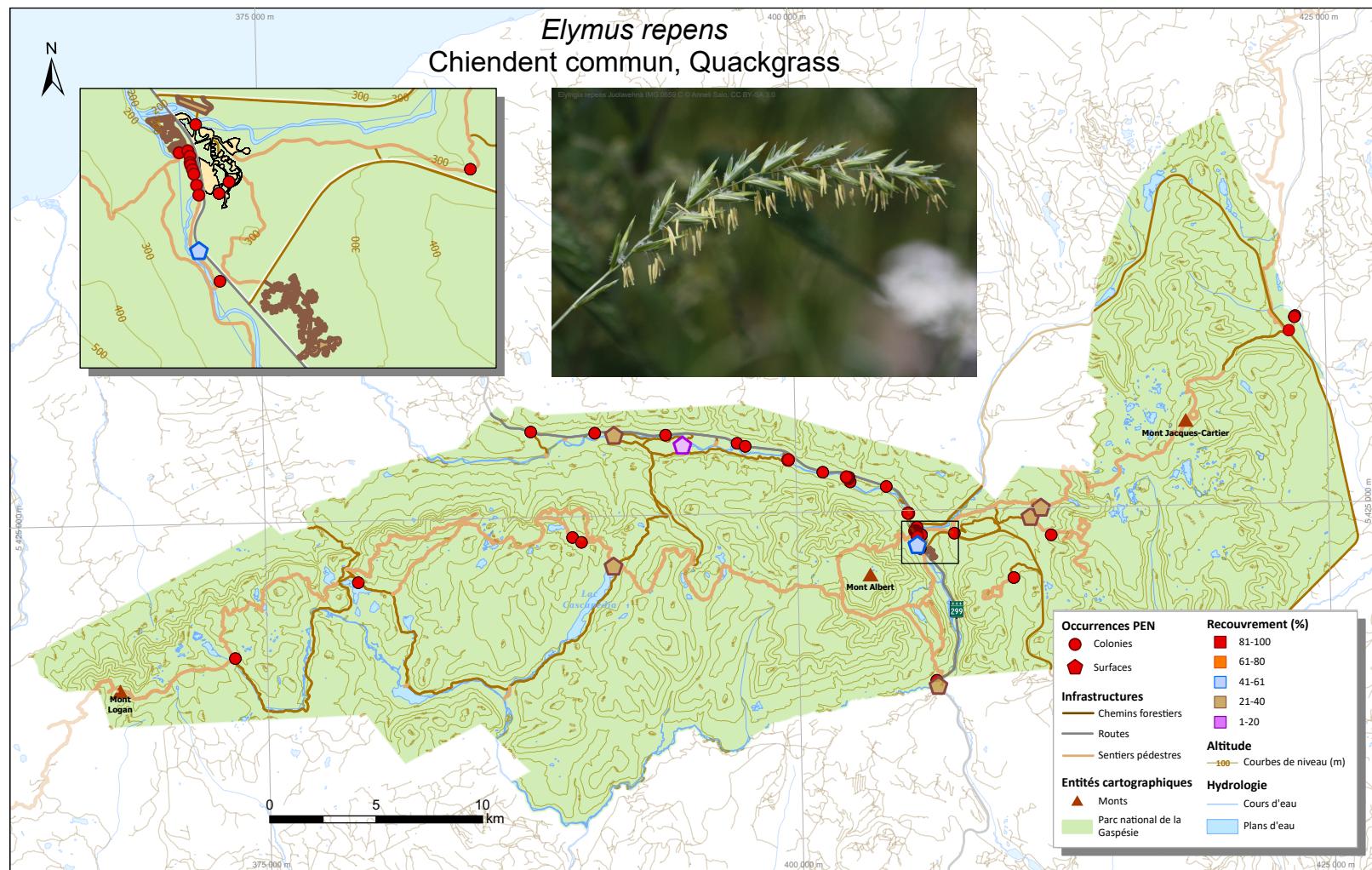


Figure S28. *Elymus repens* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

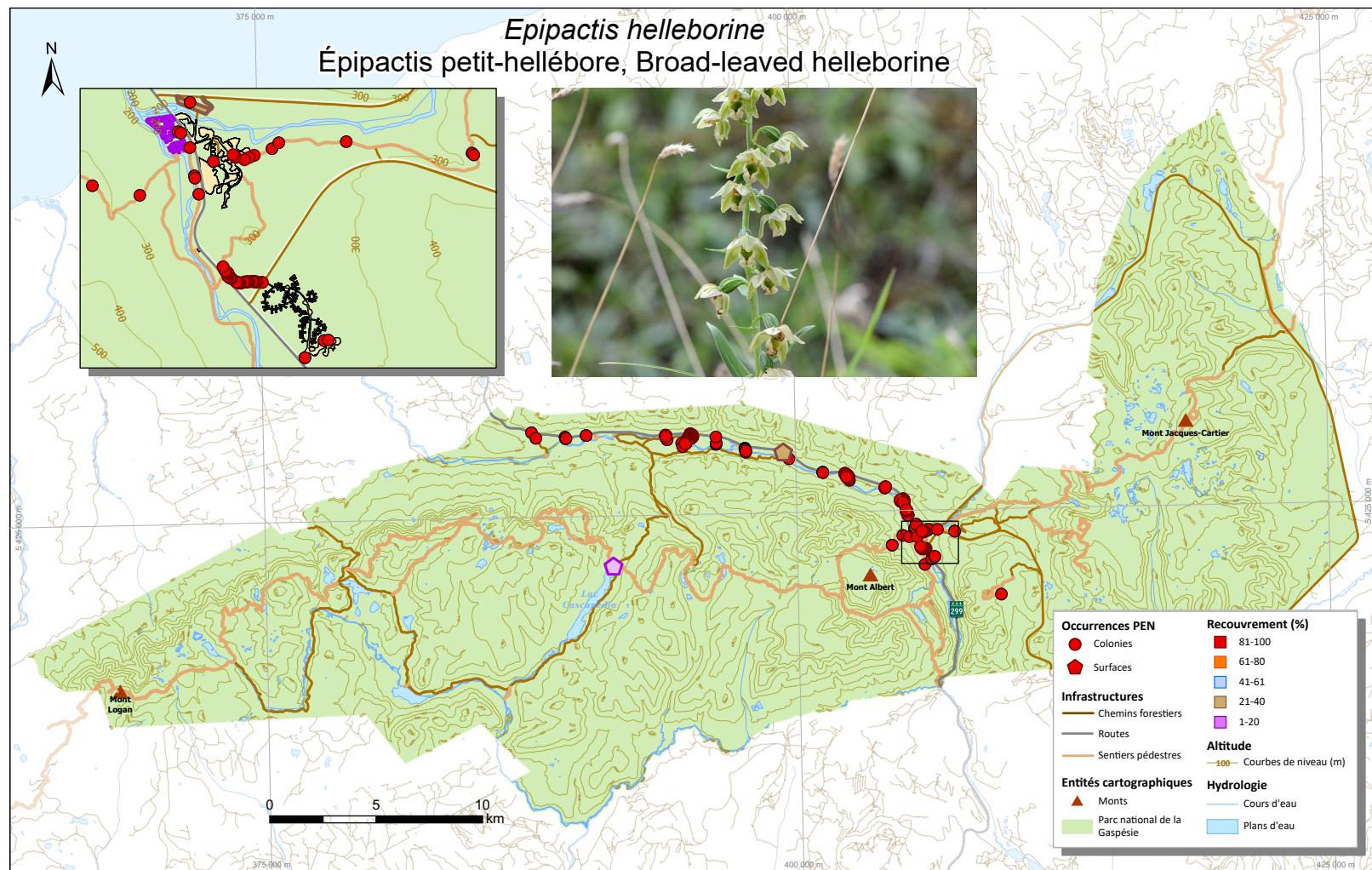


Figure S29. *Epipactis helleborine* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

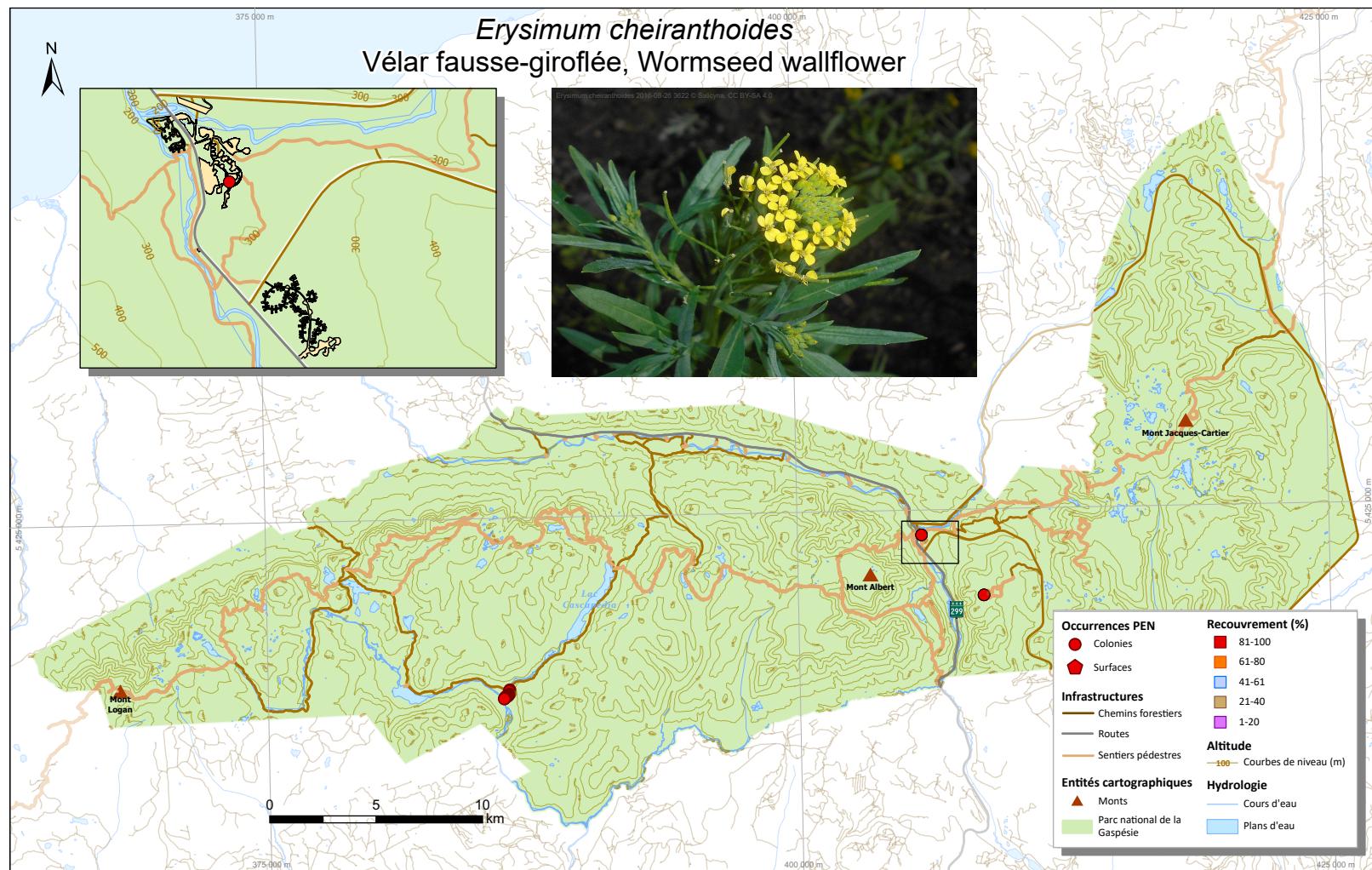


Figure S30. *Erysimum cheiranthoides* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

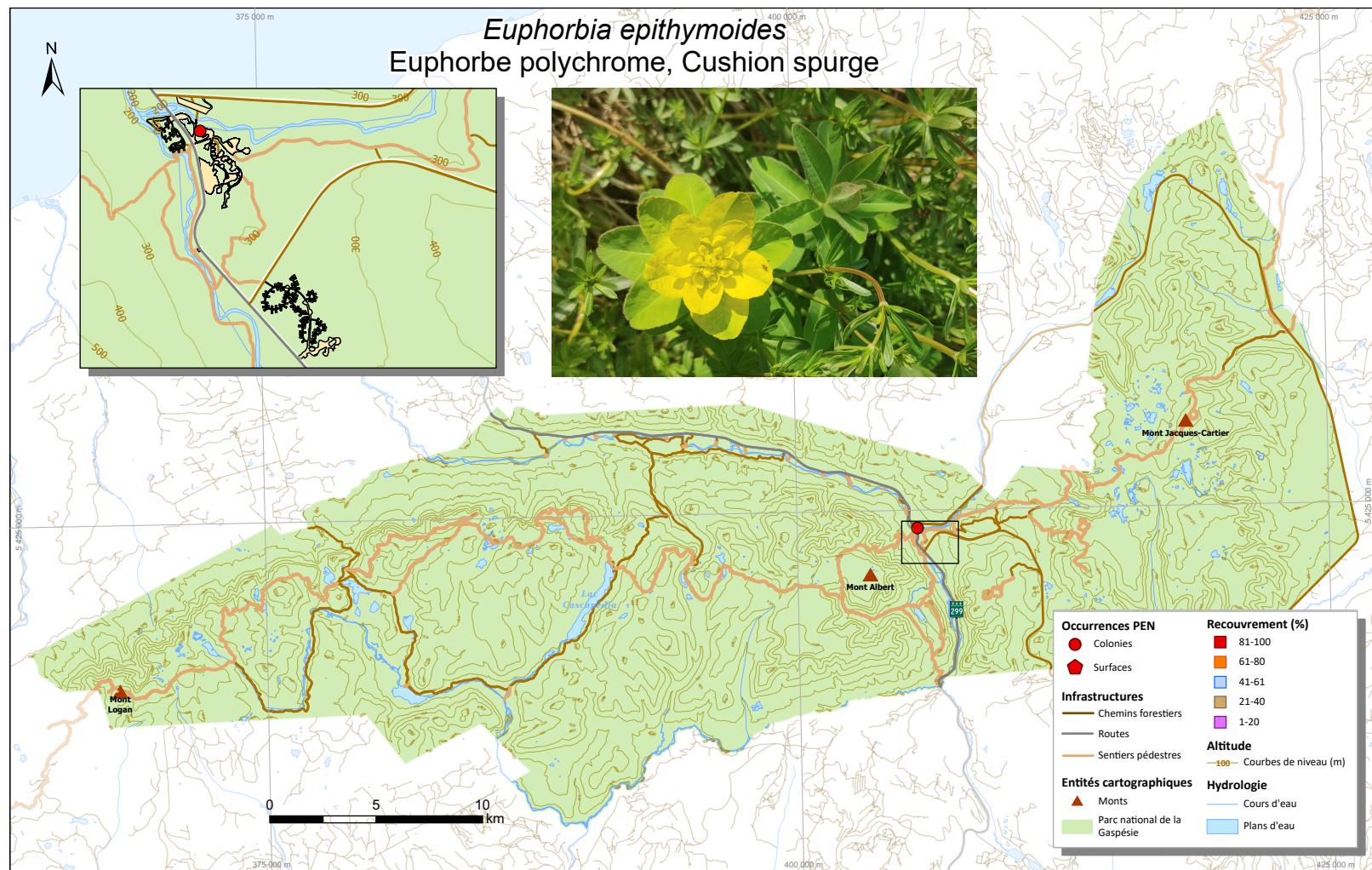


Figure S31. *Euphorbia epithymoides* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

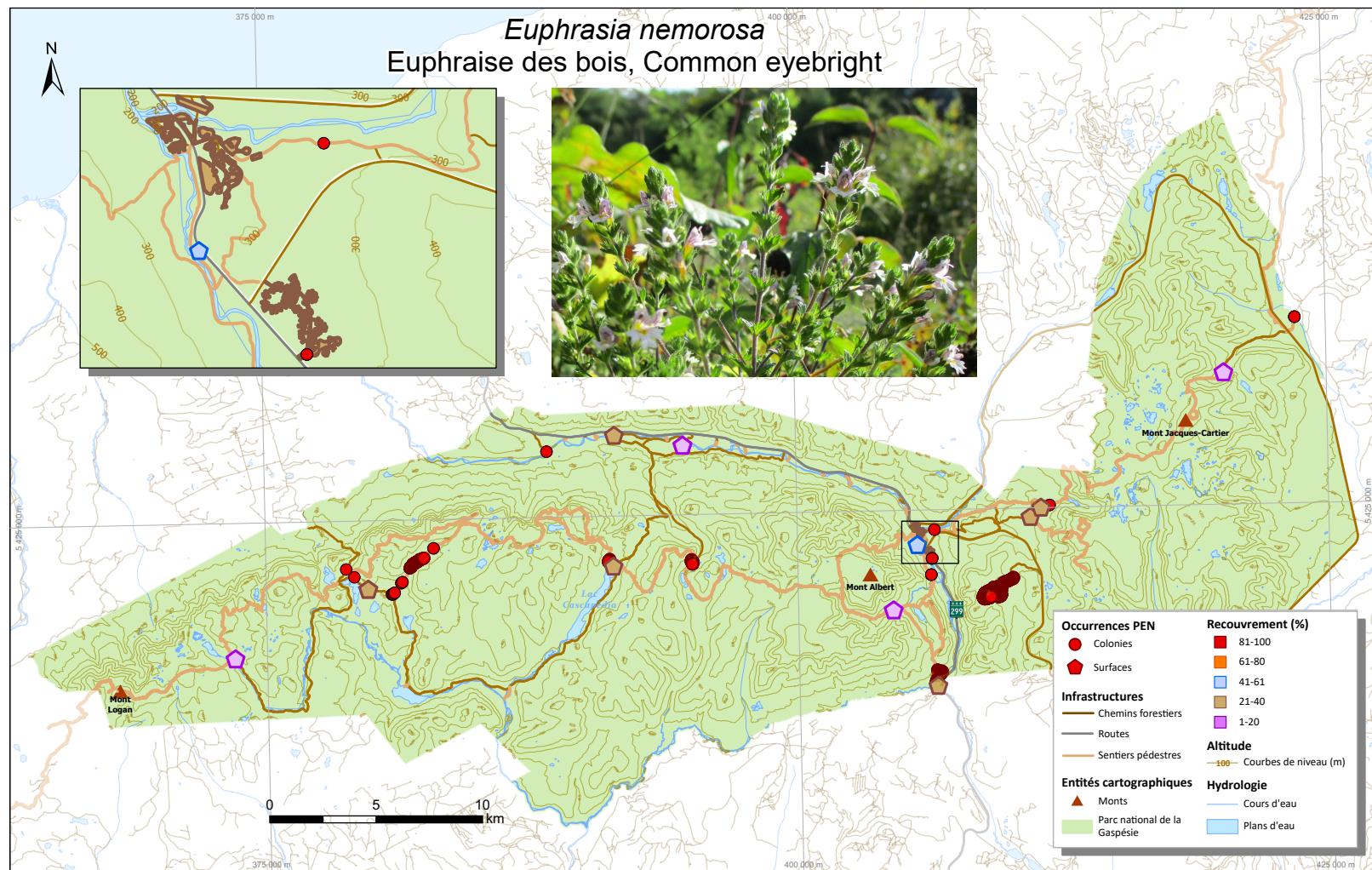


Figure S32. *Euphrasia nemorosa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

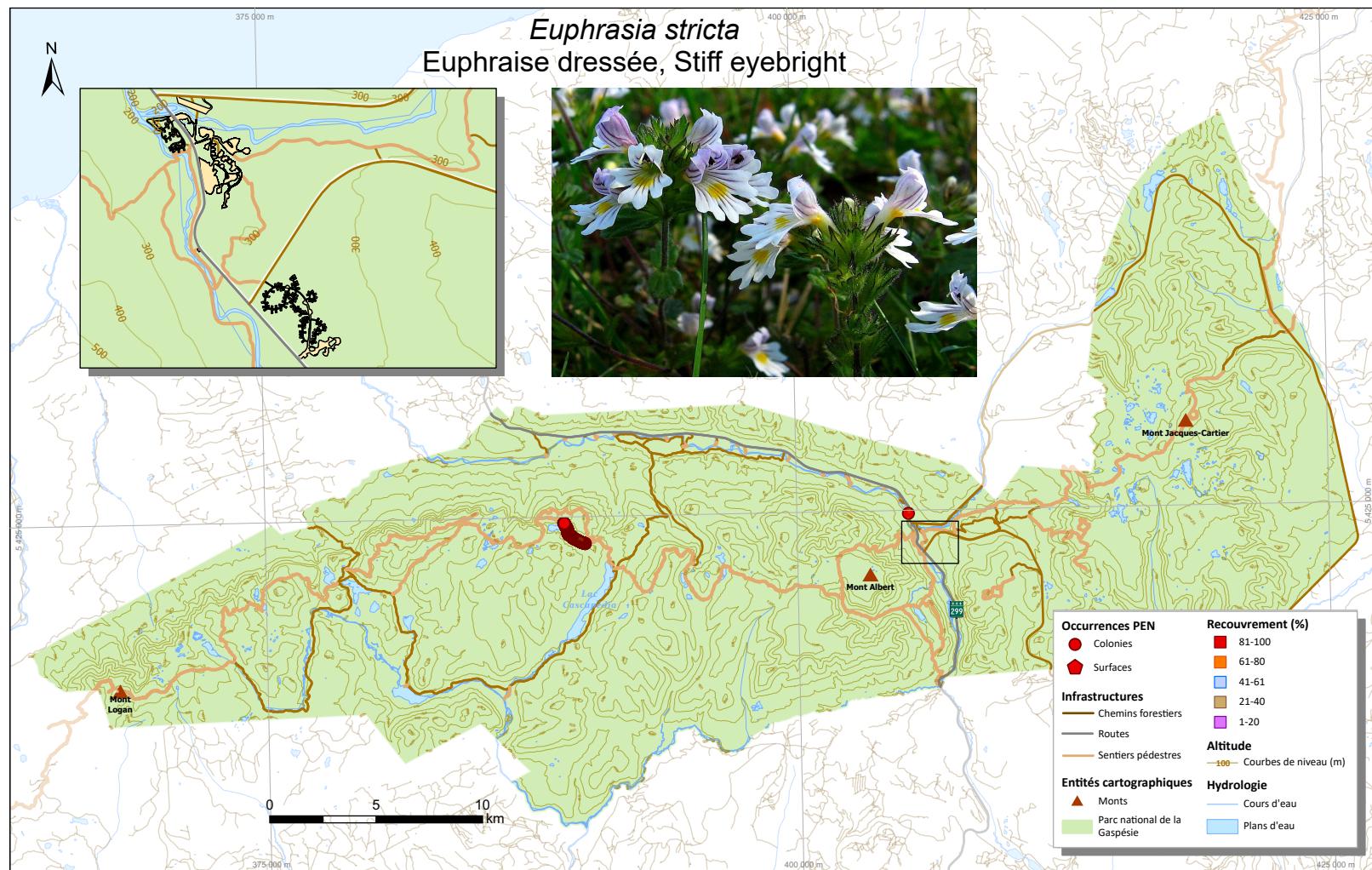


Figure S33. *Euphrasia stricta* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

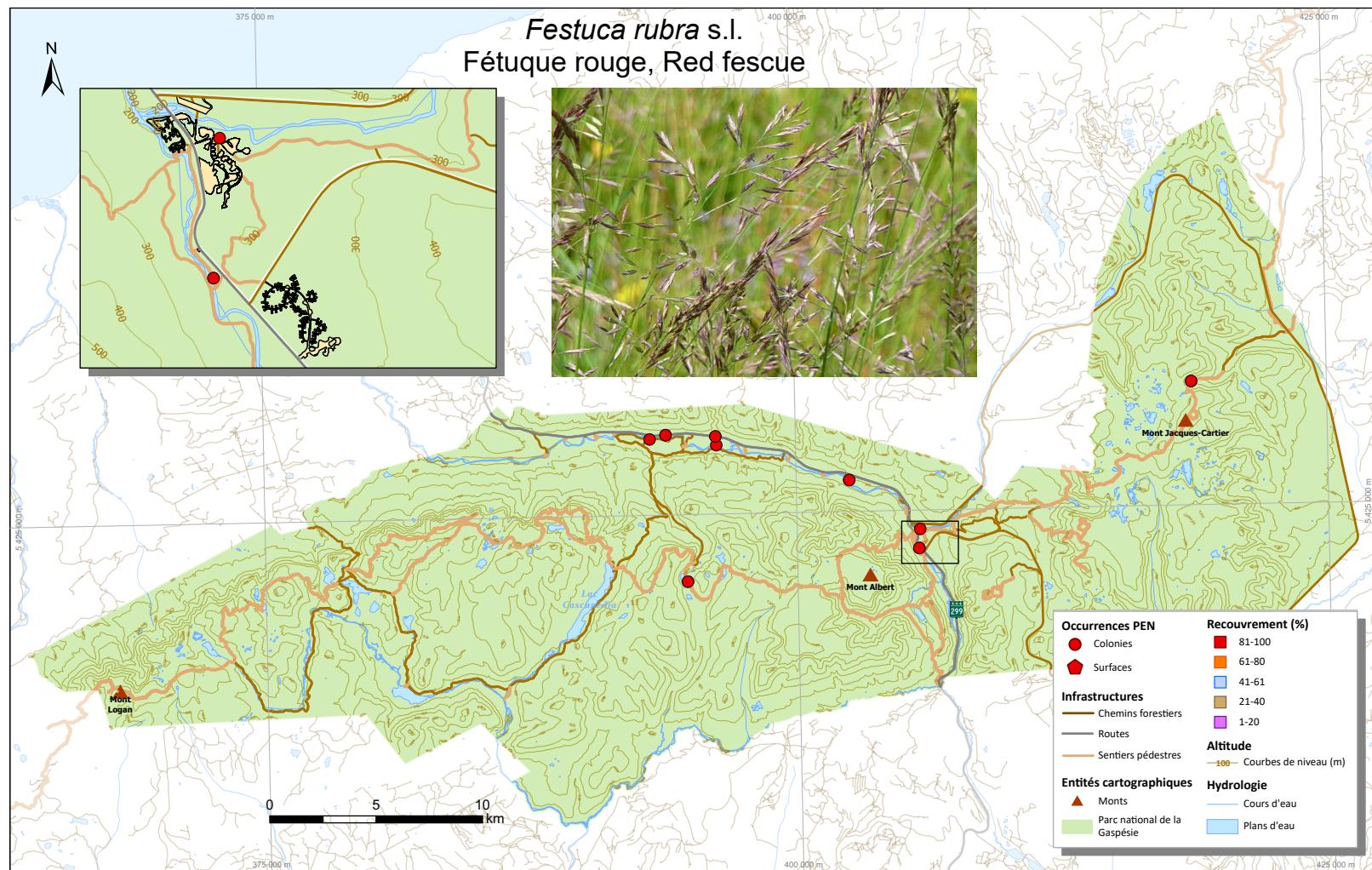


Figure S34. *Festuca rubra s.l.* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

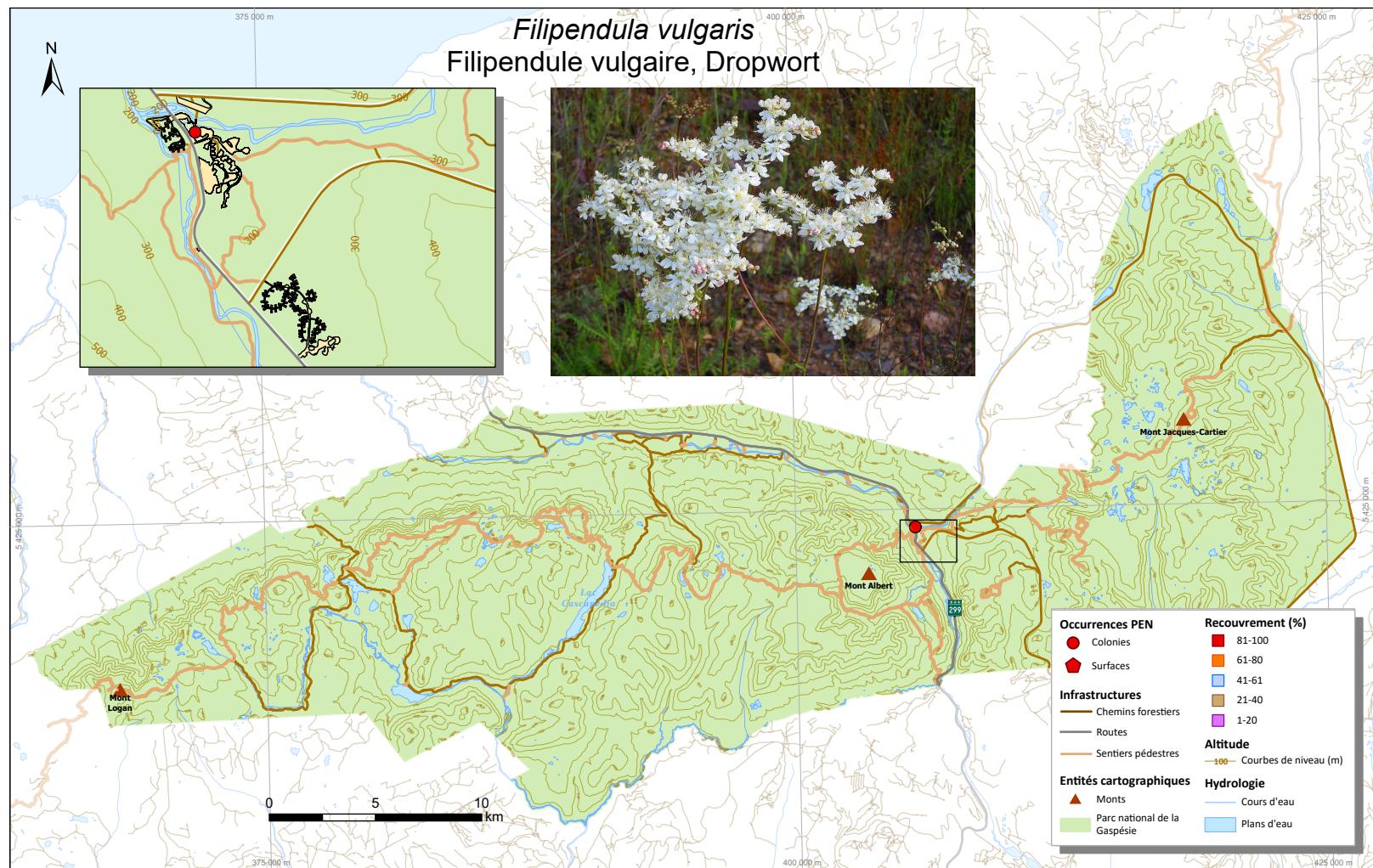


Figure S35. *Filipendula vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

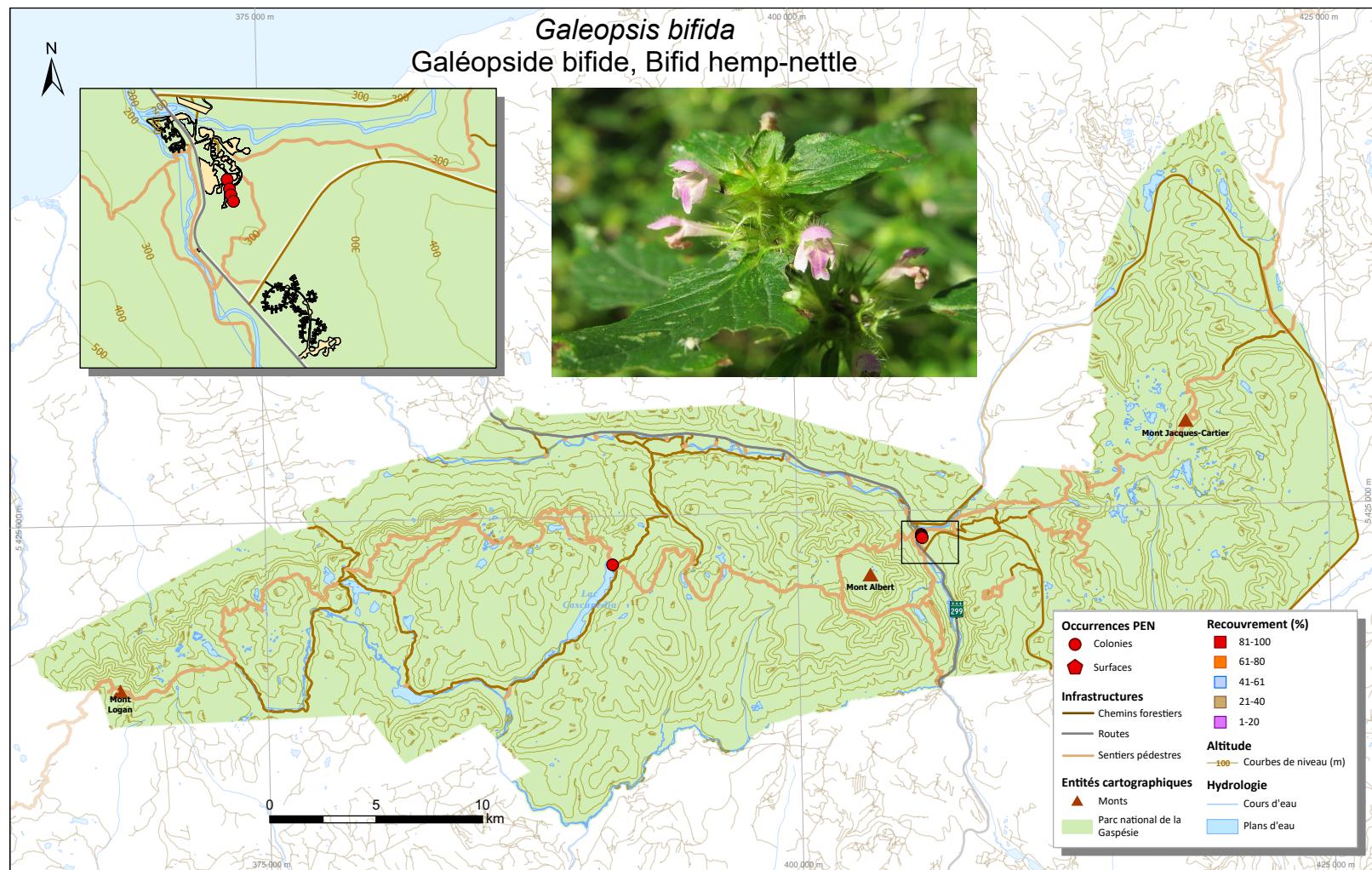


Figure S36. *Galeopsis bifida* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

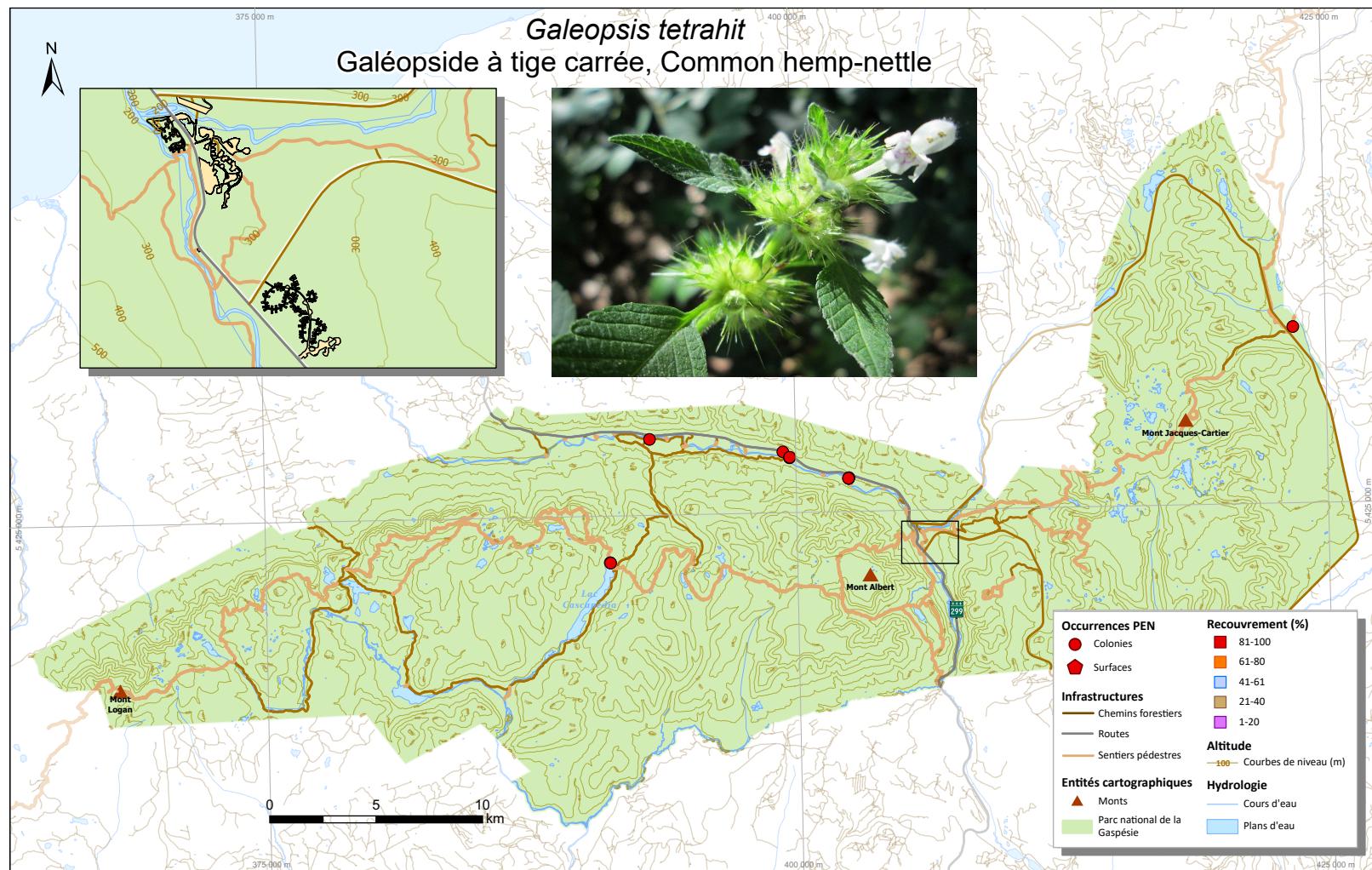


Figure S37. *Filipendula tetrahit* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

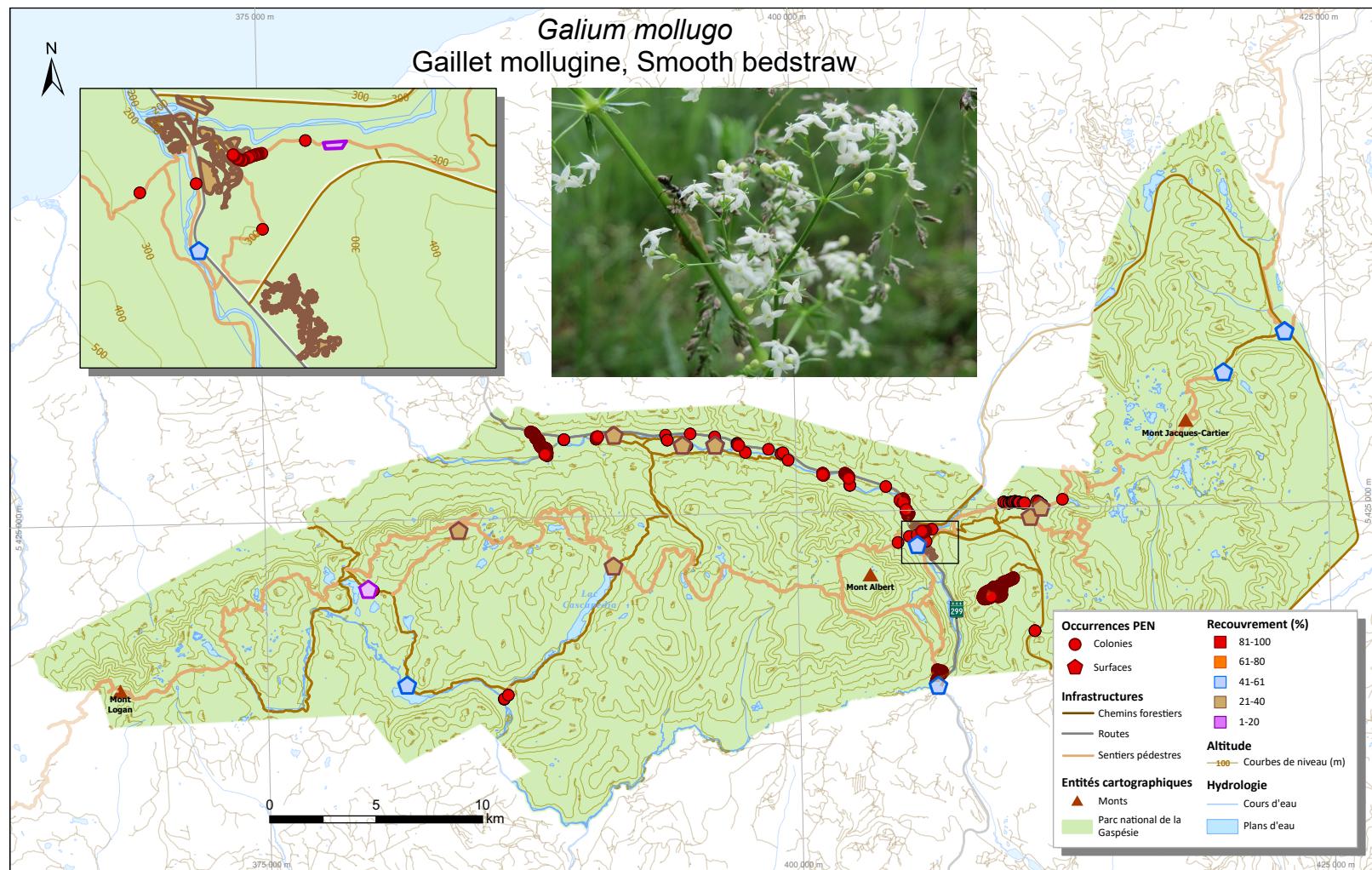


Figure S38. *Galium mollugo* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

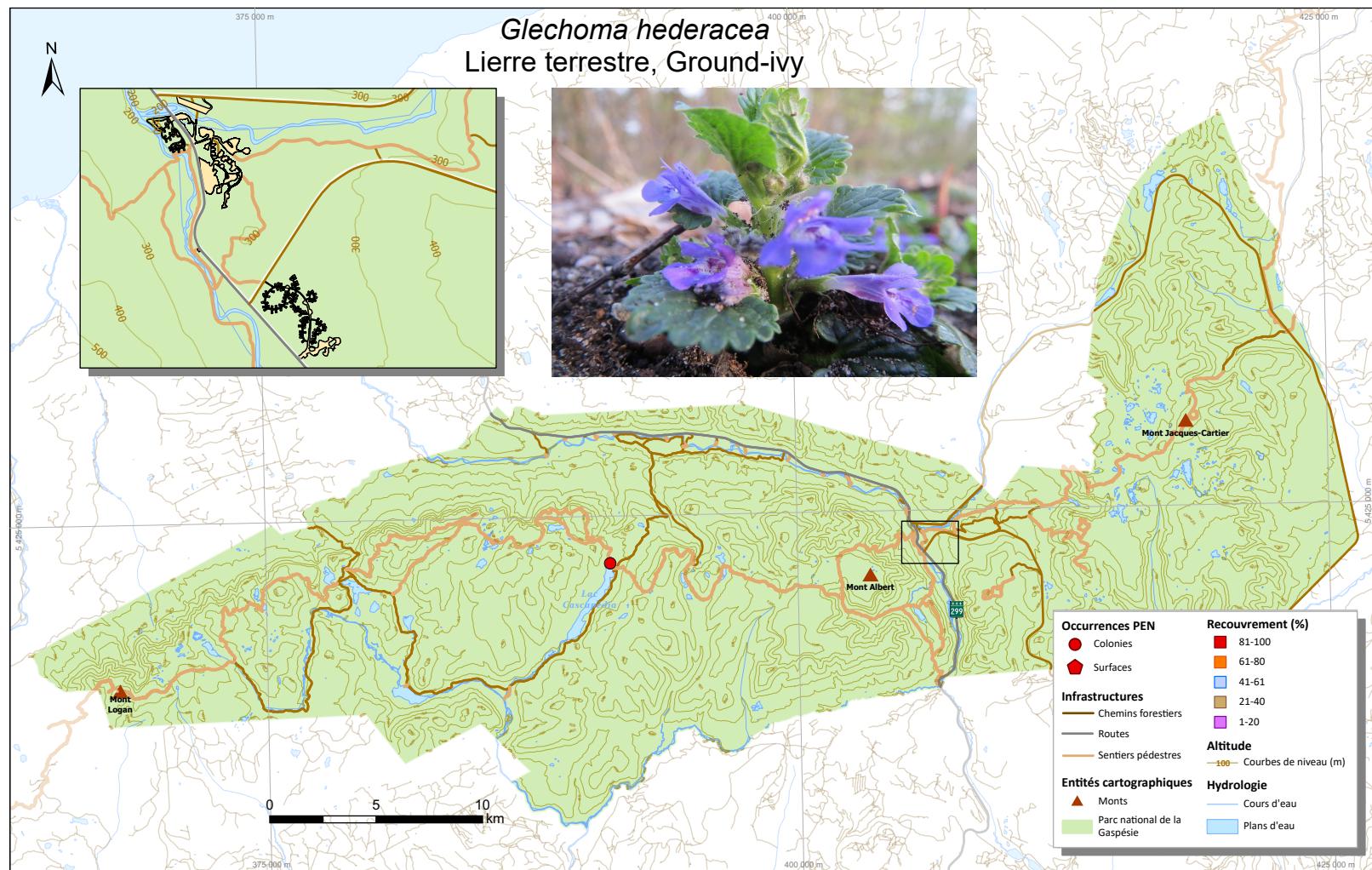


Figure S39. *Glechoma hederacea*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

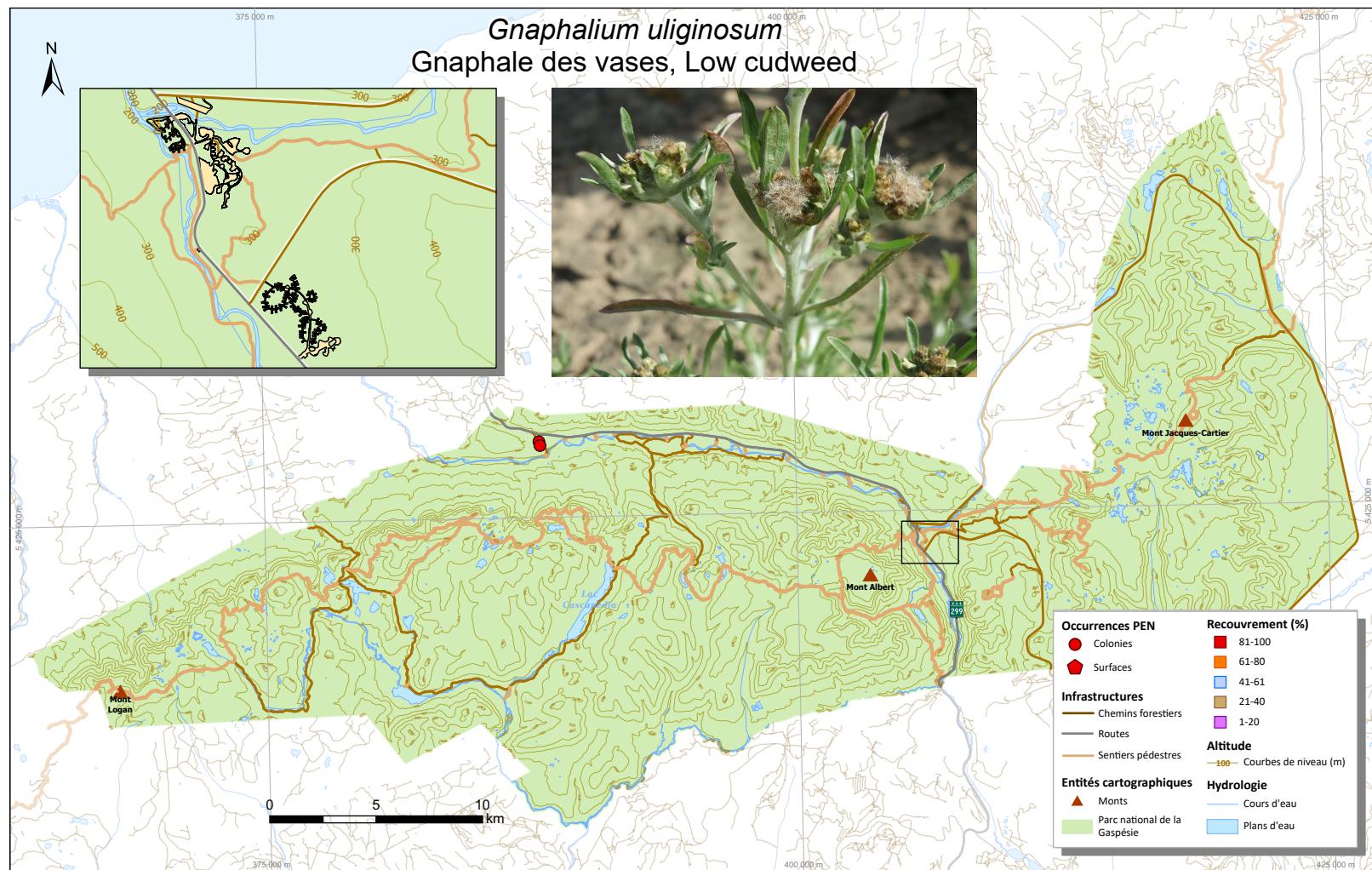


Figure S40. *Gnaphalium uliginosum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

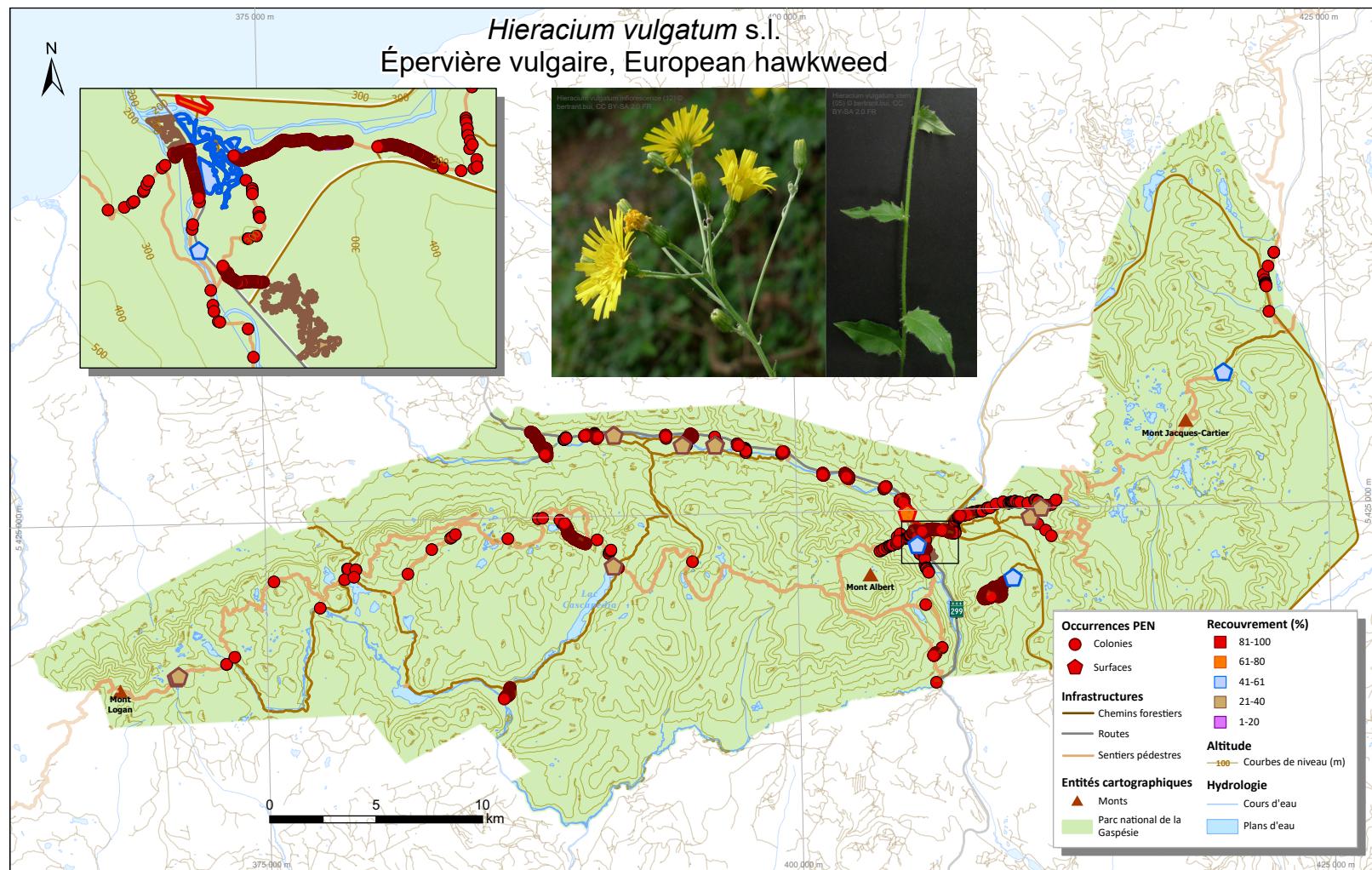


Figure S41. *Hieracium vulgatum s.l.* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

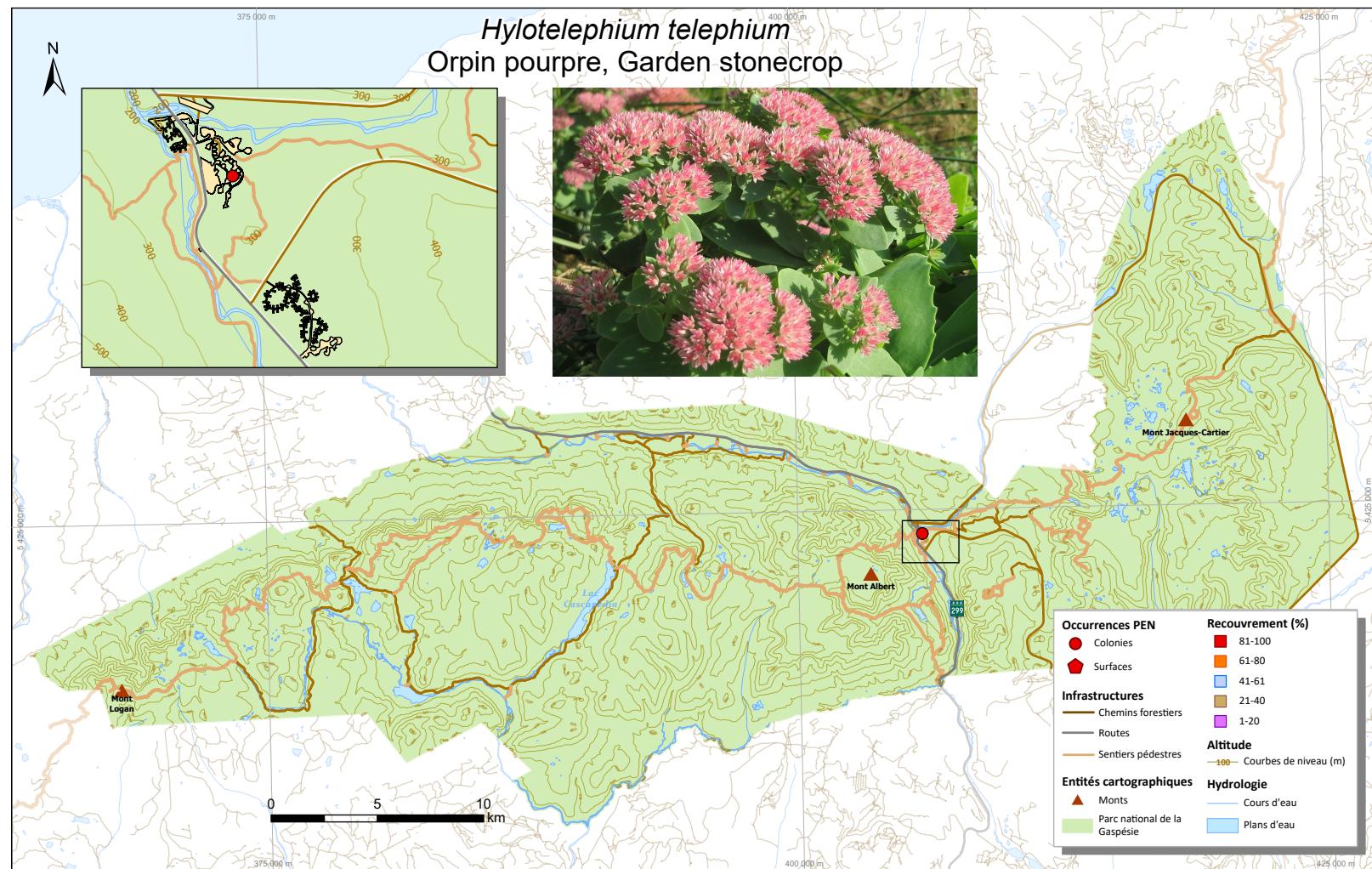


Figure S42. *Hylotelephium telephium* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

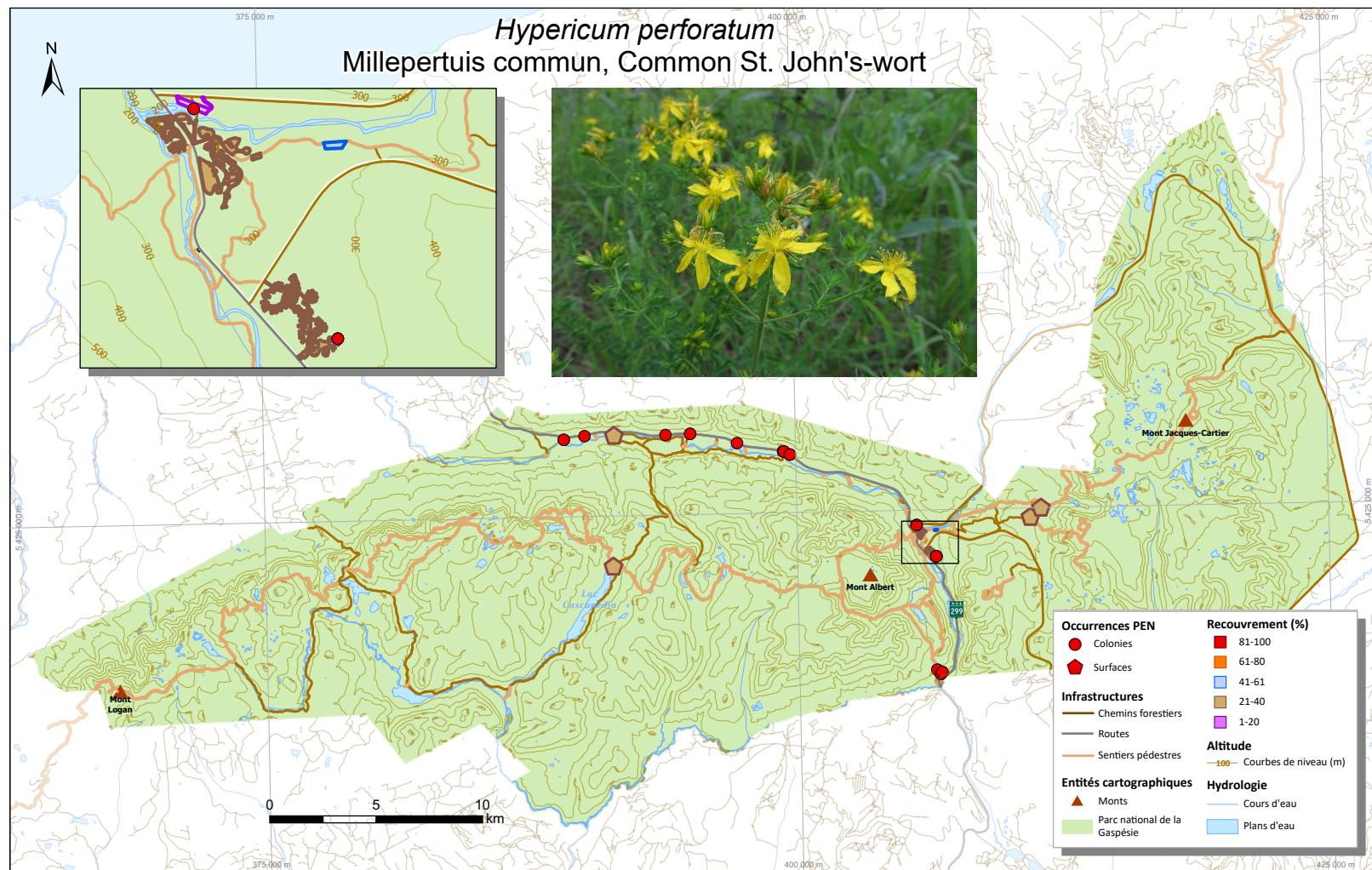


Figure S43. *Hypericum perforatum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

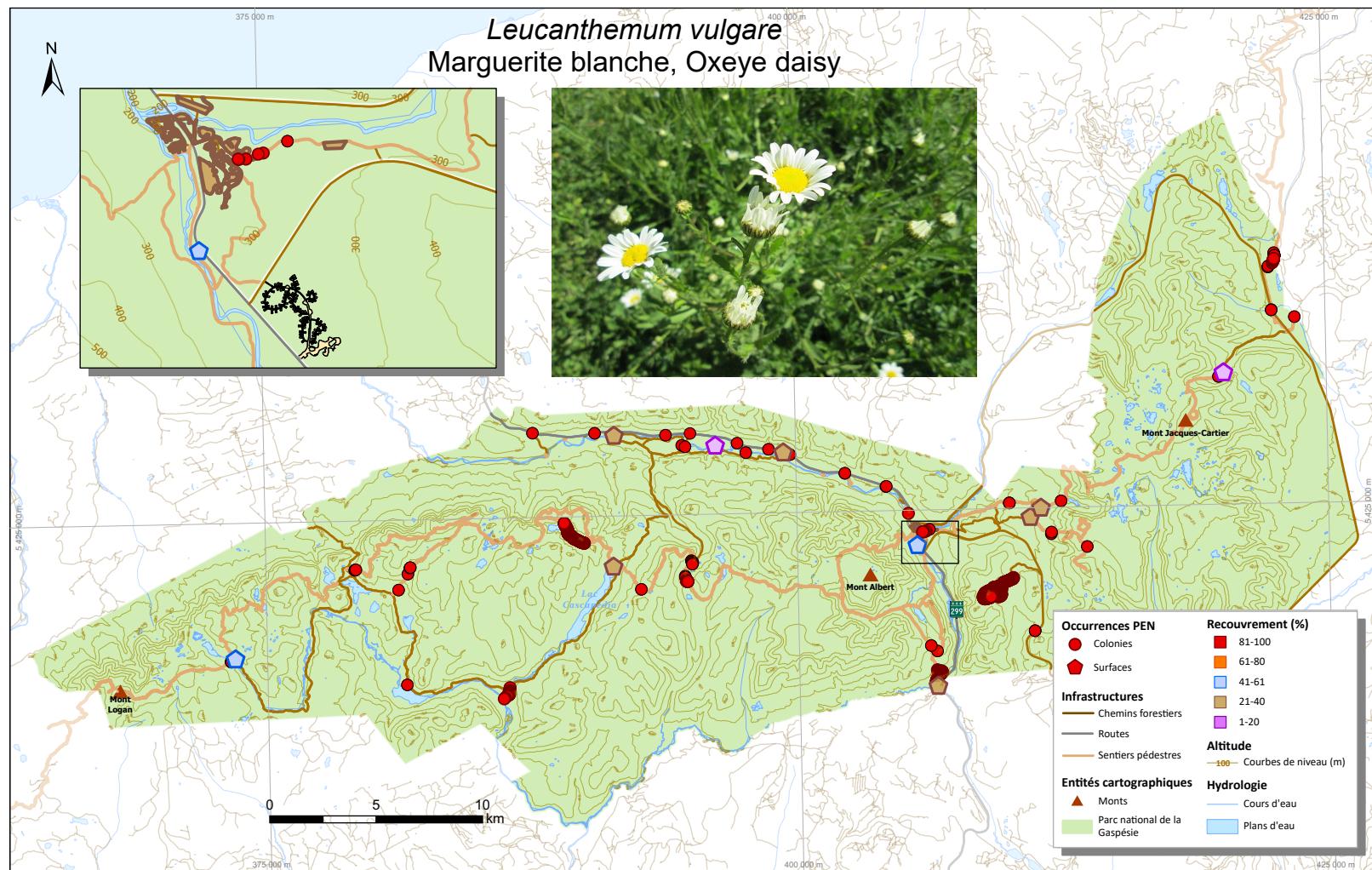


Figure S44. *Leucanthemum vulgare* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

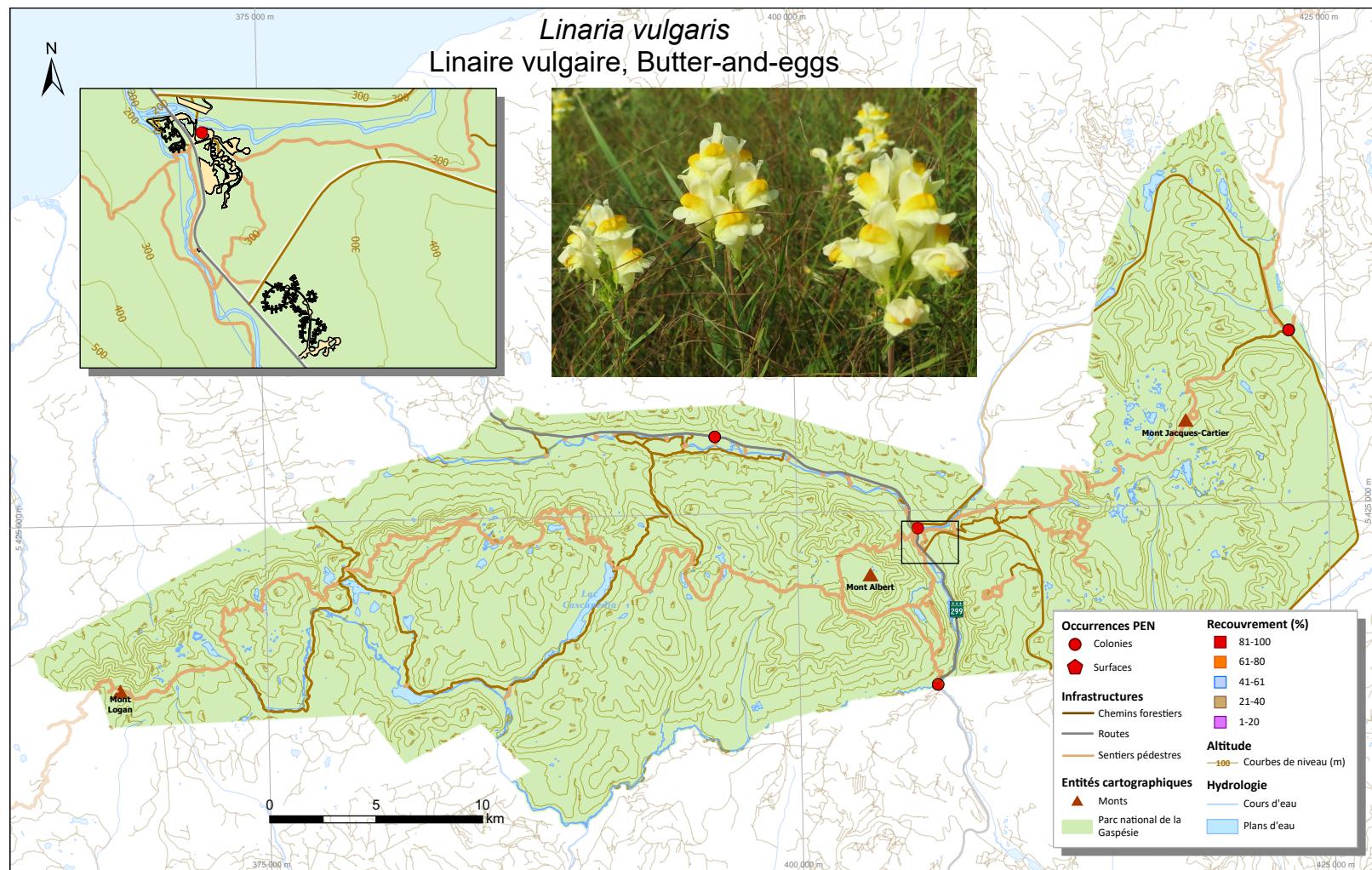


Figure S45. *Linaria vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

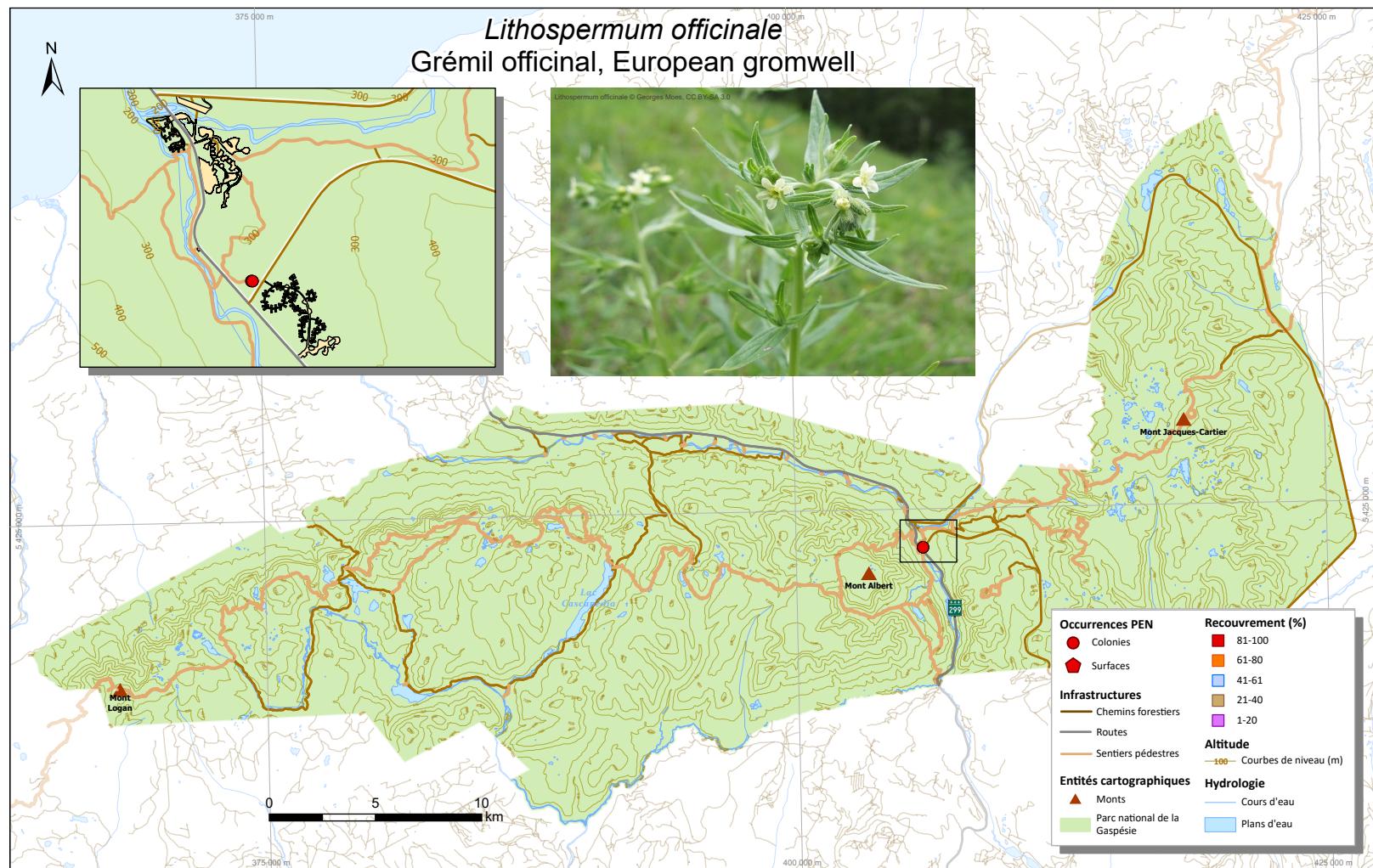


Figure S46. *Lithospermum officinale* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

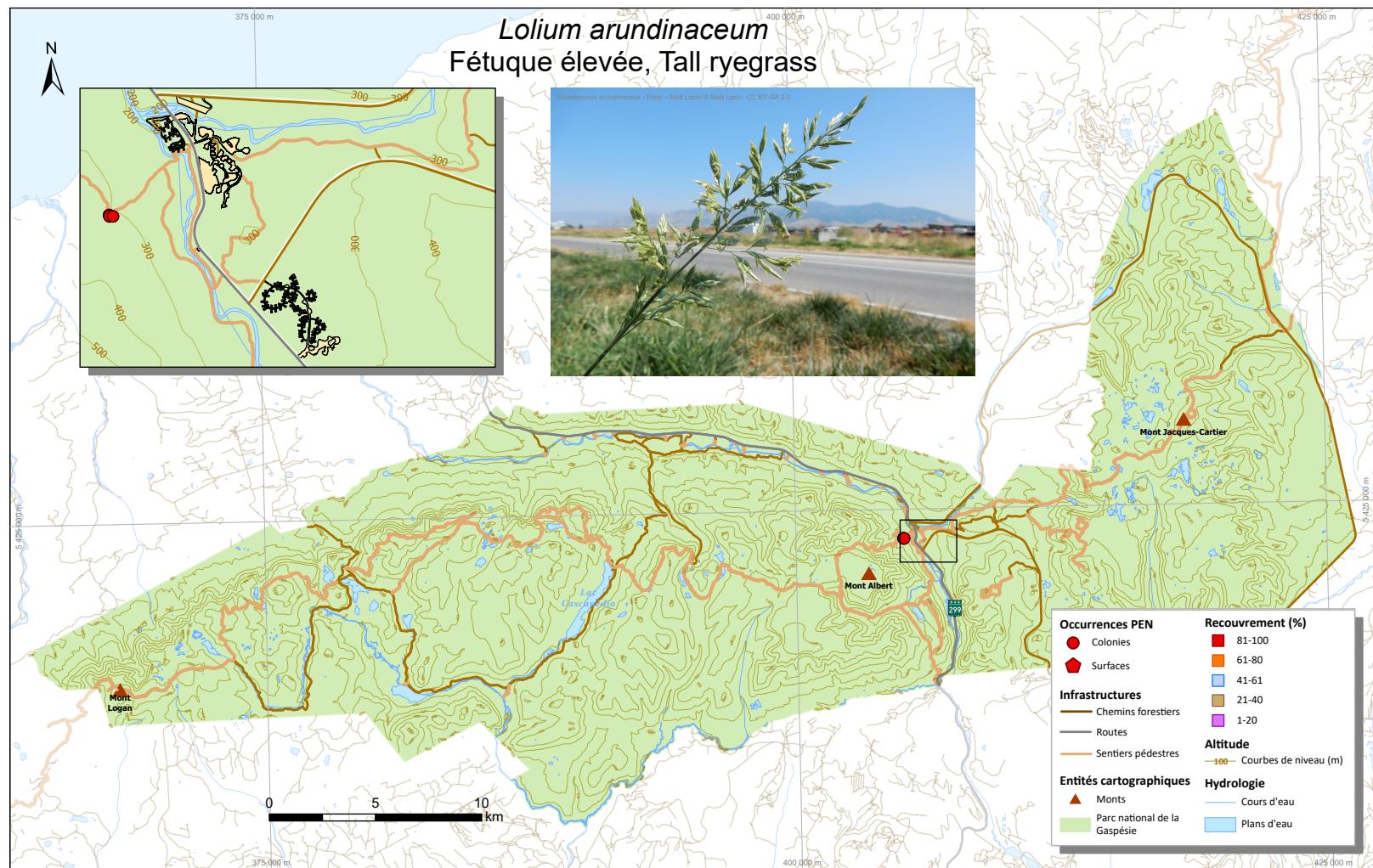


Figure S47. *Lolium arundinaceum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

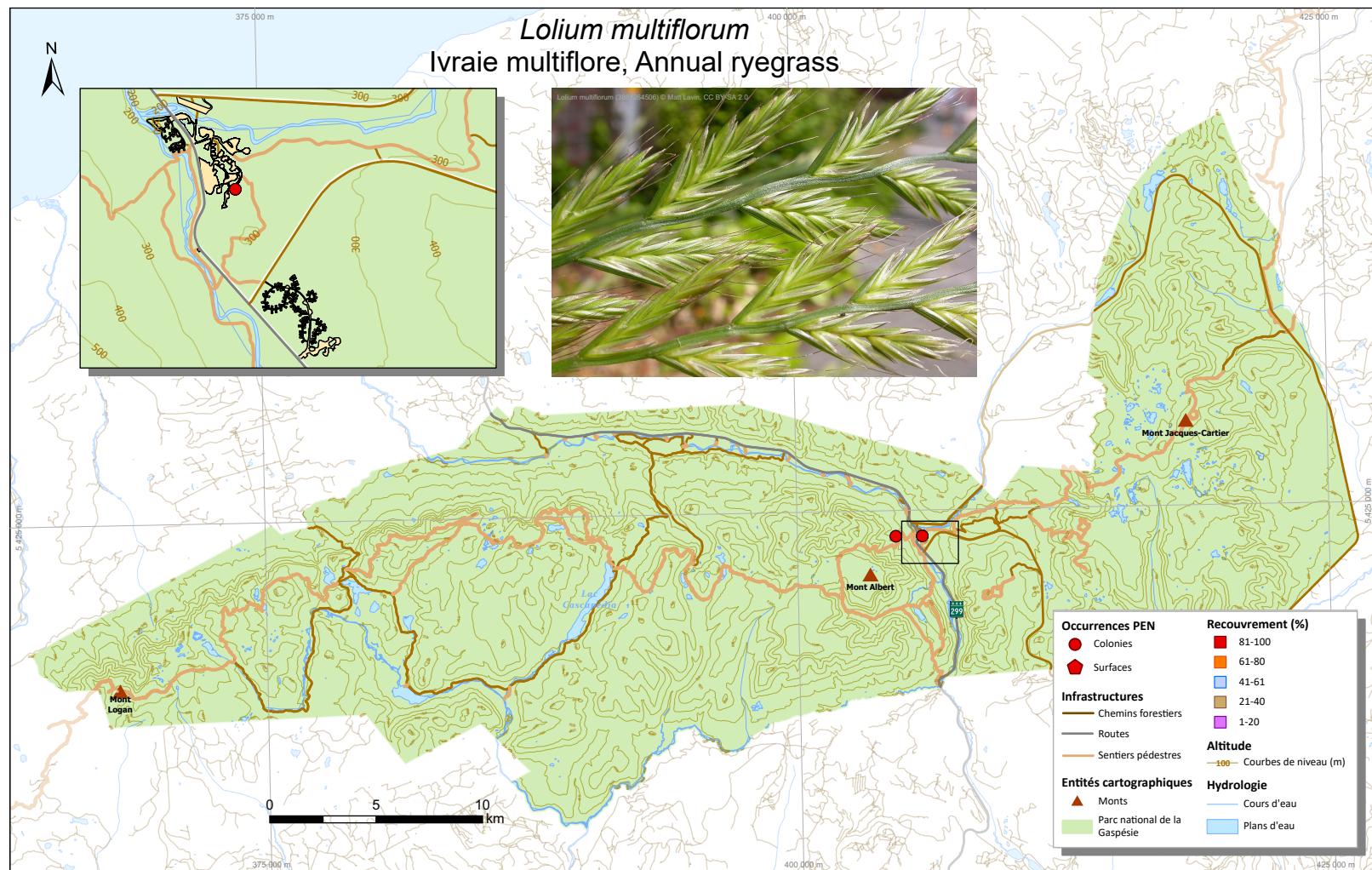


Figure S48. *Lolium multiflorum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

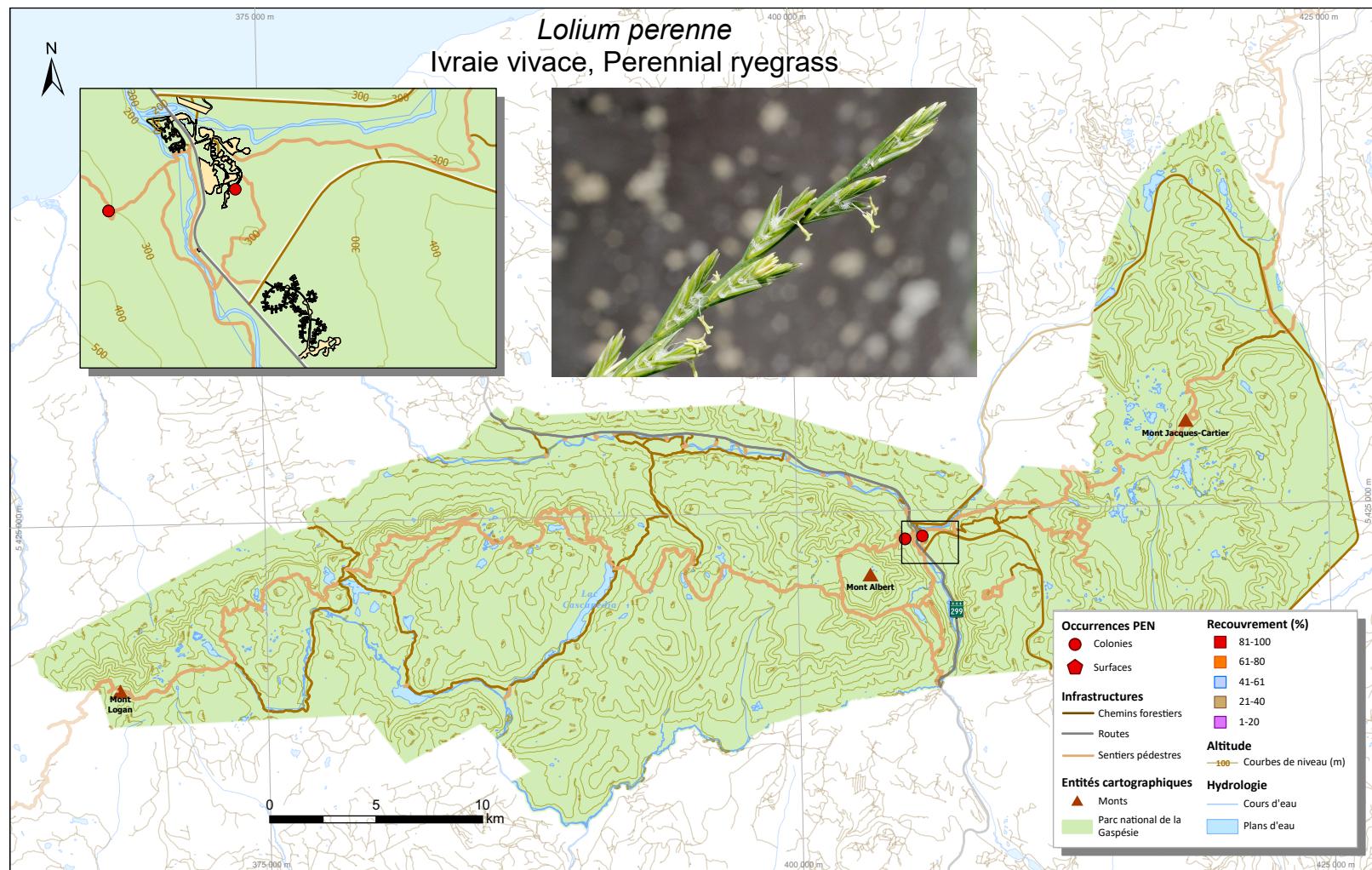


Figure S49. *Lolium perenne* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

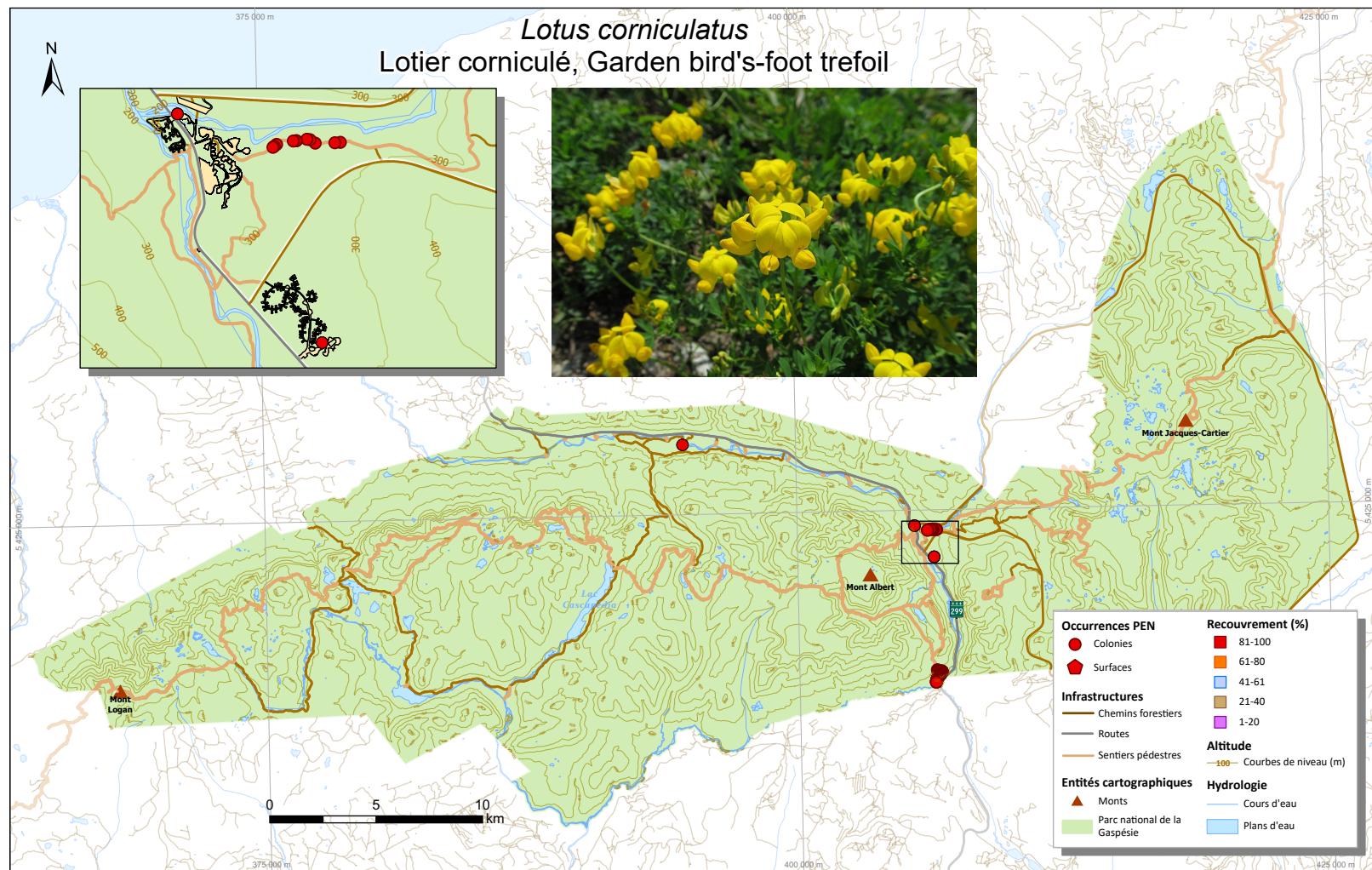


Figure S50. *Lotus corniculatus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

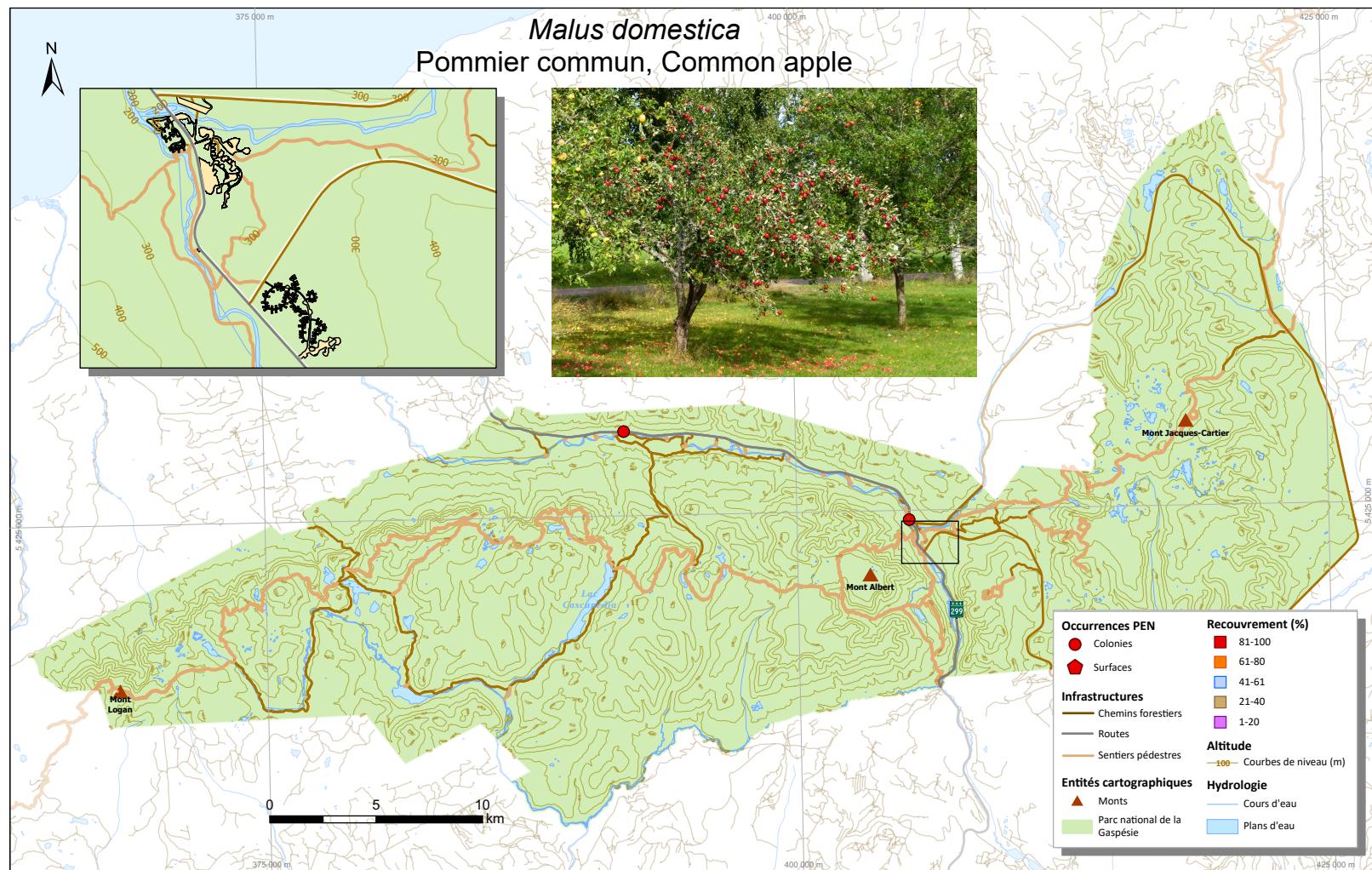


Figure S51. *Malus domestica* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

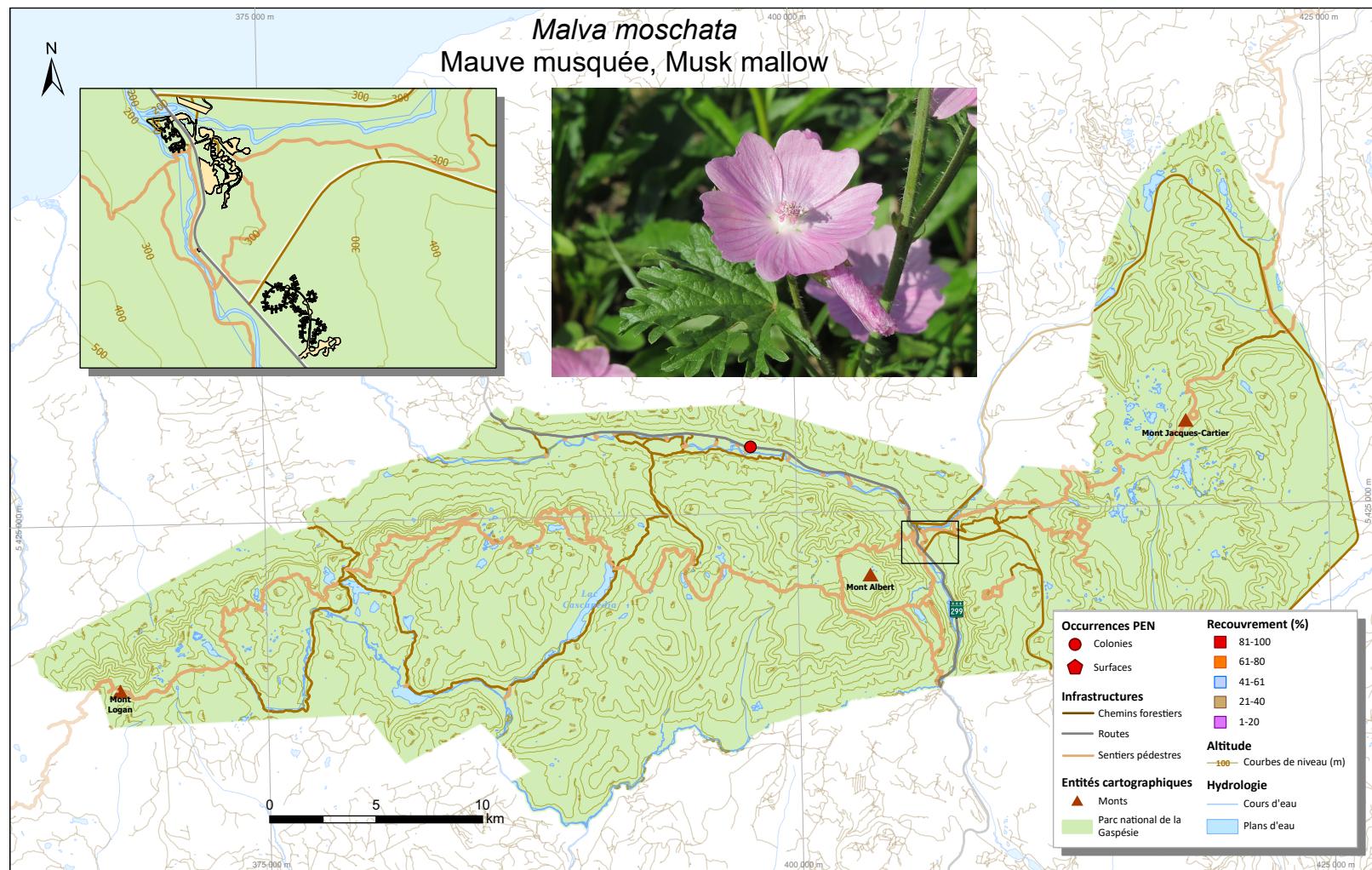


Figure S52. *Malva moschata* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

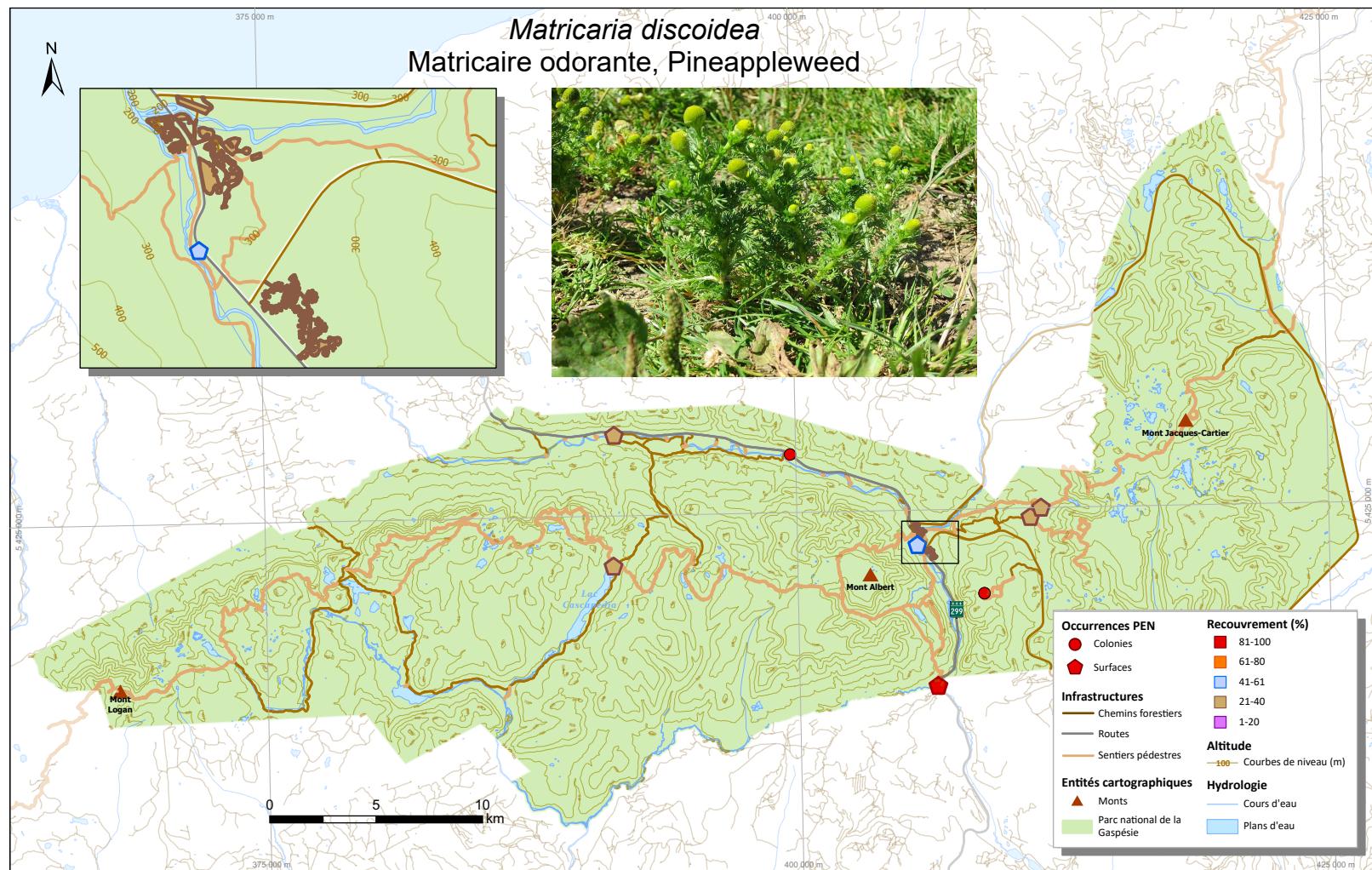


Figure S53. *Matricharia discoidea* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

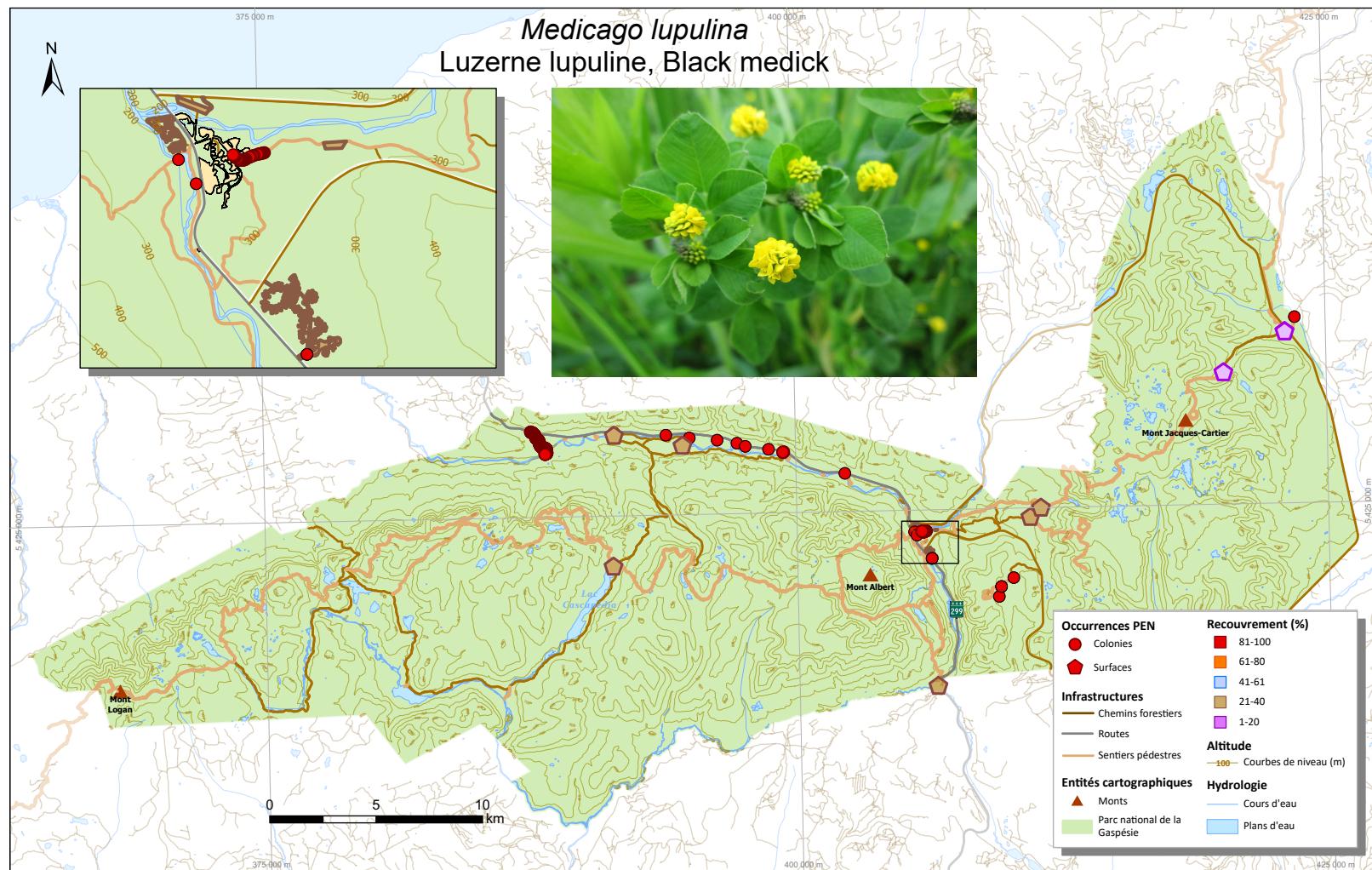


Figure S54. *Medicago lupulina* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

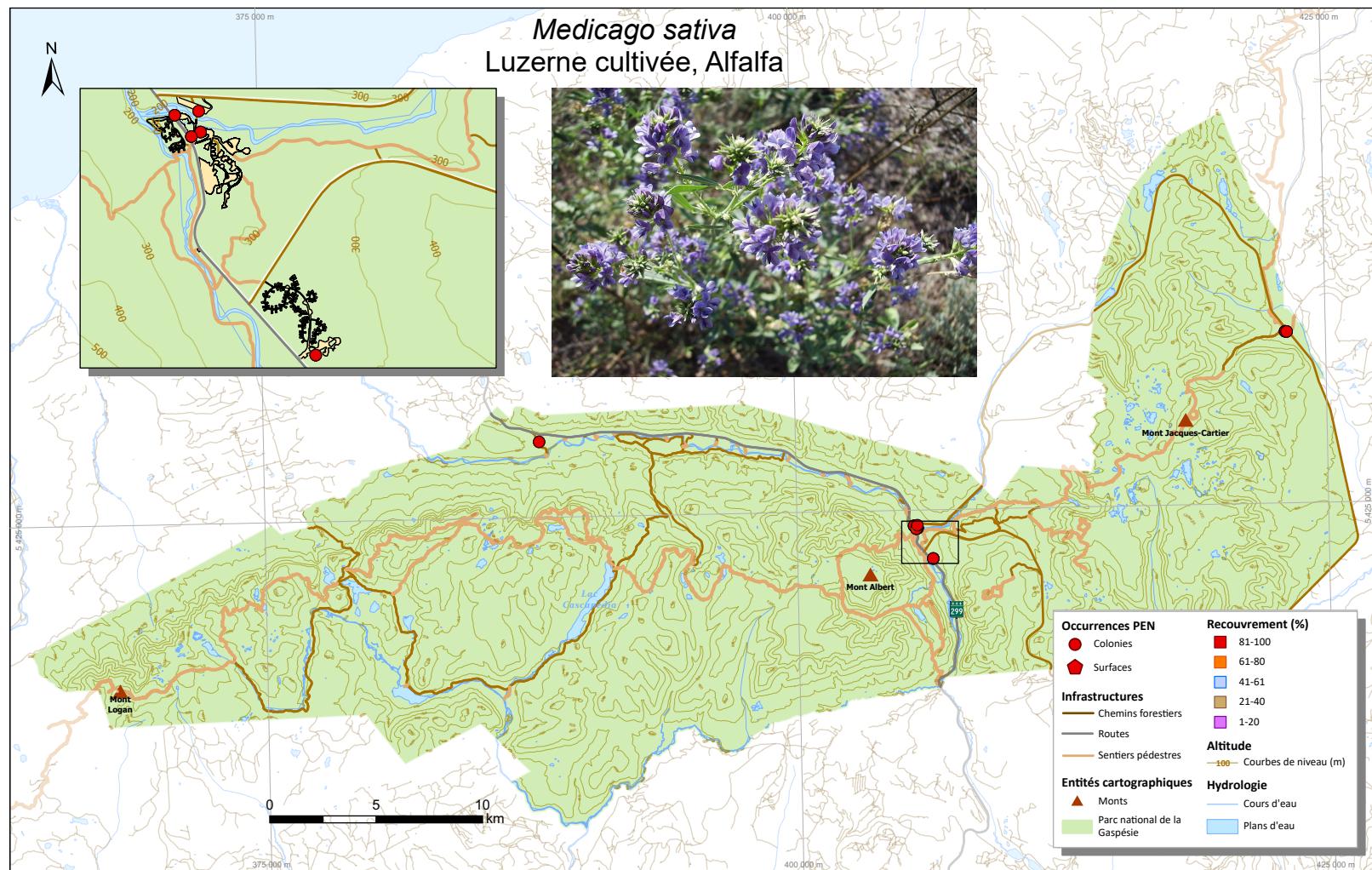


Figure S55. *Medicago sativa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

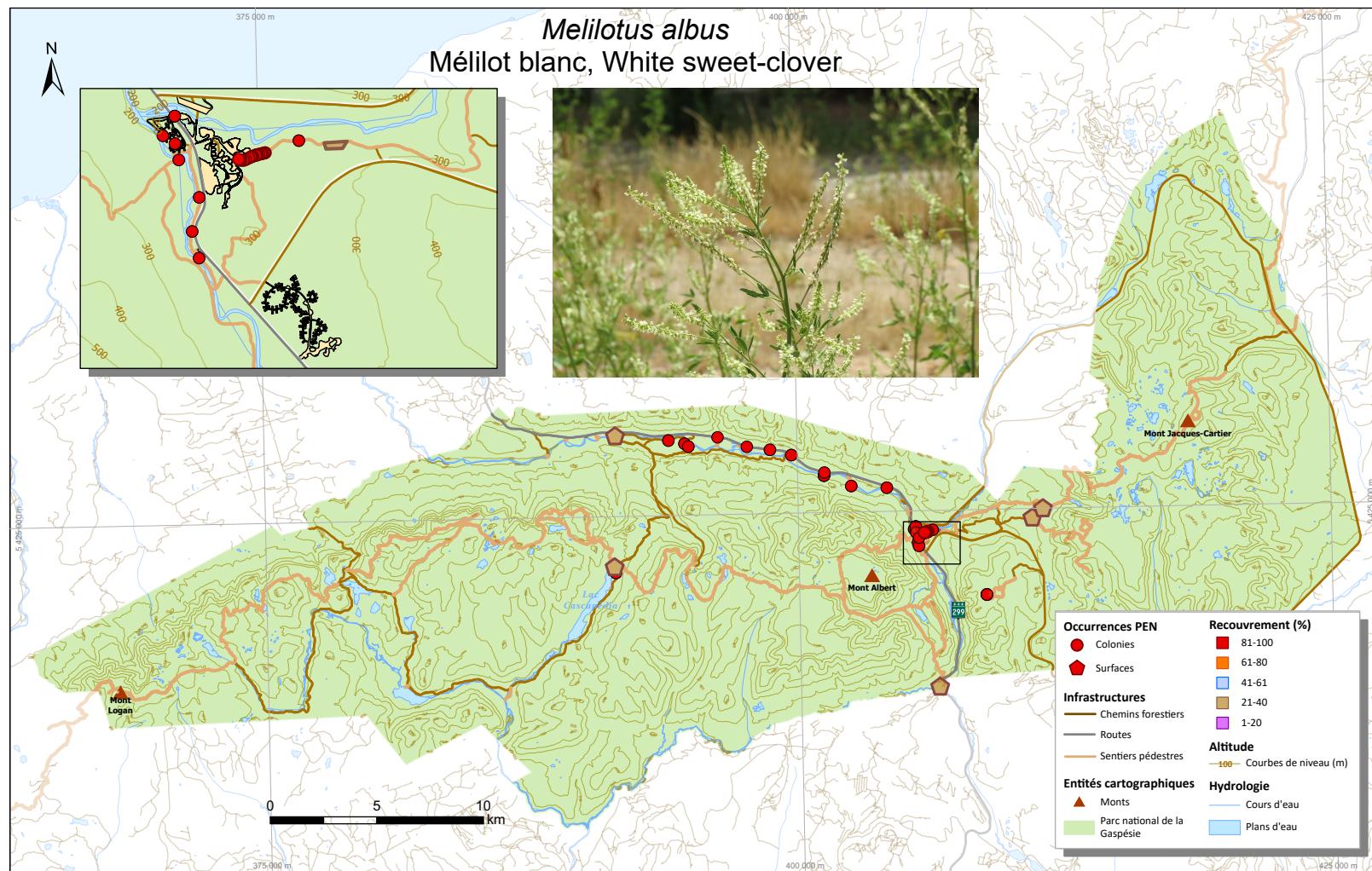


Figure S56. *Melilotus albus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

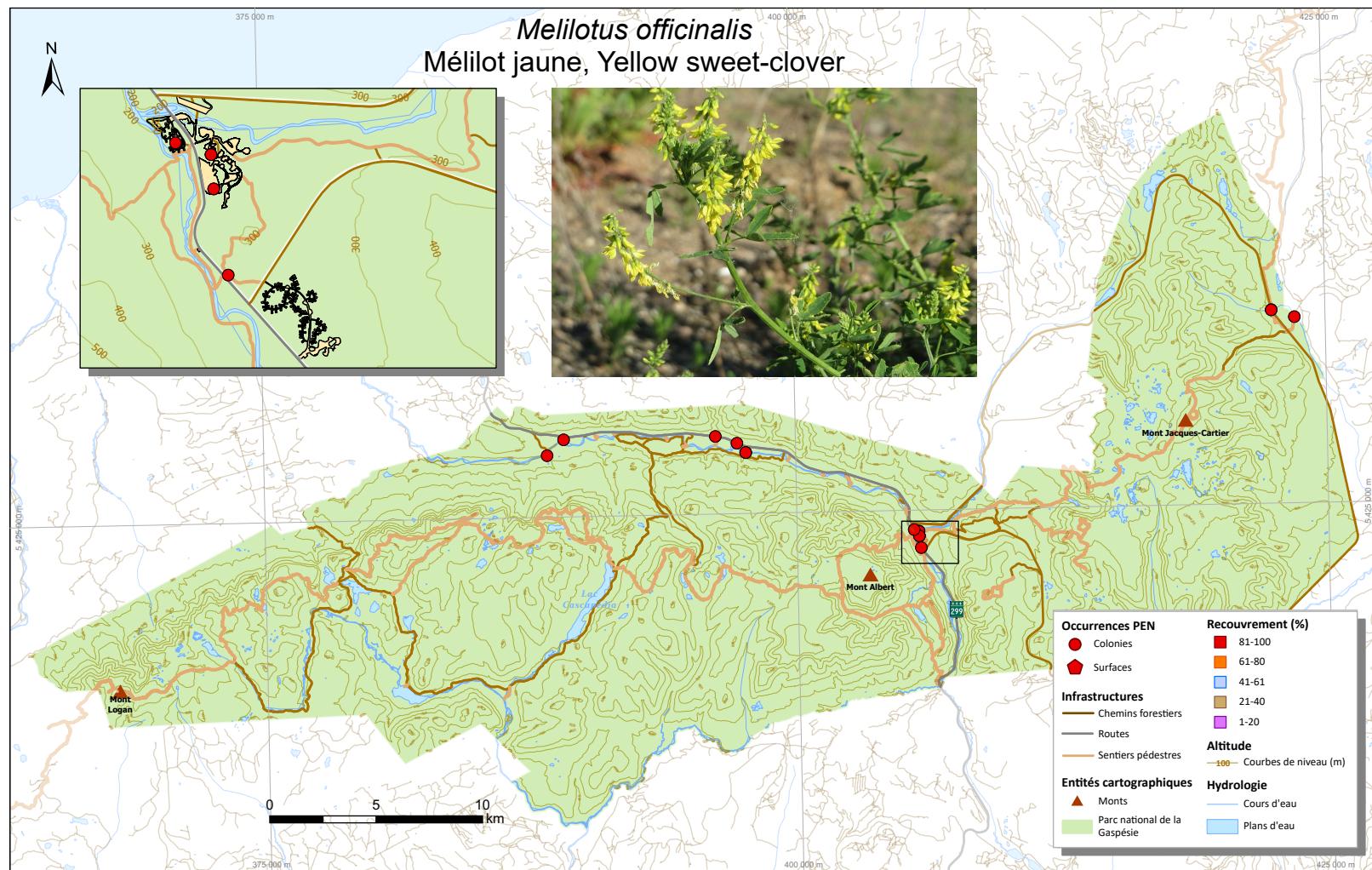


Figure S57. *Melilotus officinalis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

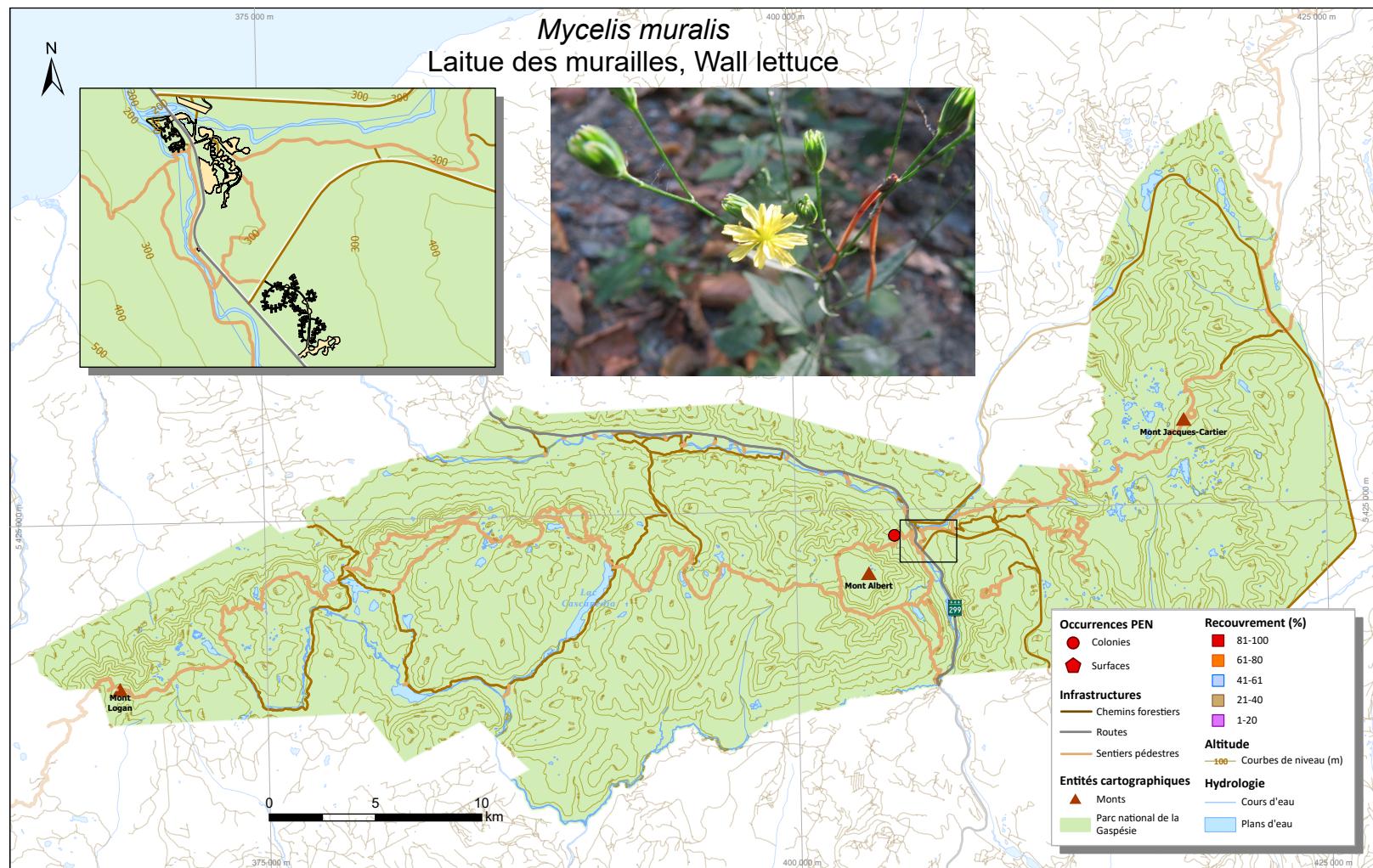


Figure S58. *Mycelis muralis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

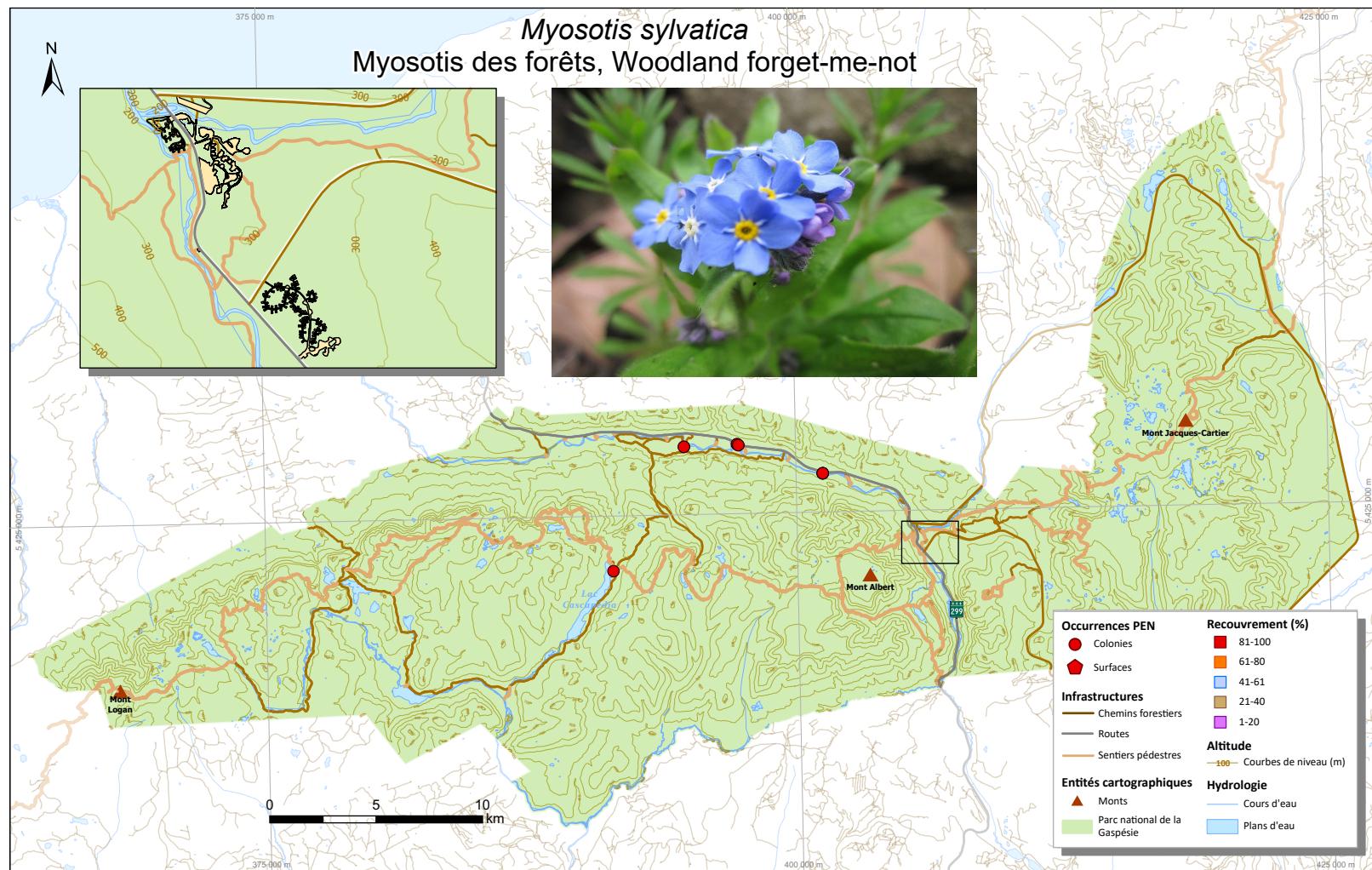


Figure S59. *Myosotis sylvatica* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

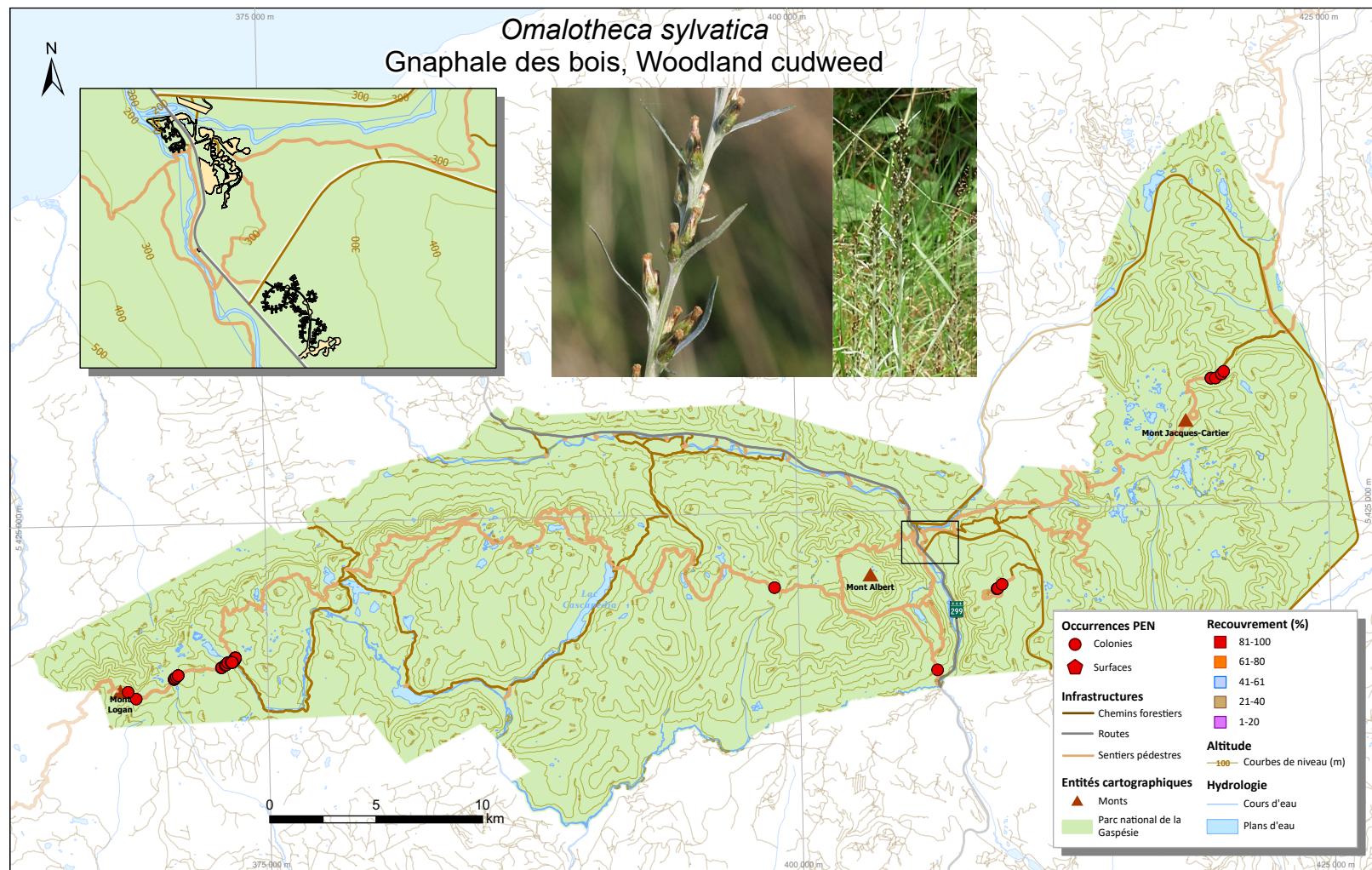


Figure S60. *Omalotheca sylvatica* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

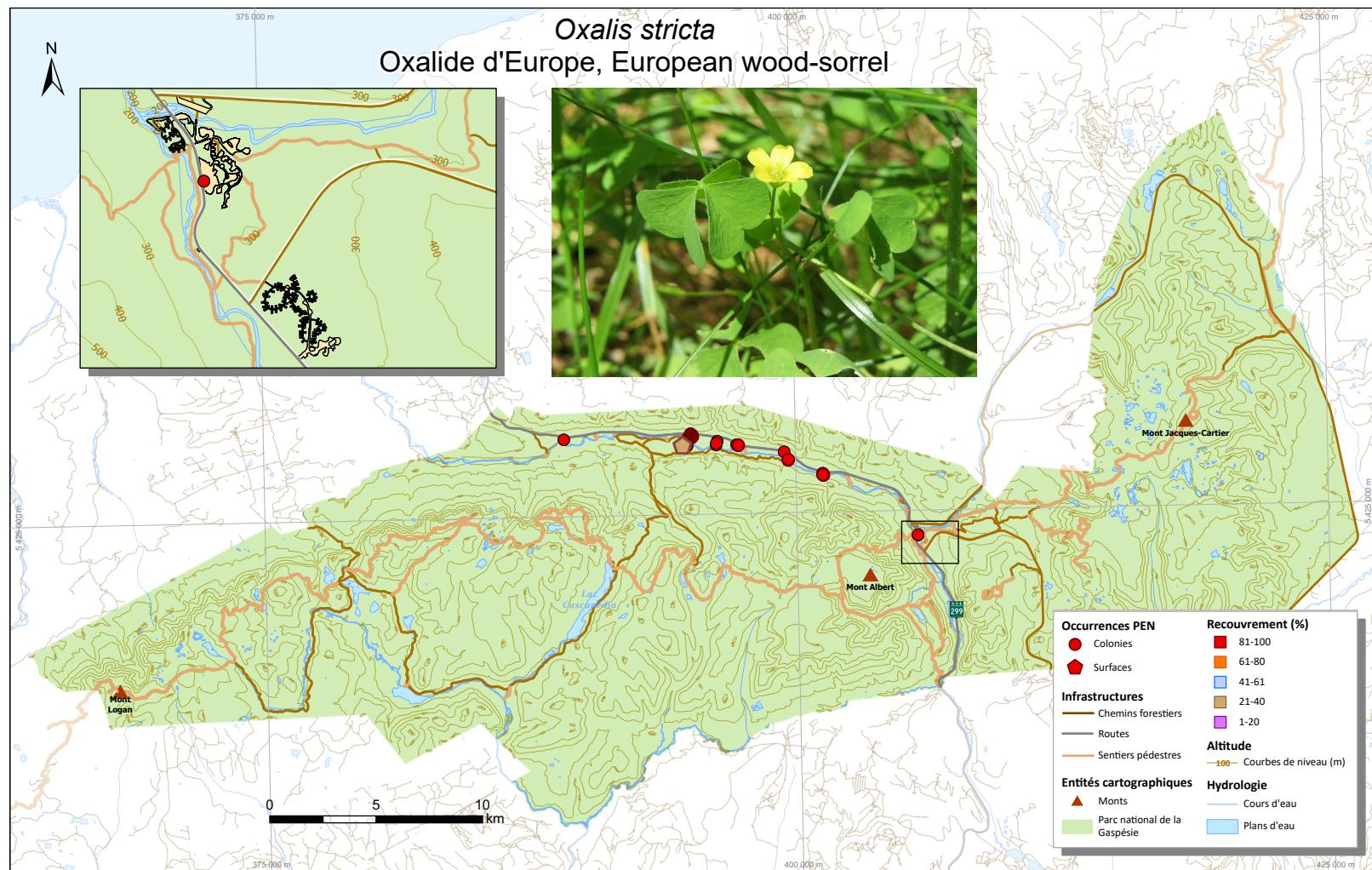


Figure S61. *Oxalis stricta* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

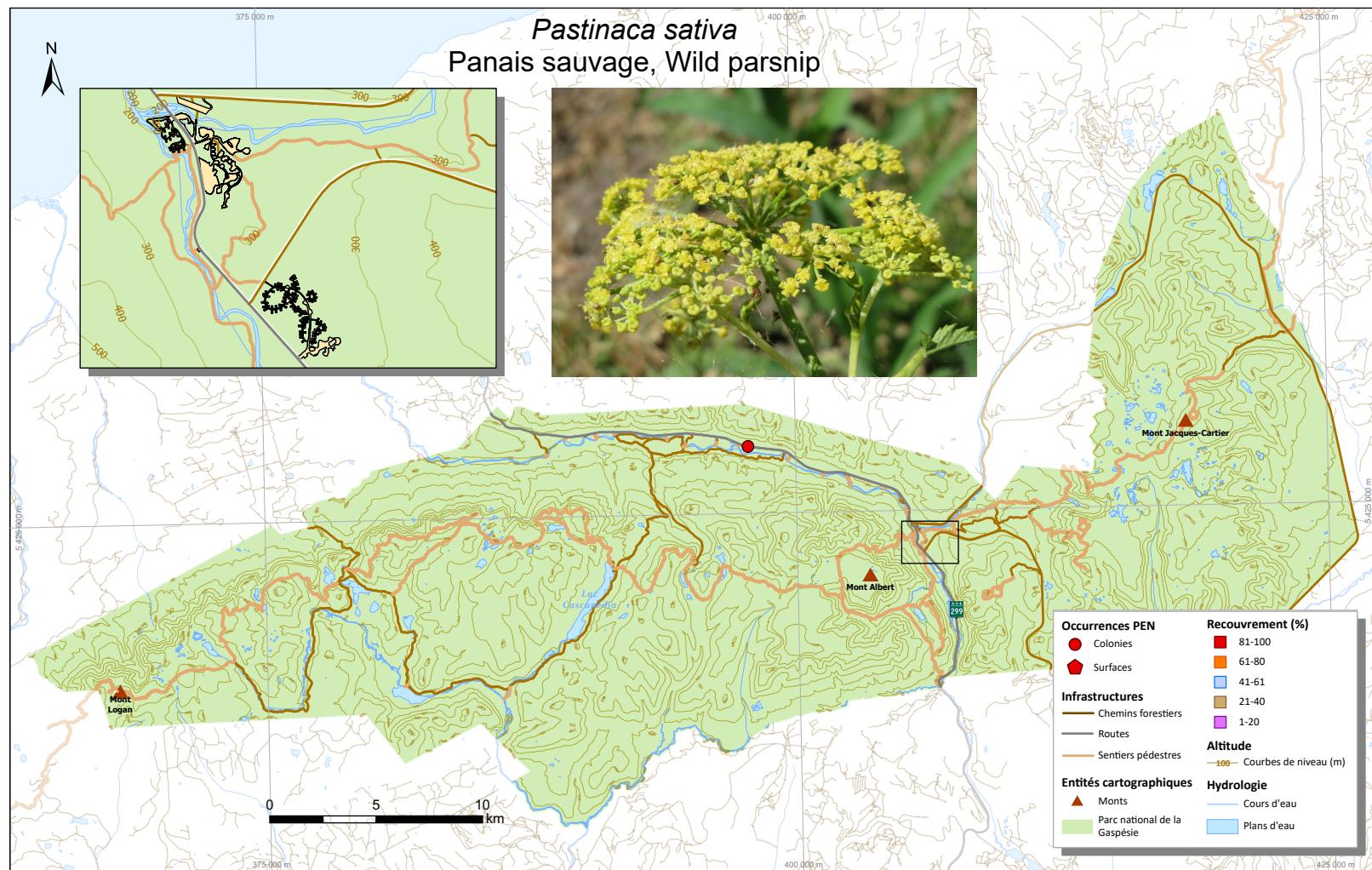


Figure S62. *Pastinaca sativa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

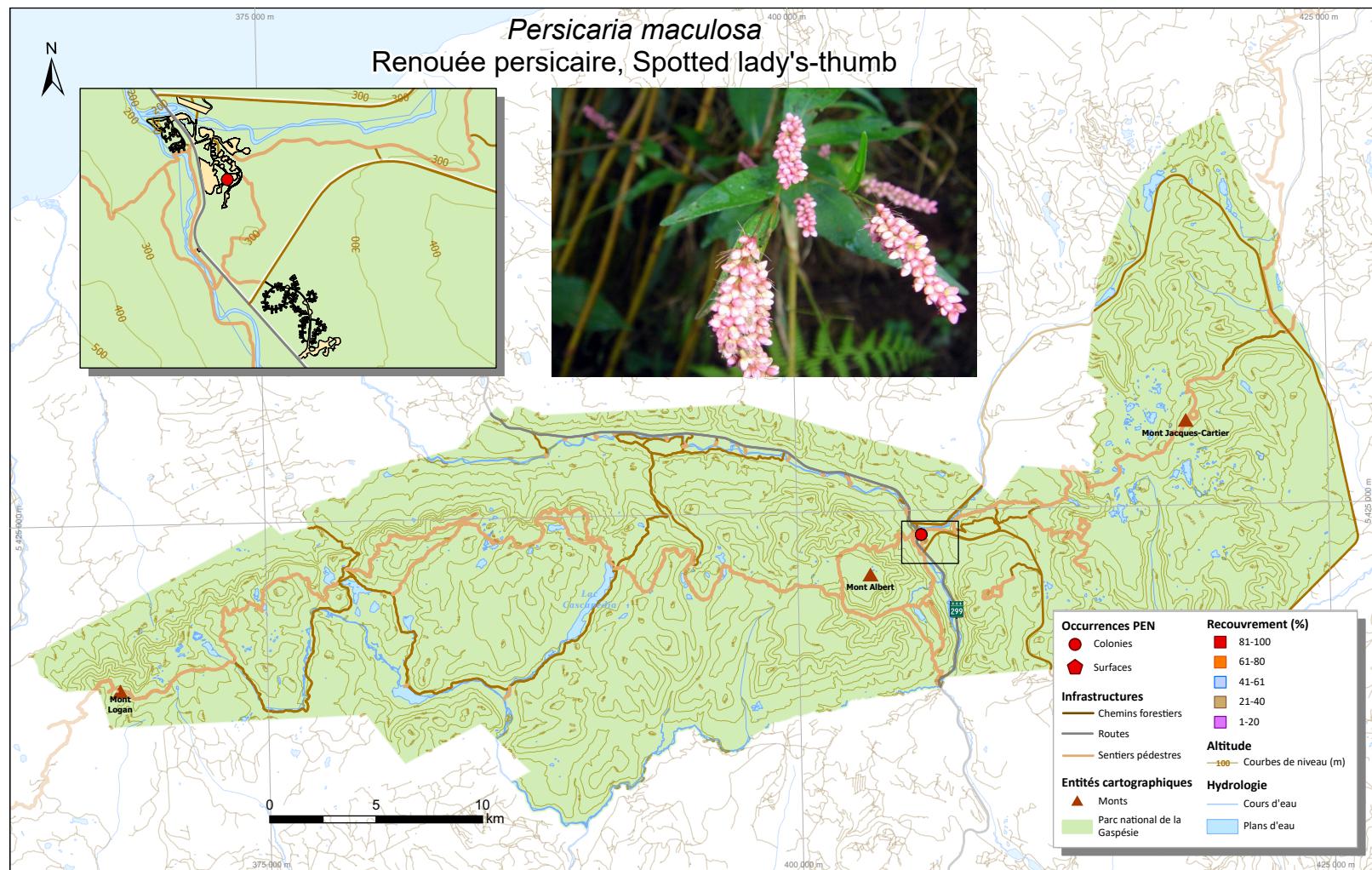


Figure S63. *Persicaria maculosa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

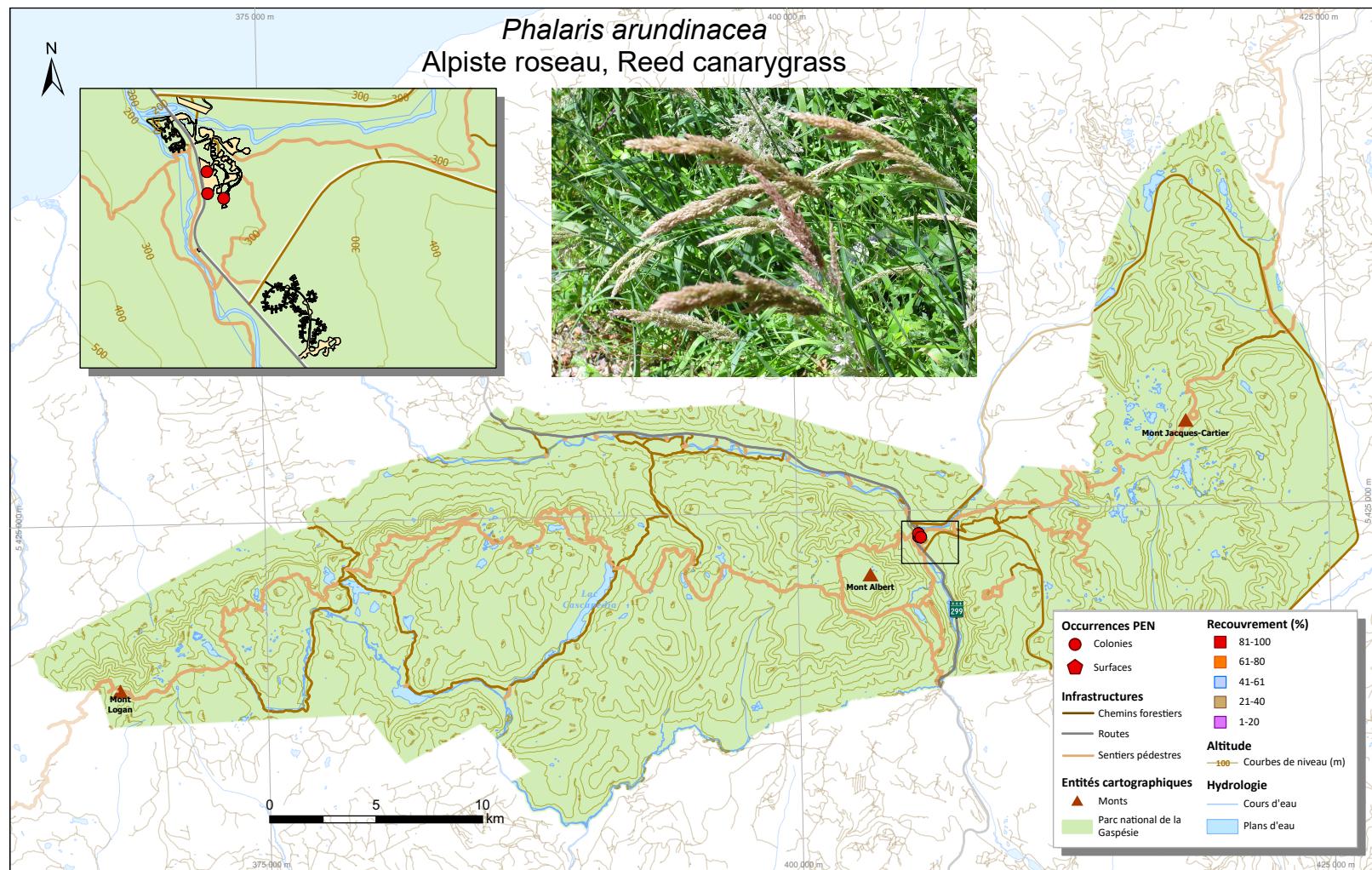


Figure S64. *Phalaris arundinacea* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

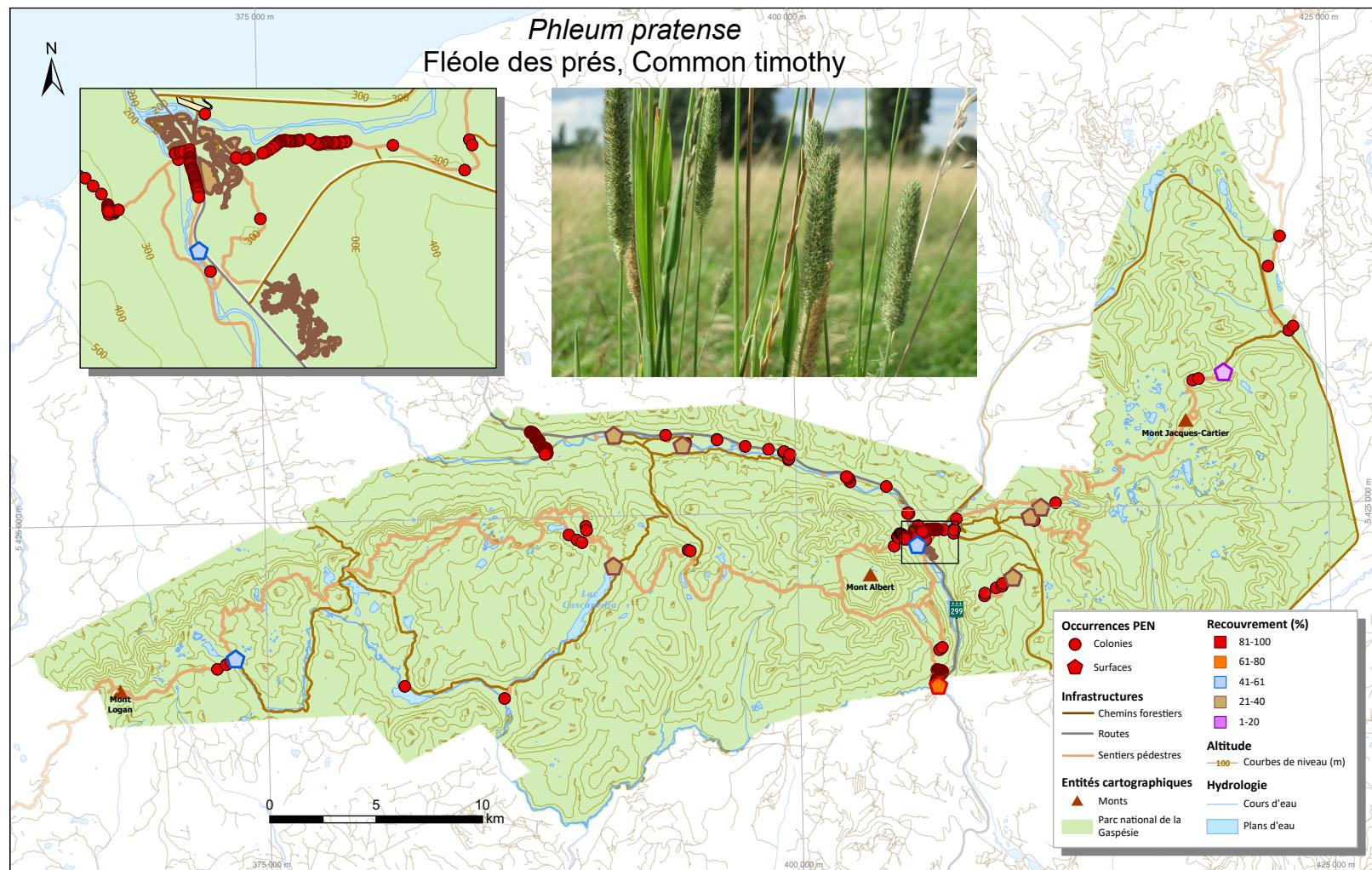


Figure S65. *Phleum pratense* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

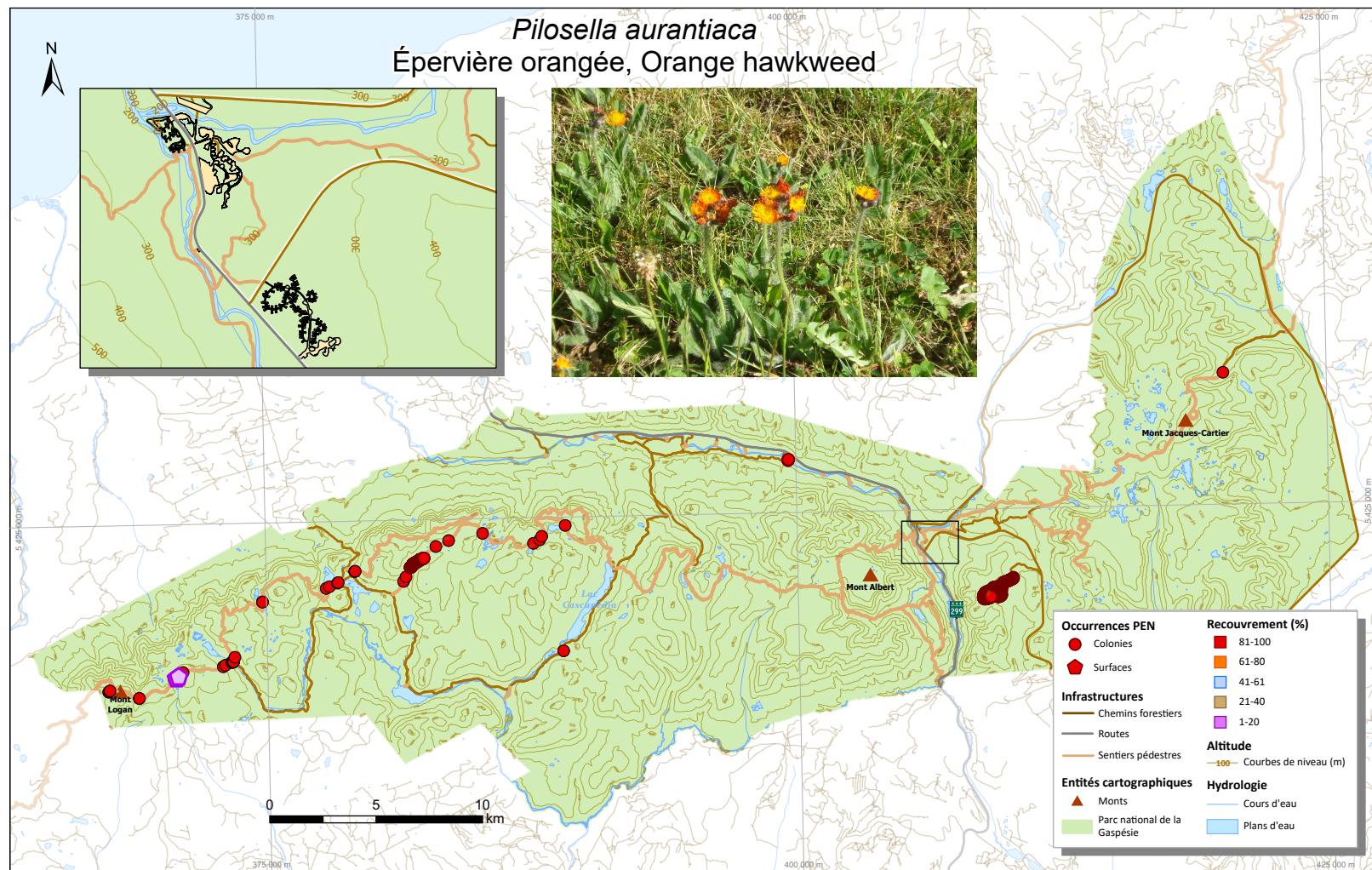


Figure S66. *Pilosella aurantiaca* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

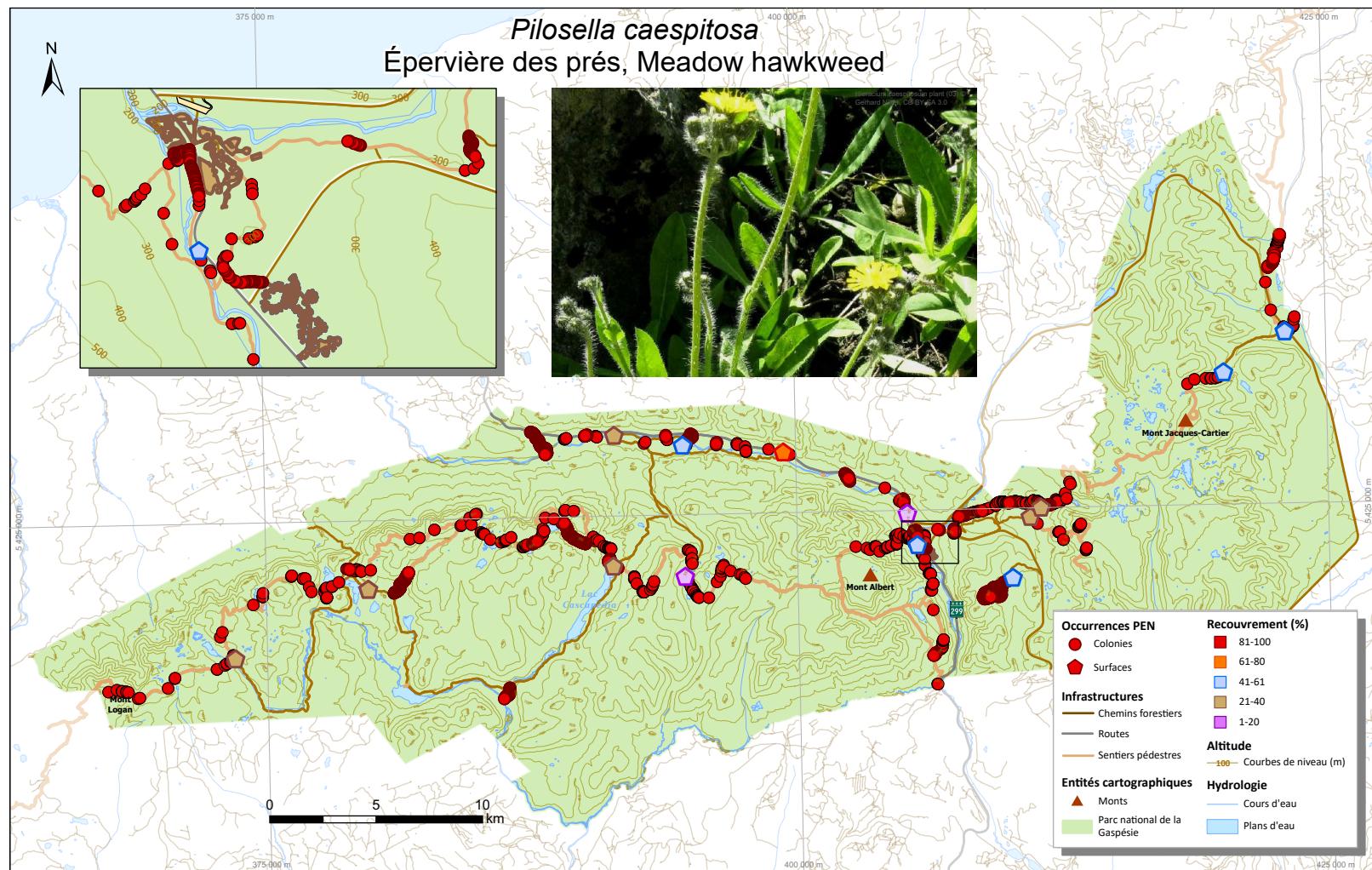


Figure S67. *Pilosella caespitosa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

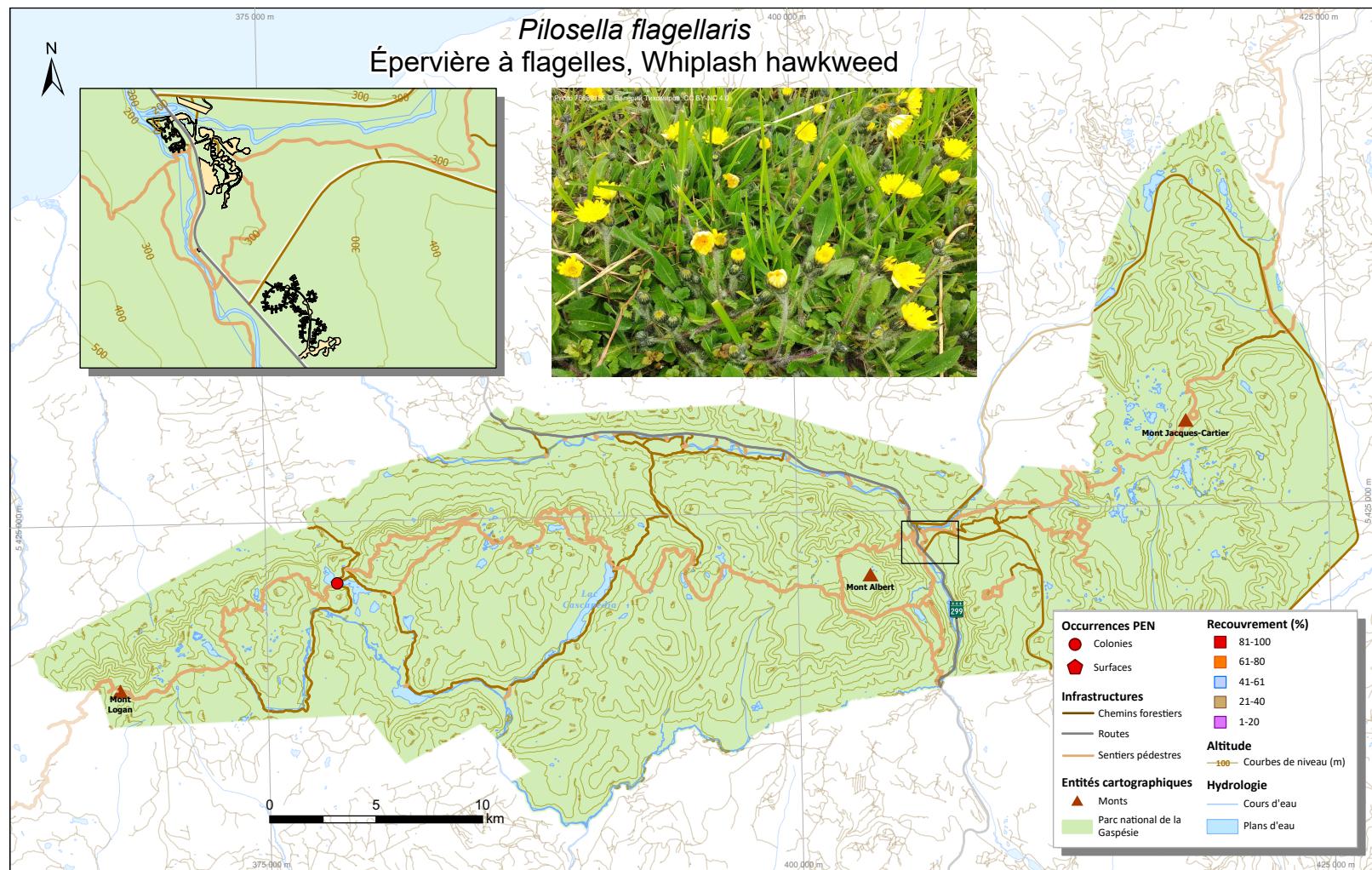


Figure S68. *Pilosella flagellaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

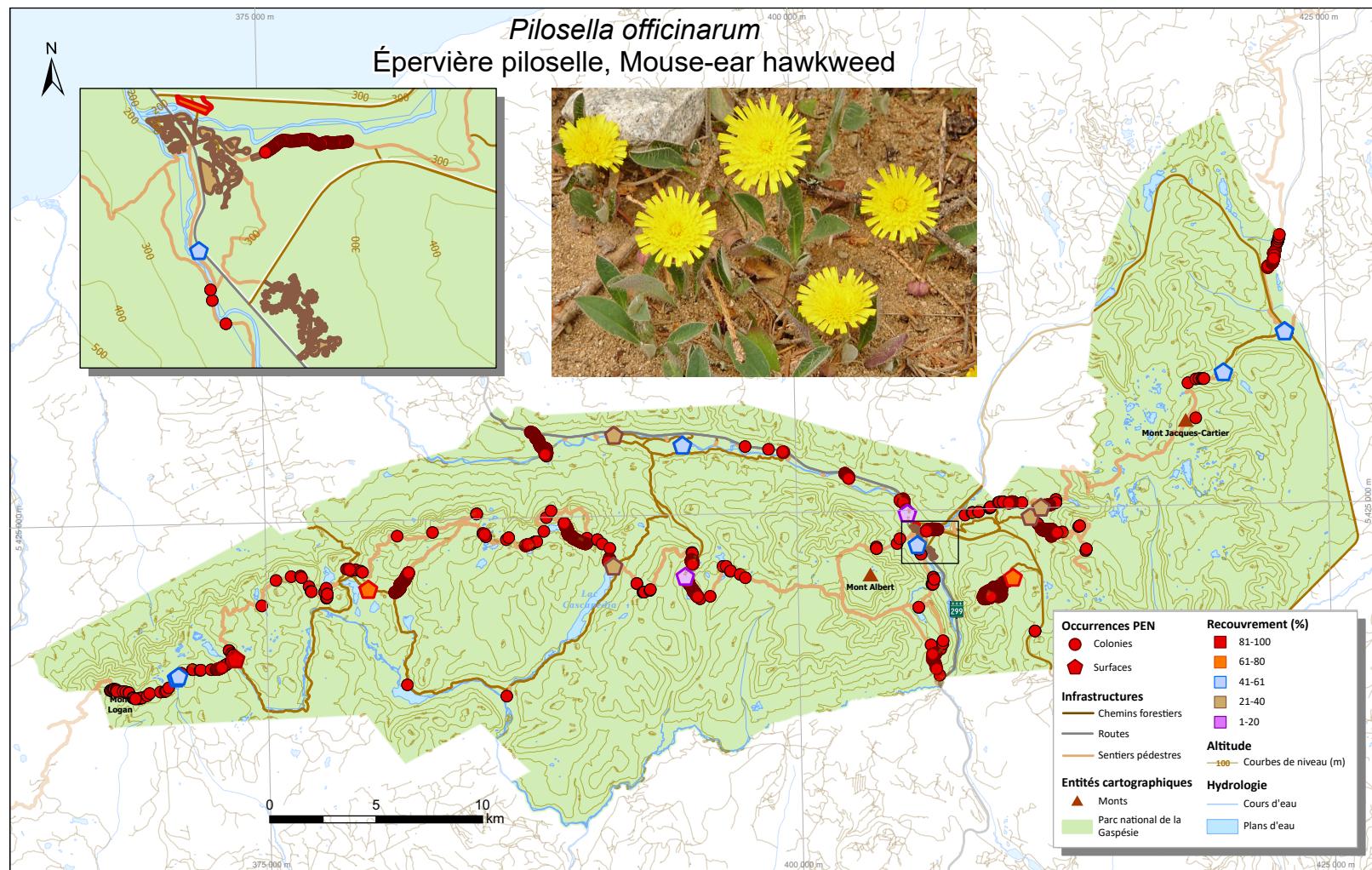


Figure S69. *Pilosella officinarum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

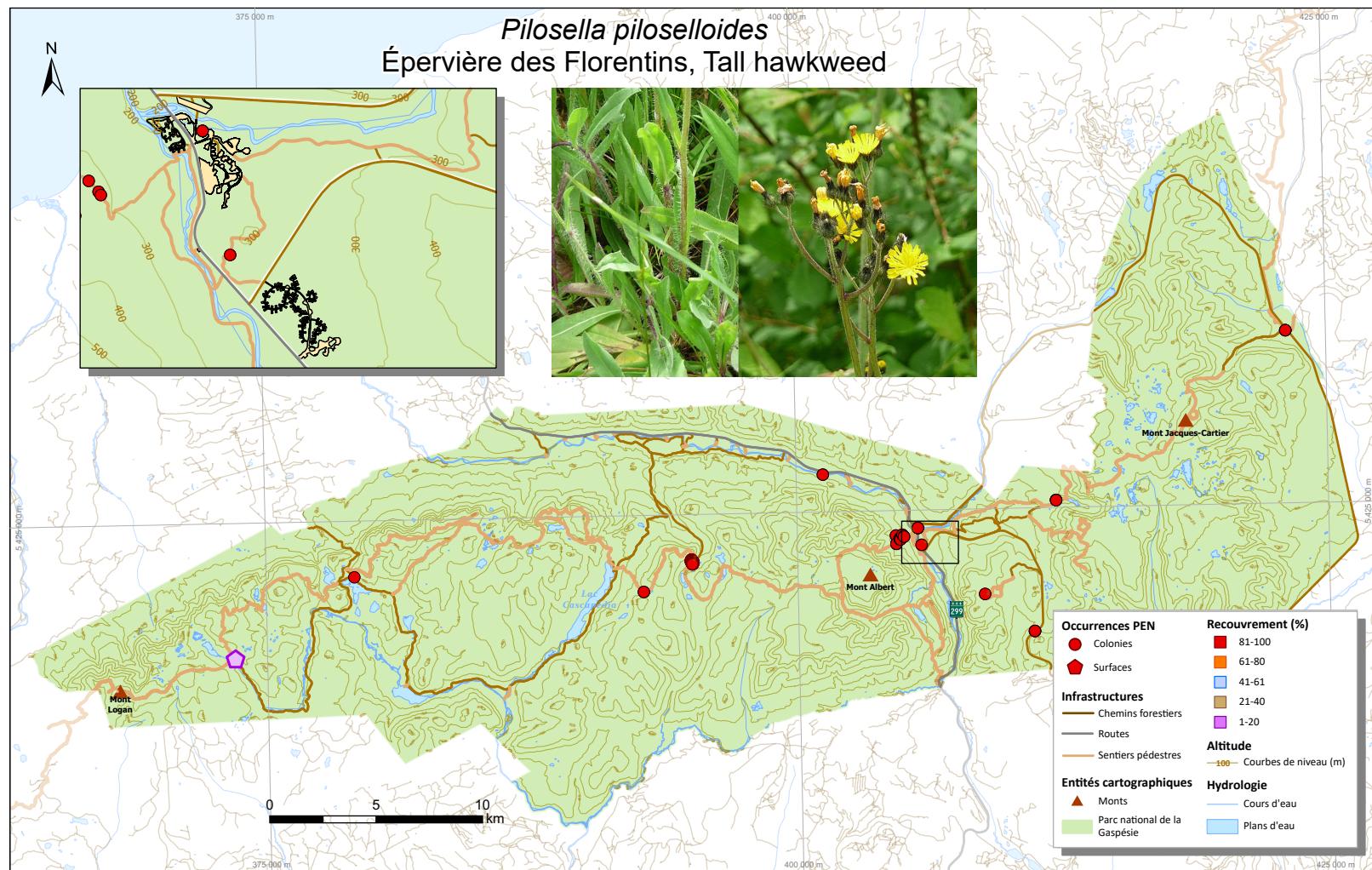


Figure S70. *Pilosella piloselloides* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

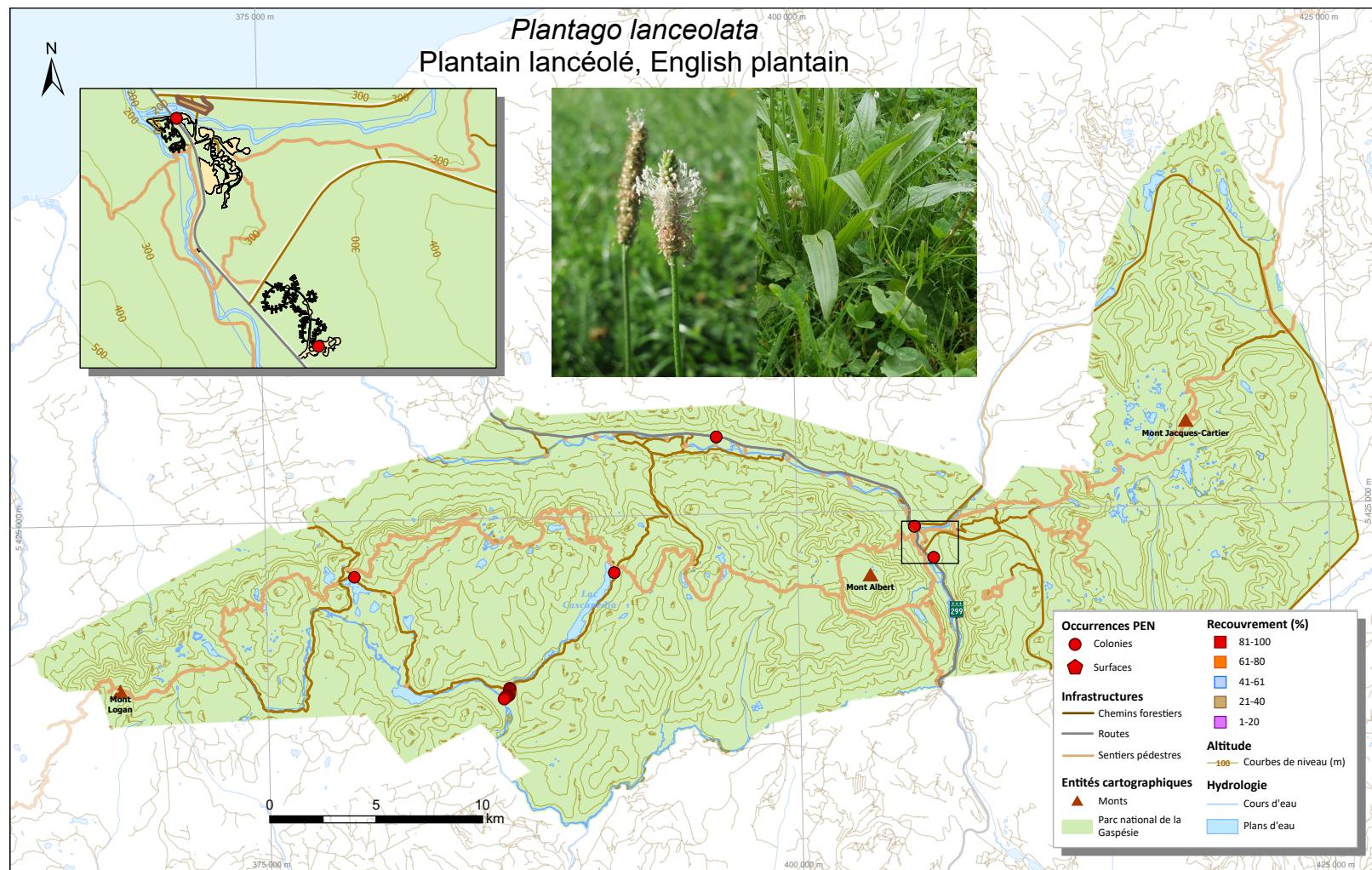


Figure S71. *Plantago lanceolata* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

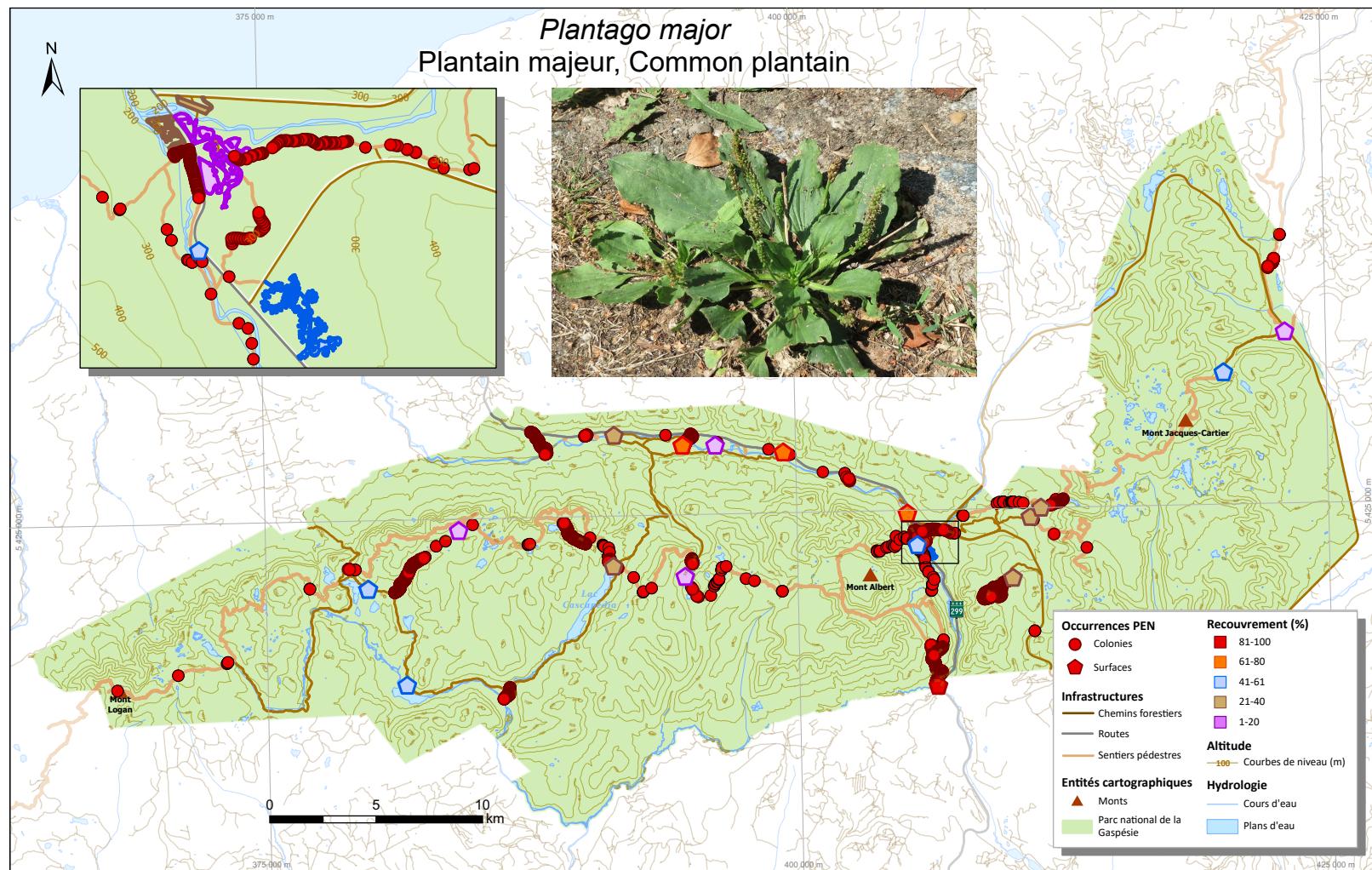


Figure S72. *Plantago major* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

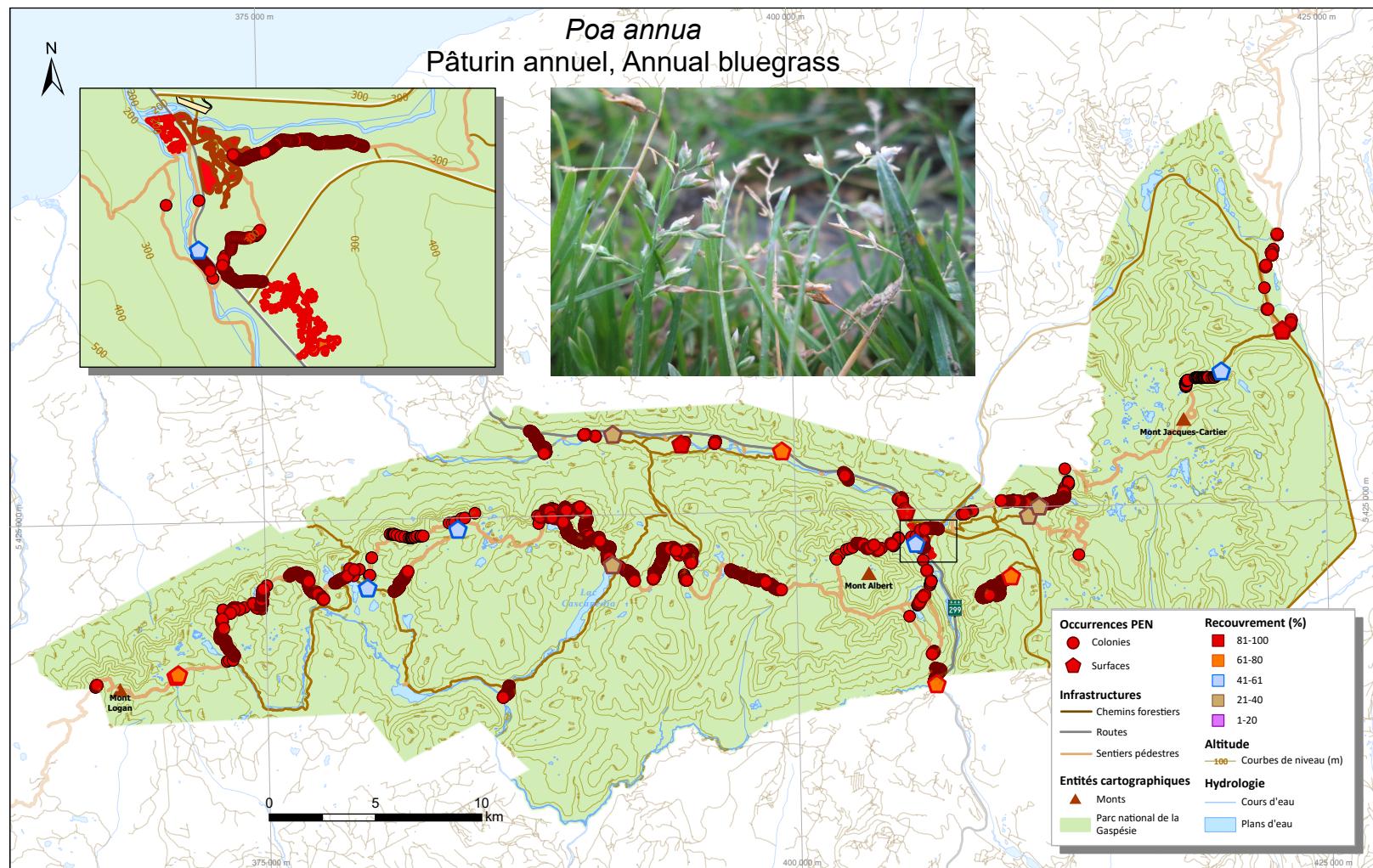


Figure S73. *Poa annua* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

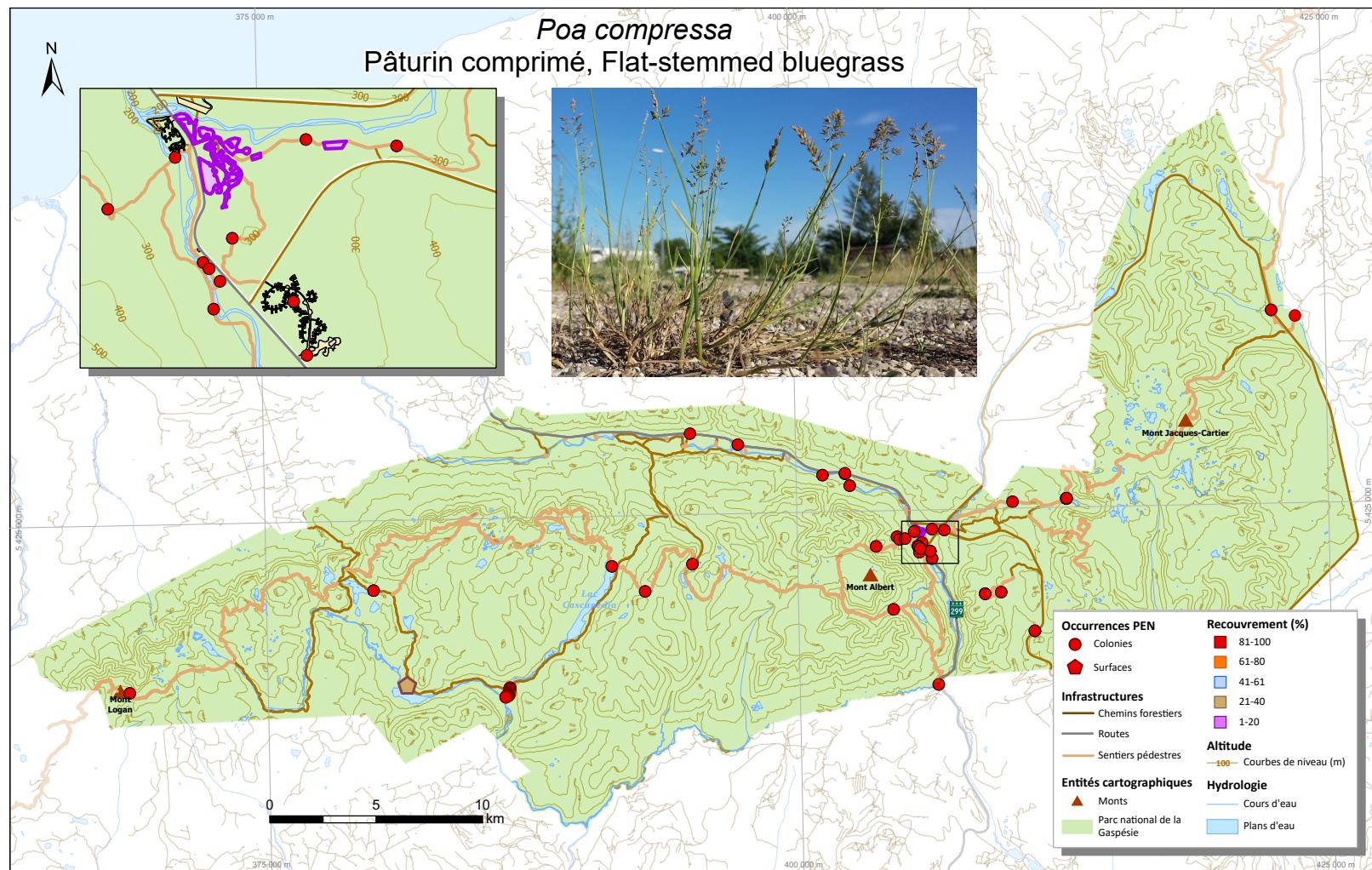


Figure S74. *Poa compressa* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

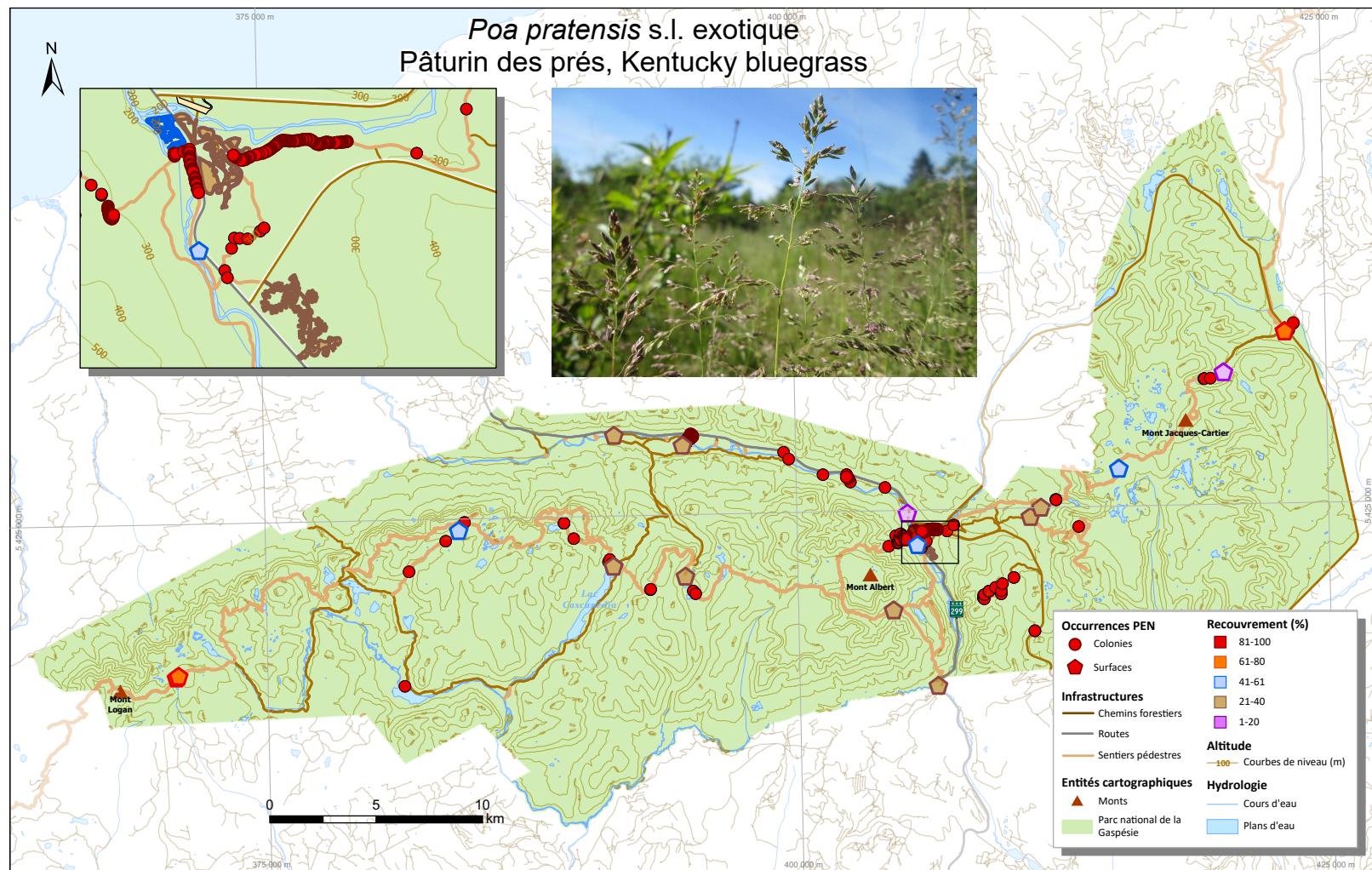


Figure S75. *Poa pratensis* s.l. exotique : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

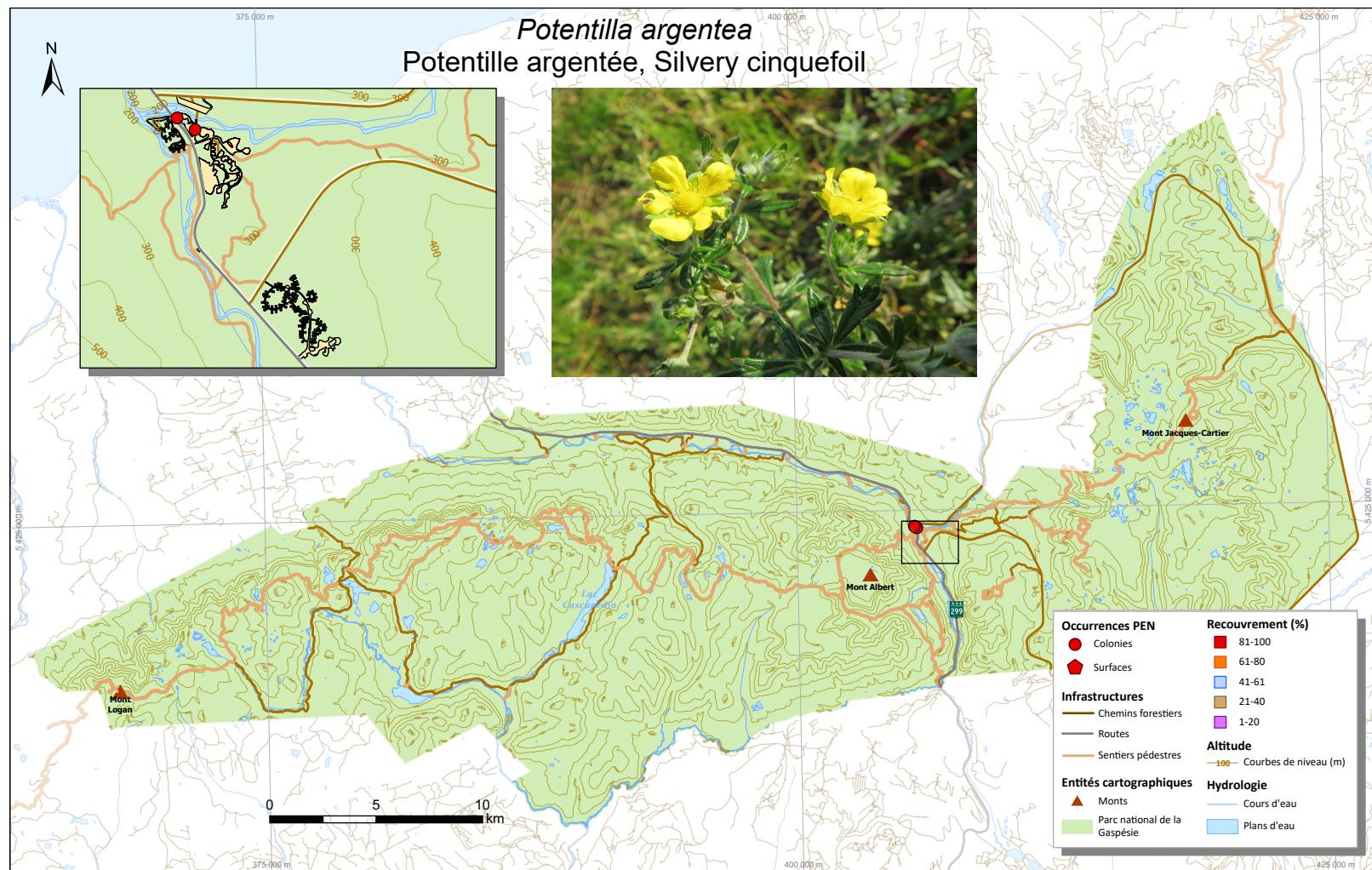


Figure S76. *Potentilla argentea* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

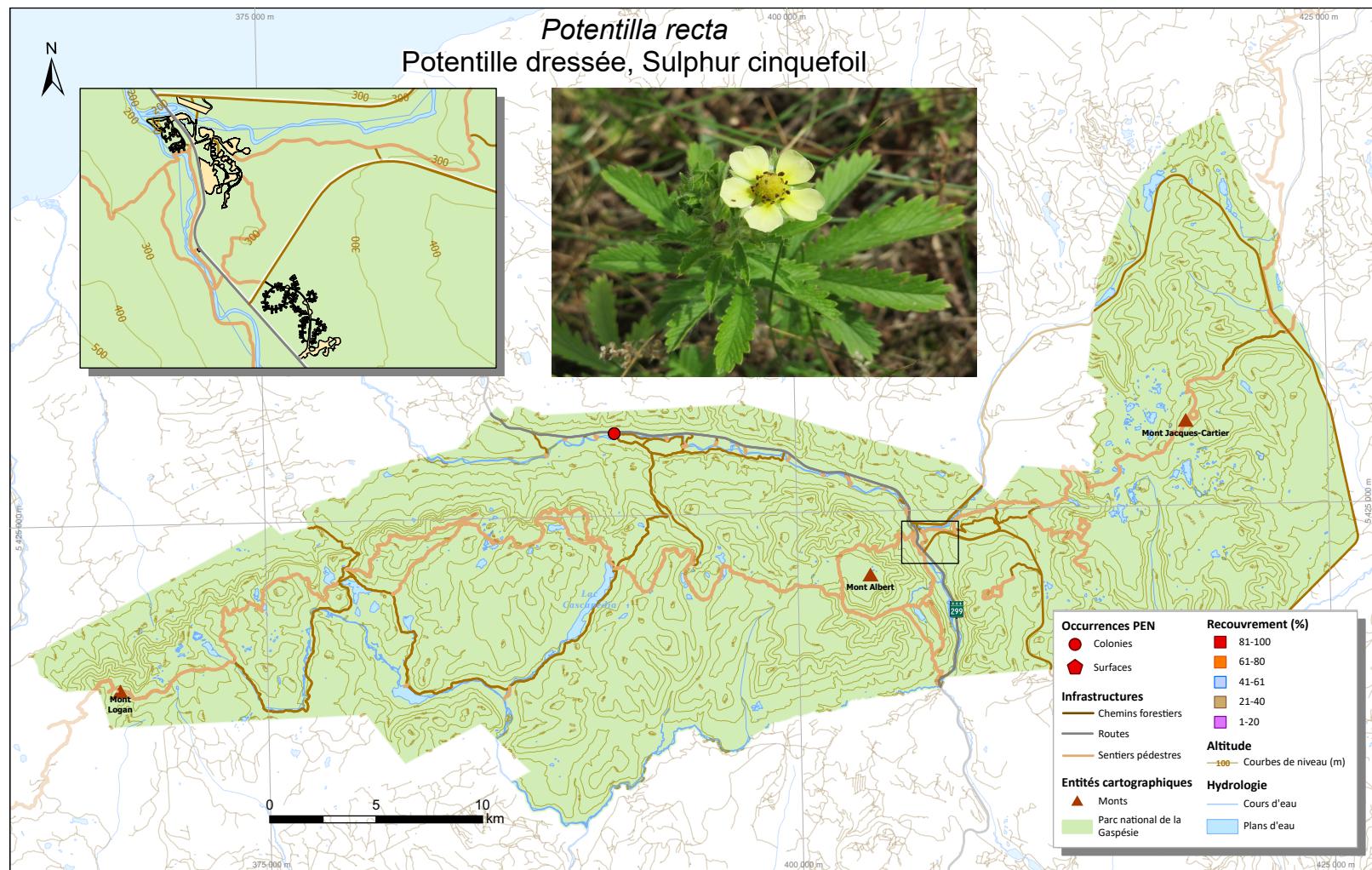


Figure S77. *Potentilla recta* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

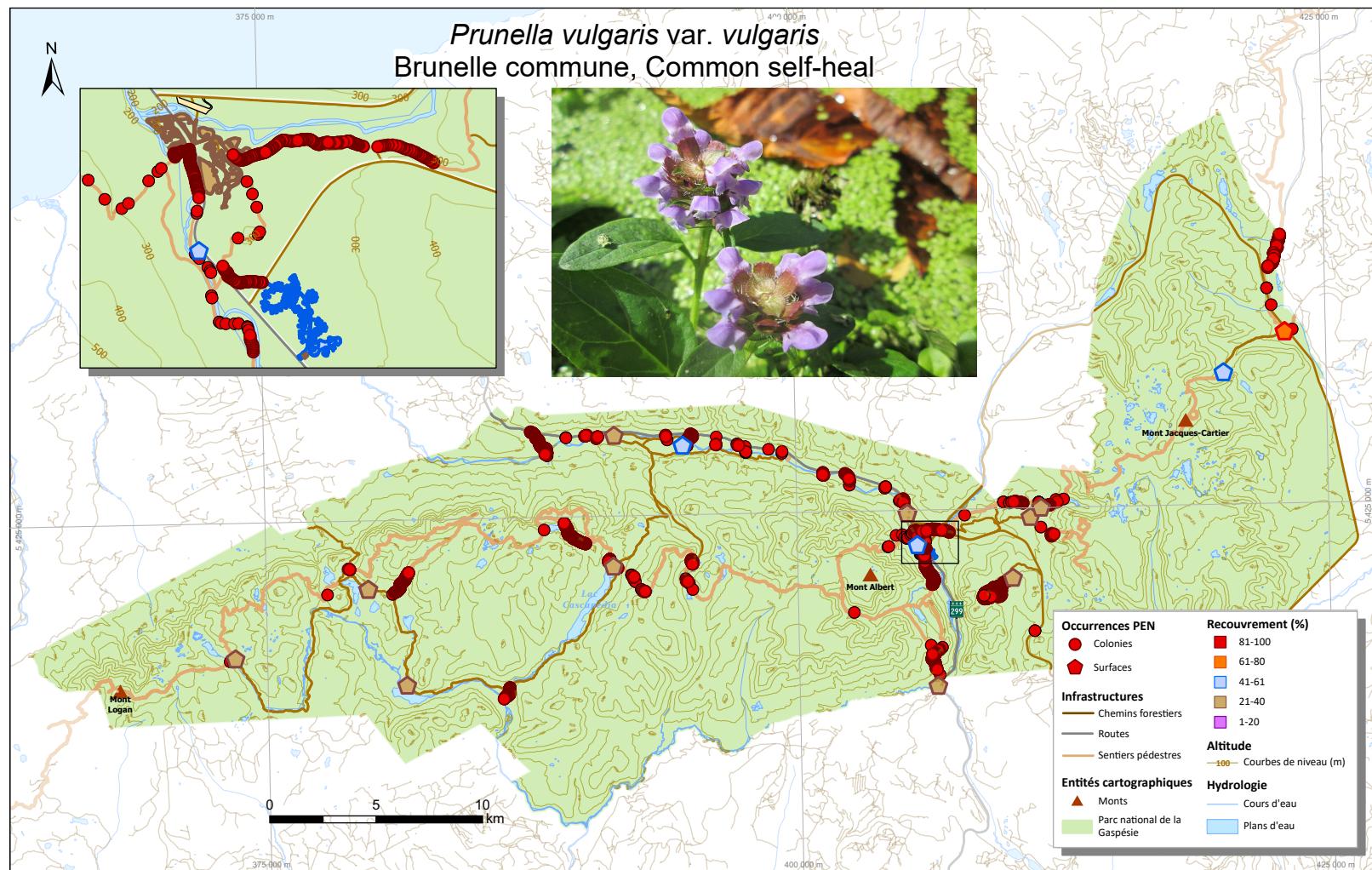


Figure S78. *Prunella vulgaris* var. *vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

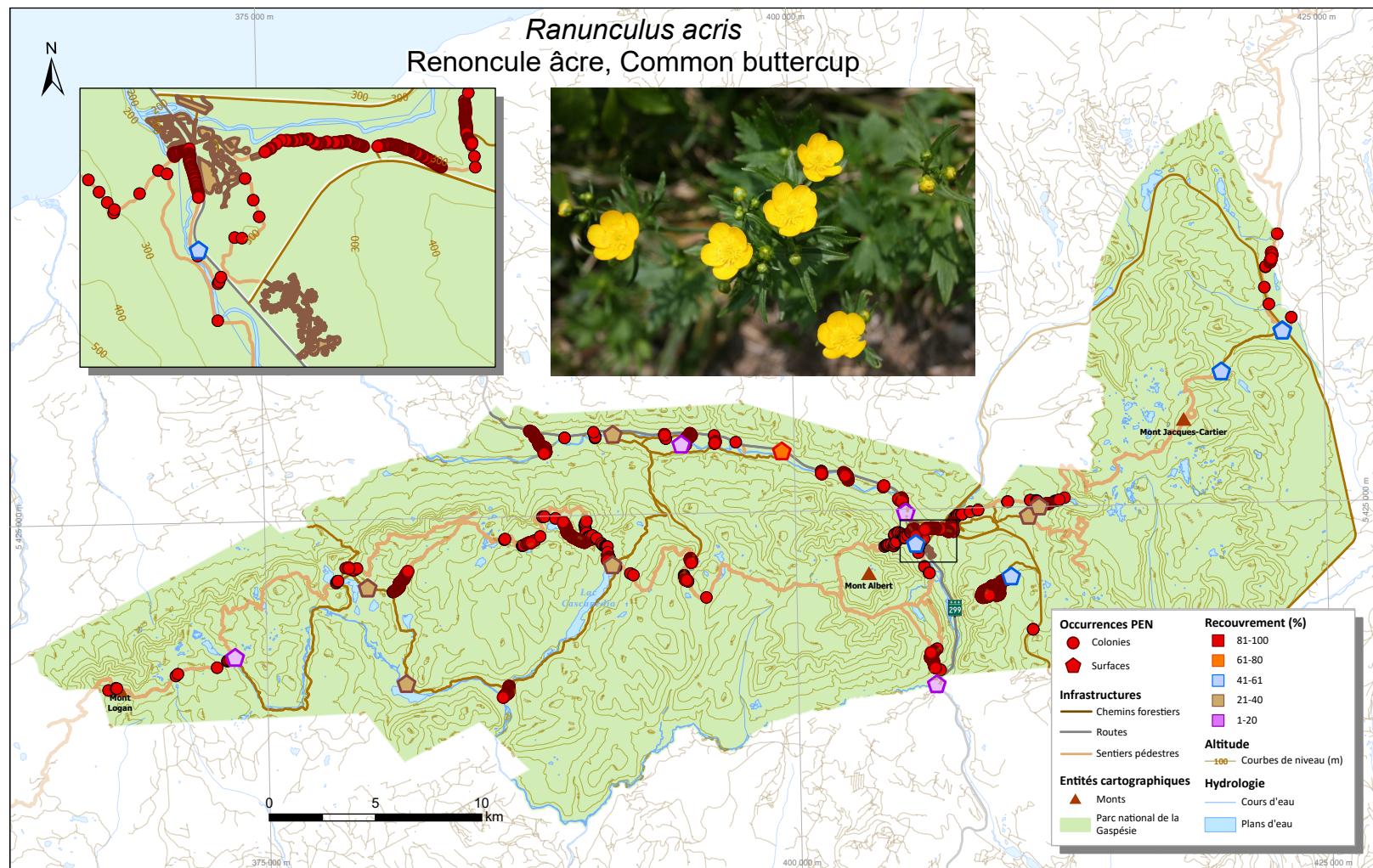


Figure S79. *Ranunculus acris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

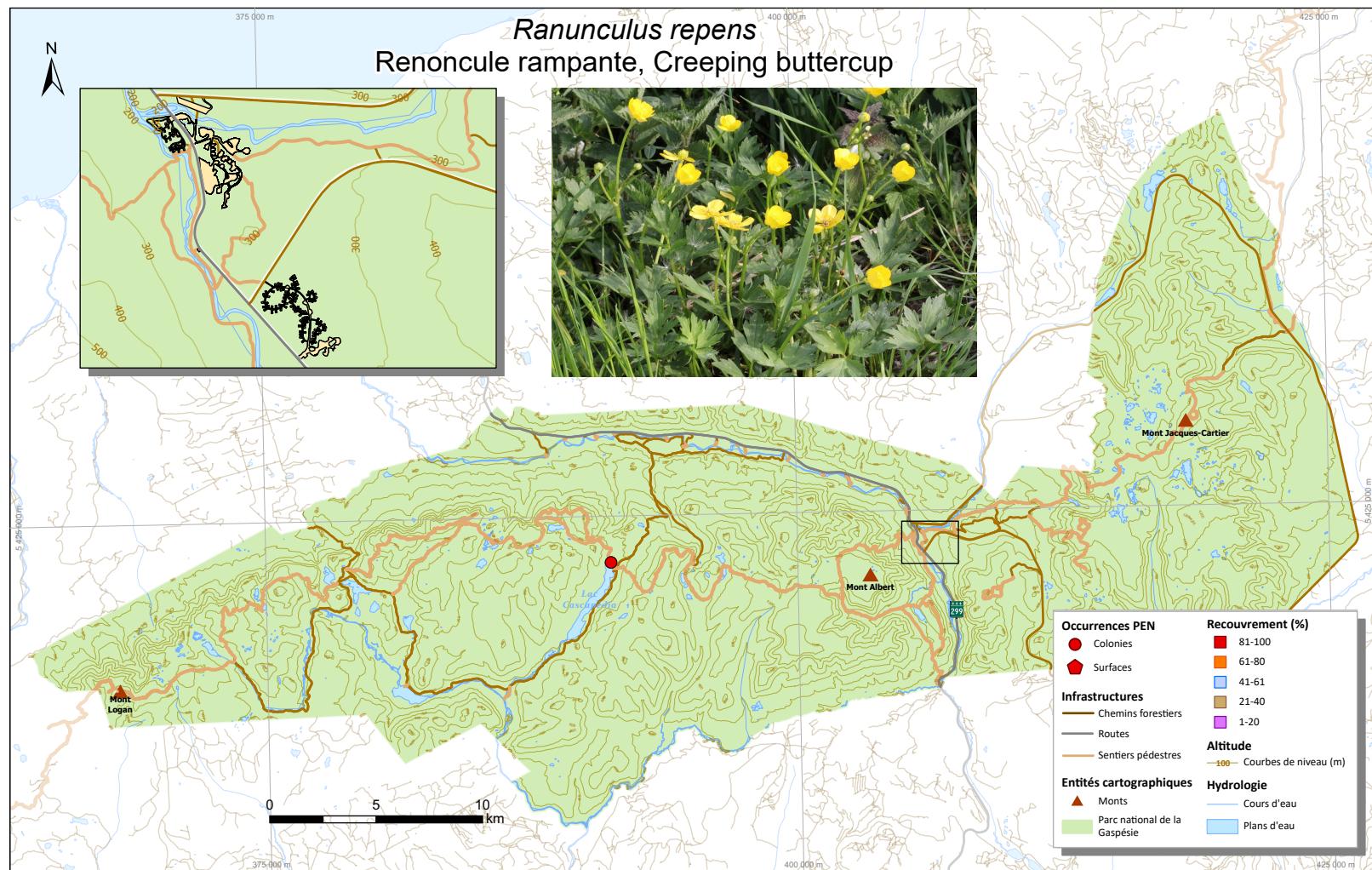


Figure S80. *Ranunculus repens* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

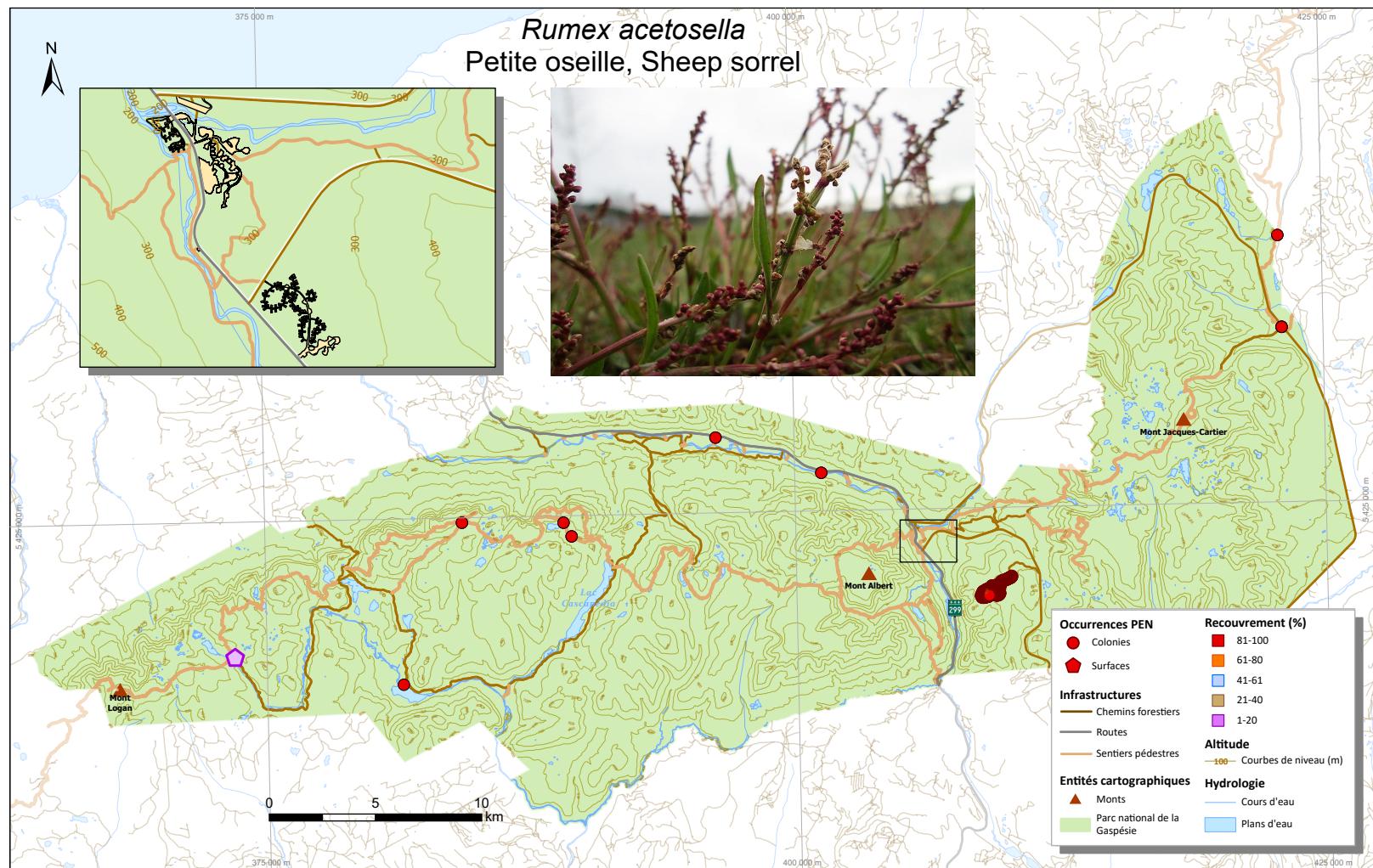


Figure S81. *Rumex acetosella*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

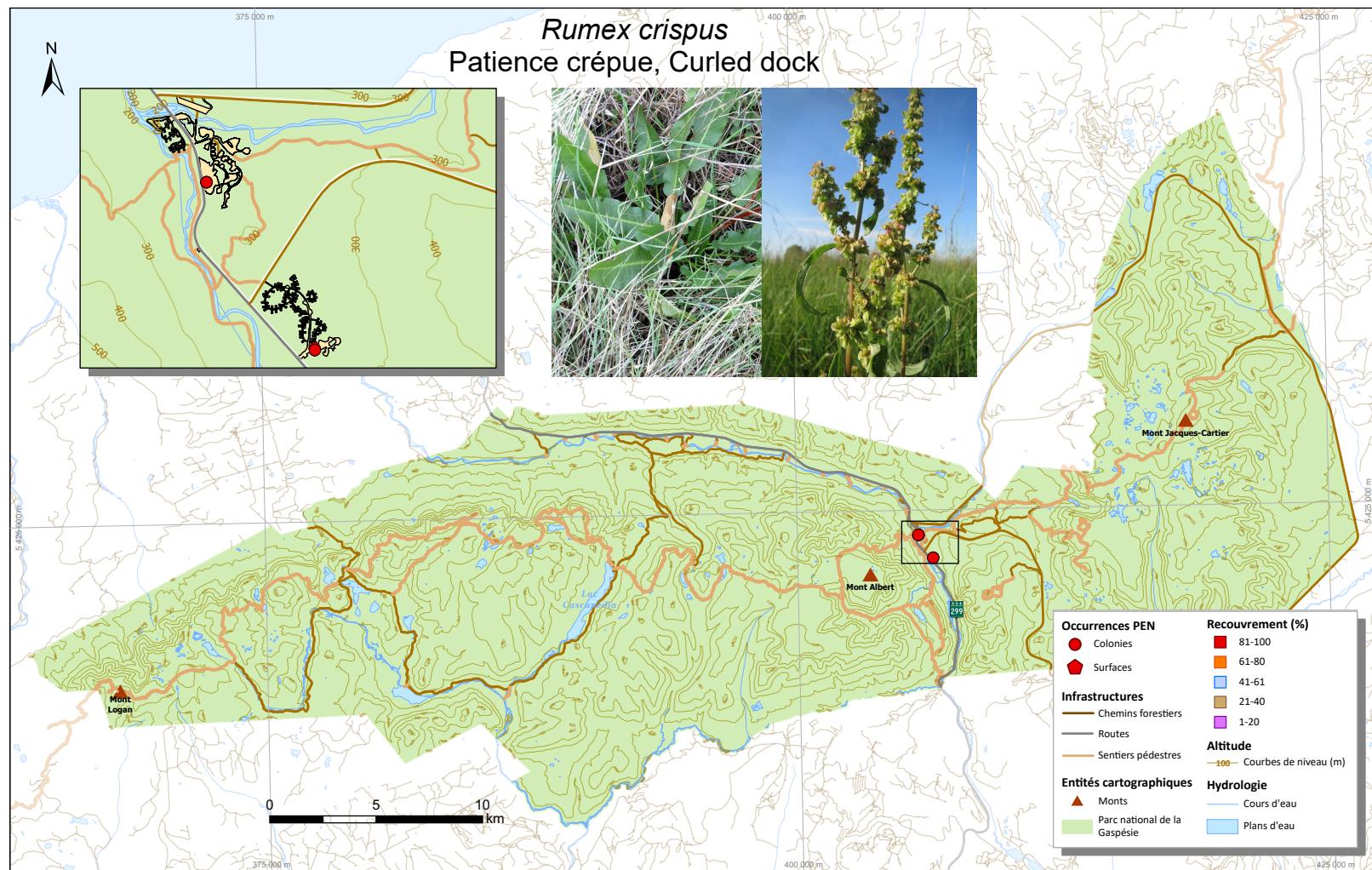


Figure S82. *Rumex crispus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

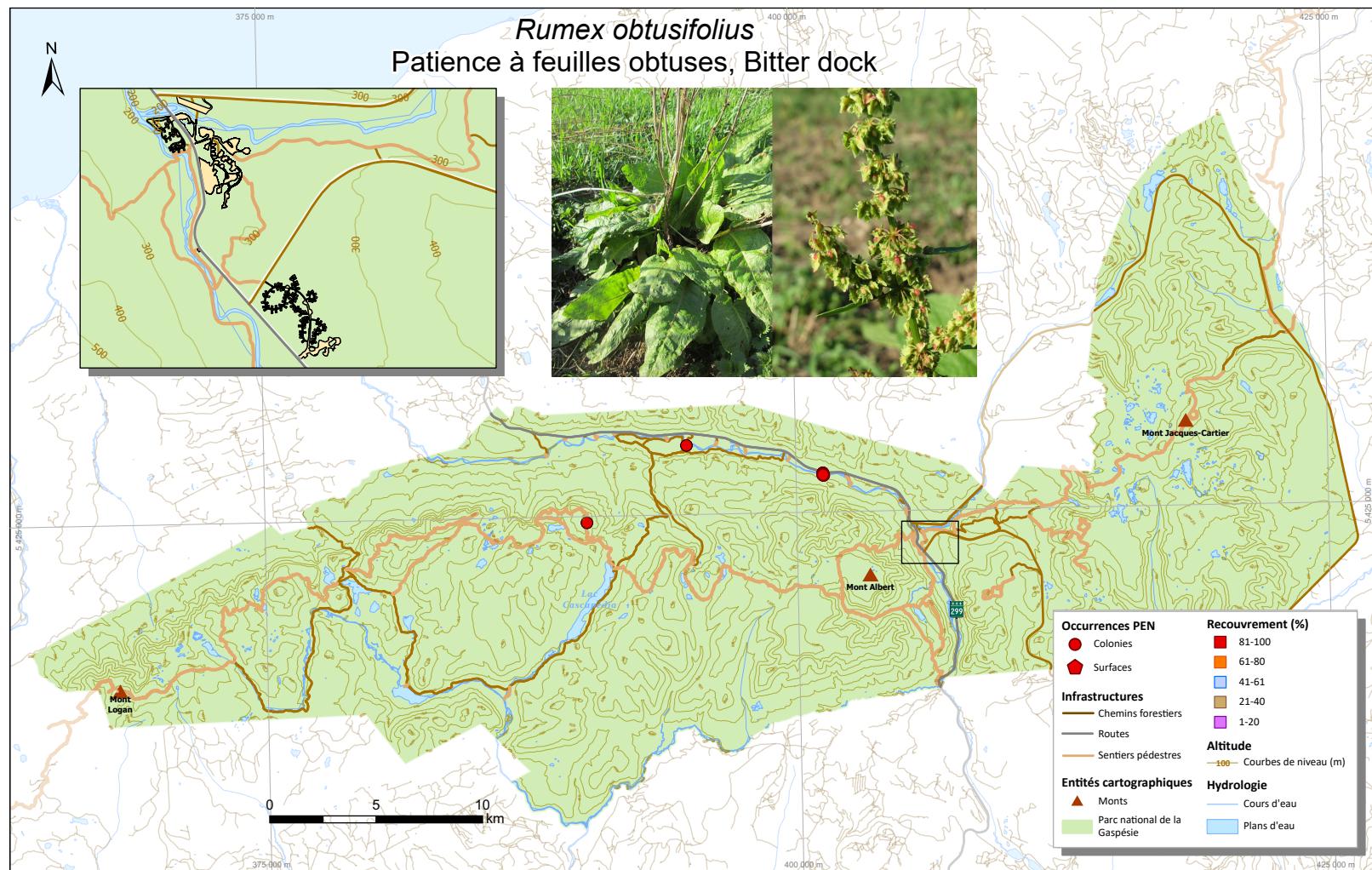


Figure S83. *Rumex obtusifolius* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

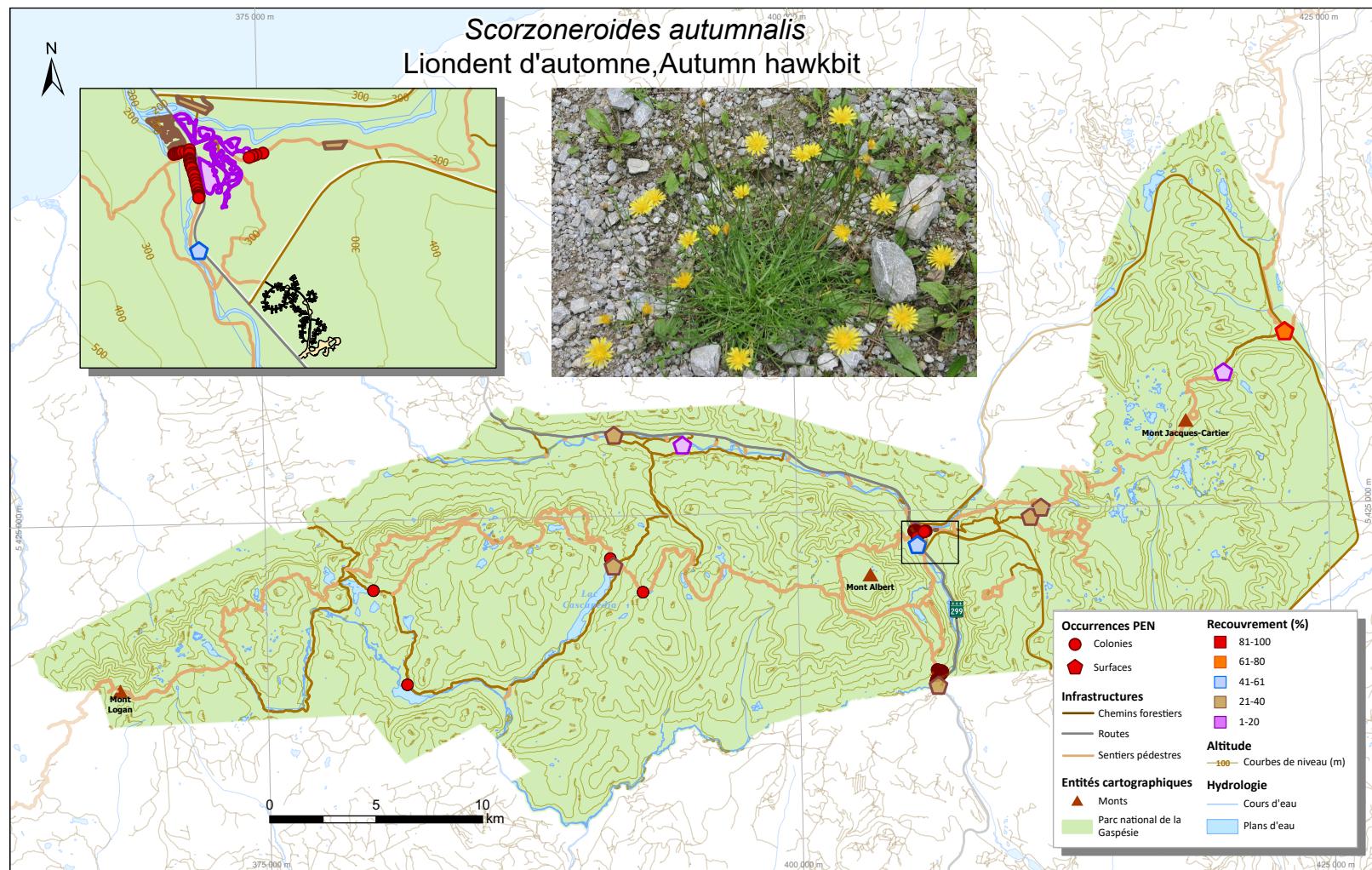


Figure S84. *Scorzoneroïdes autumnalis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

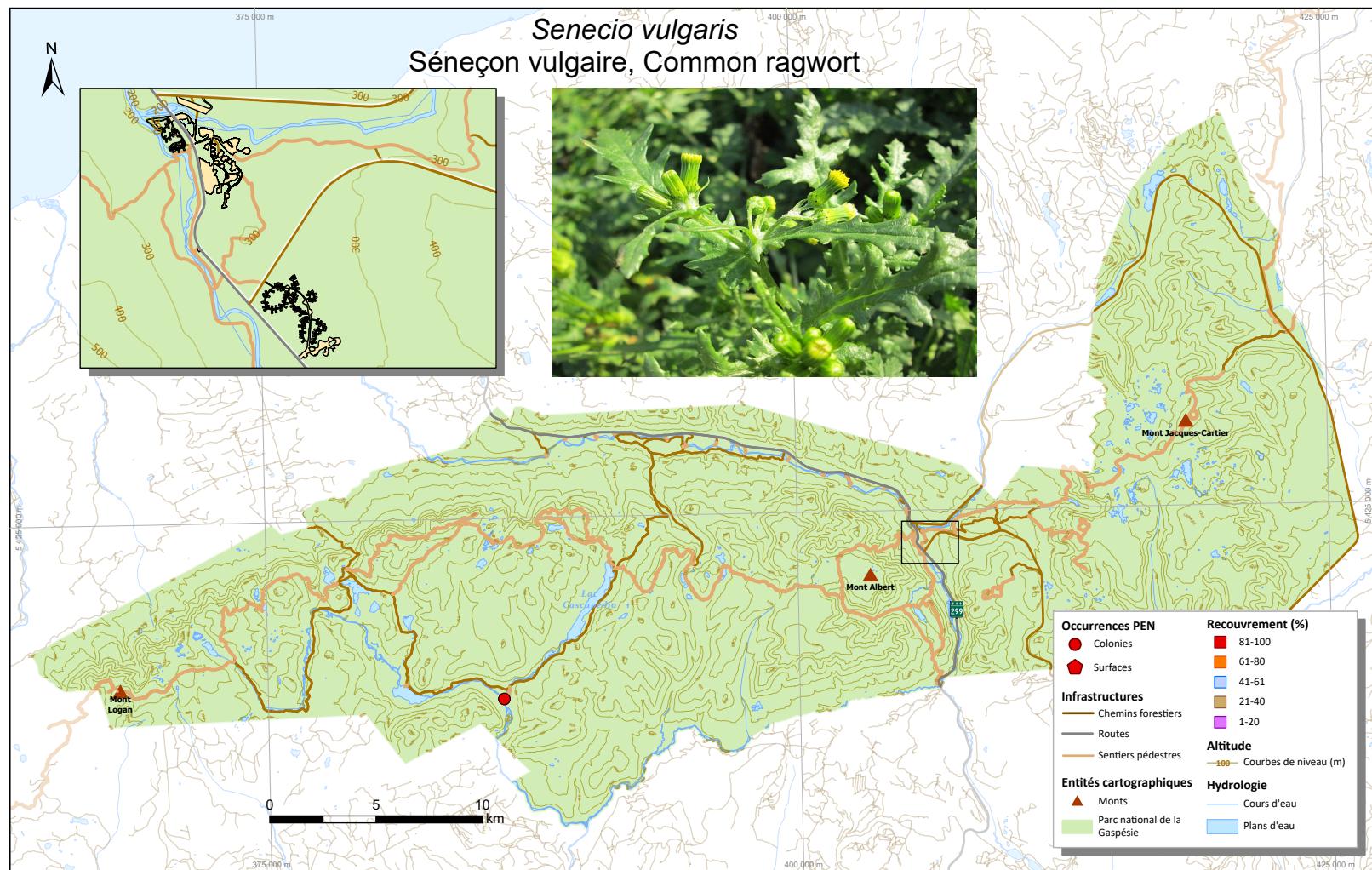


Figure S85. *Senecio vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

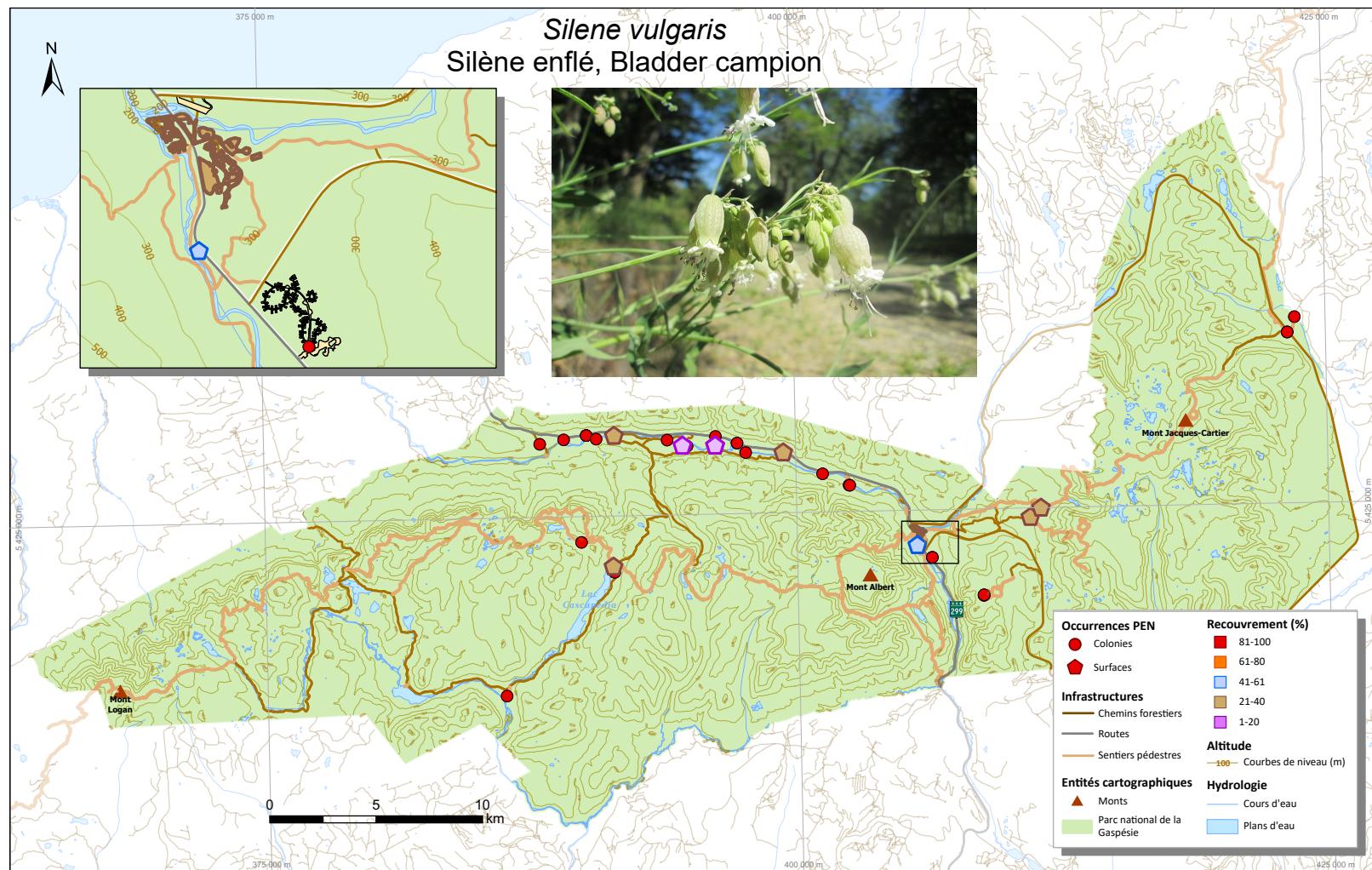


Figure S86. *Silene vulgaris* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

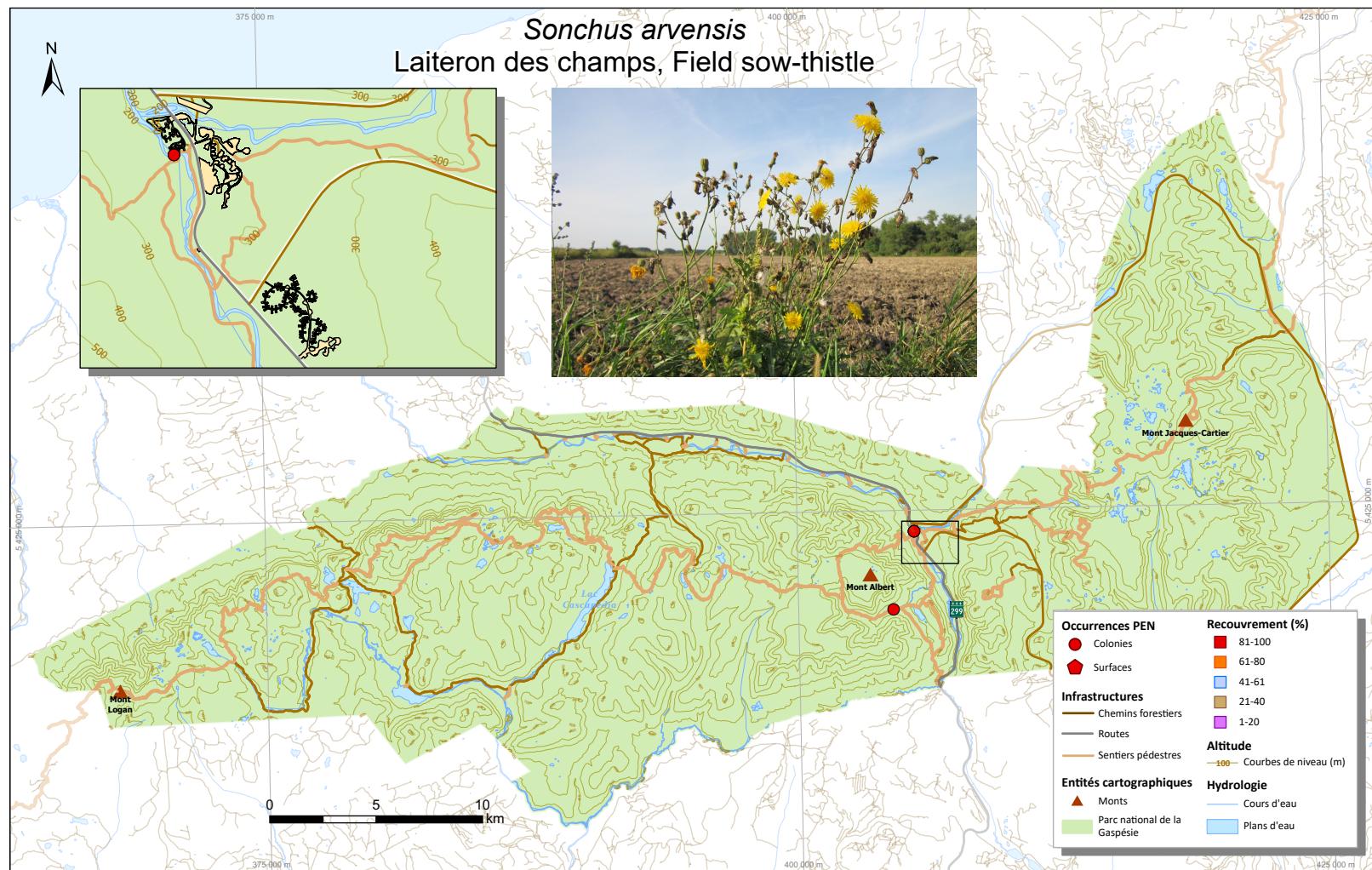


Figure S87. *Sonchus arvensis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

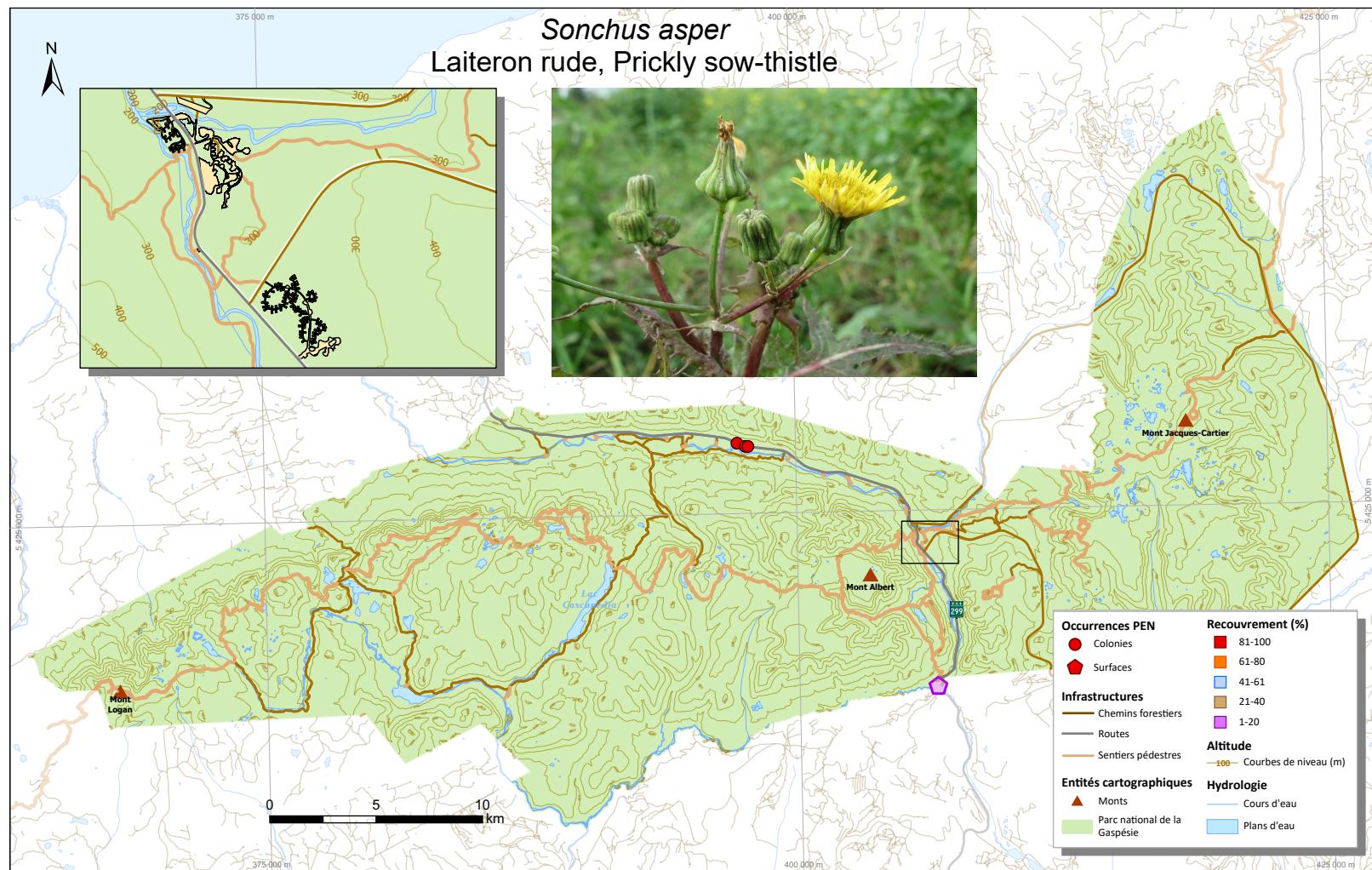


Figure S88. *Sonchus asper* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

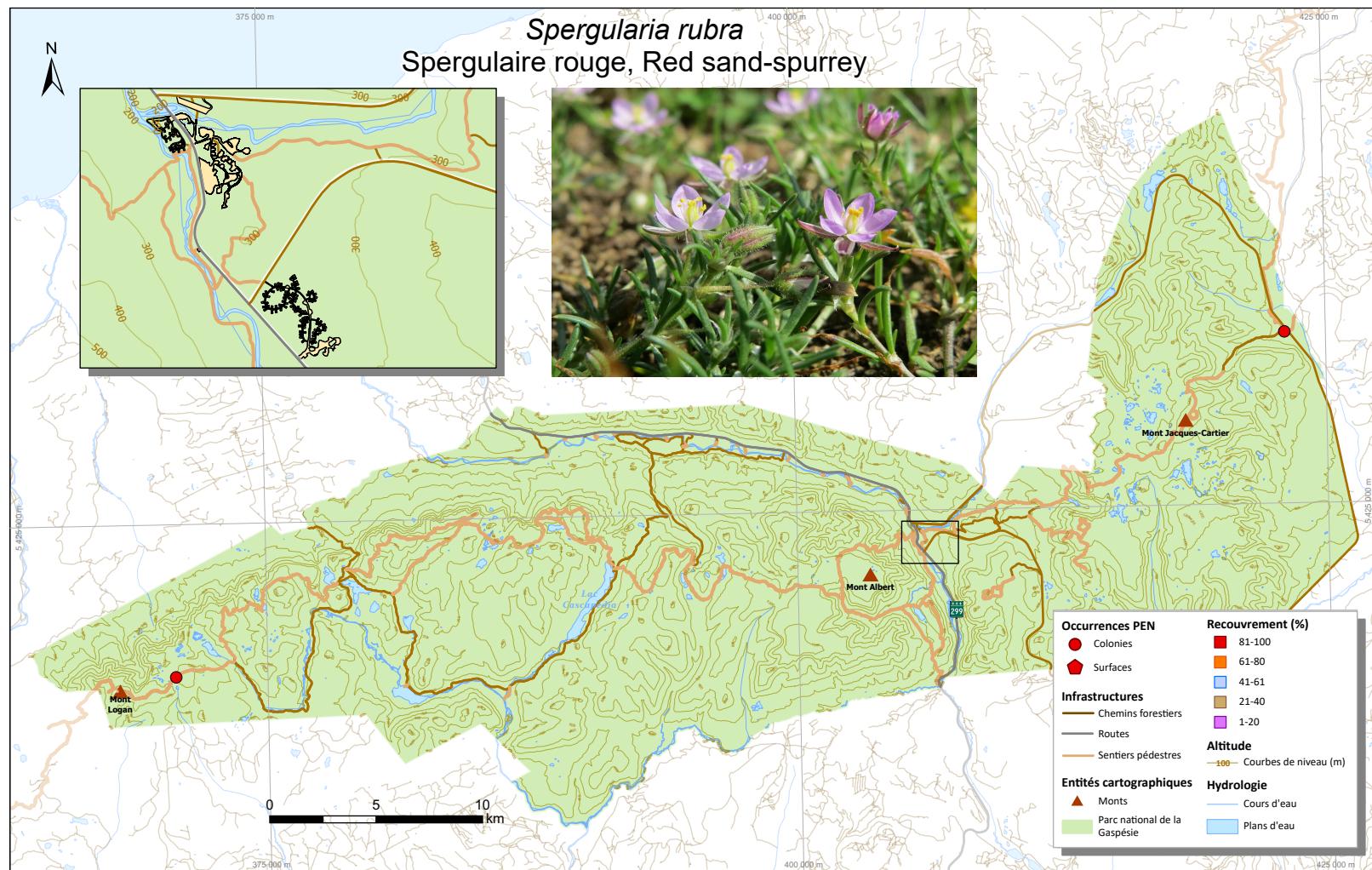


Figure S89. *Spergularia rubra* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

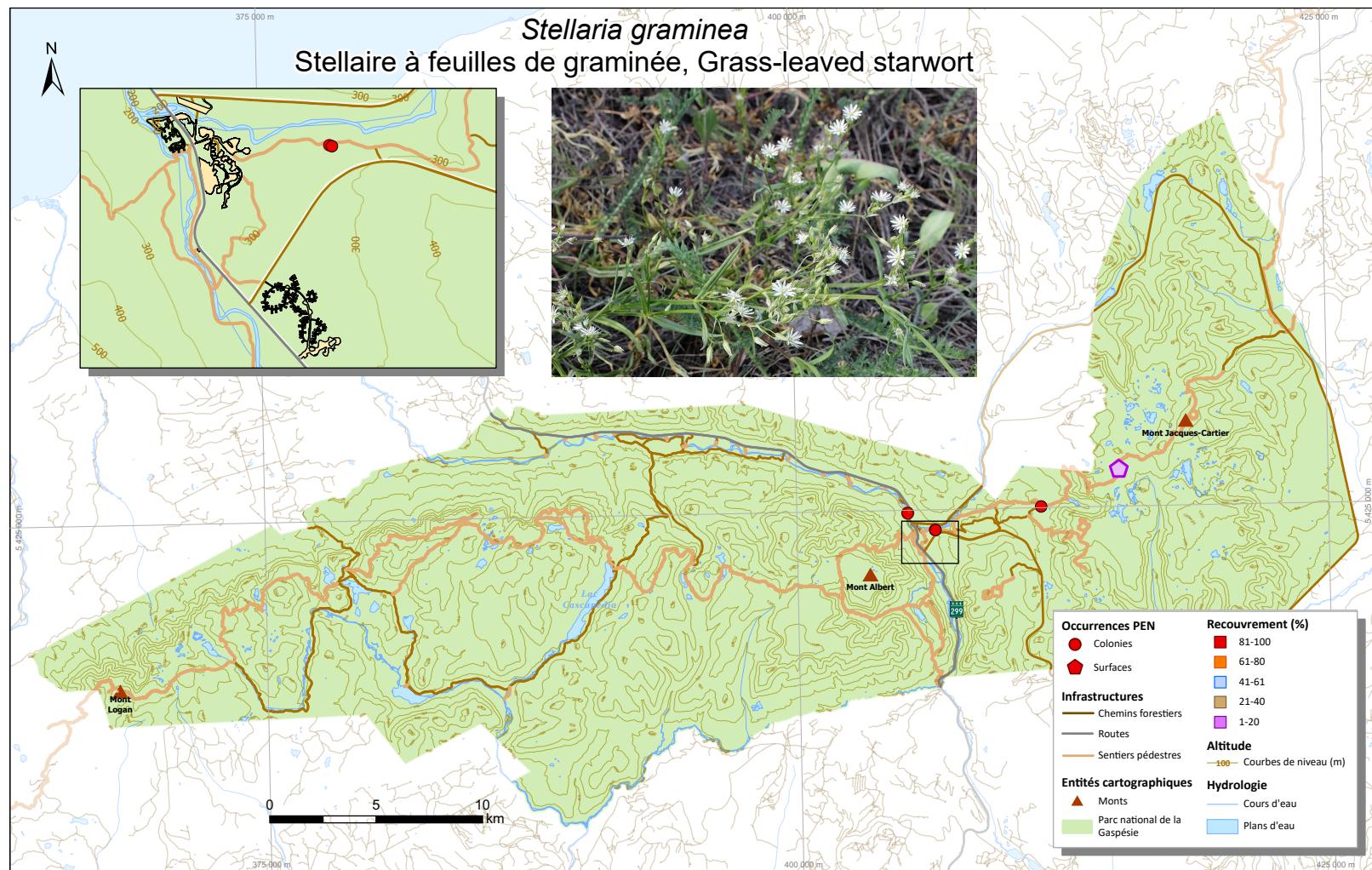


Figure S90. *Stellaria graminea* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

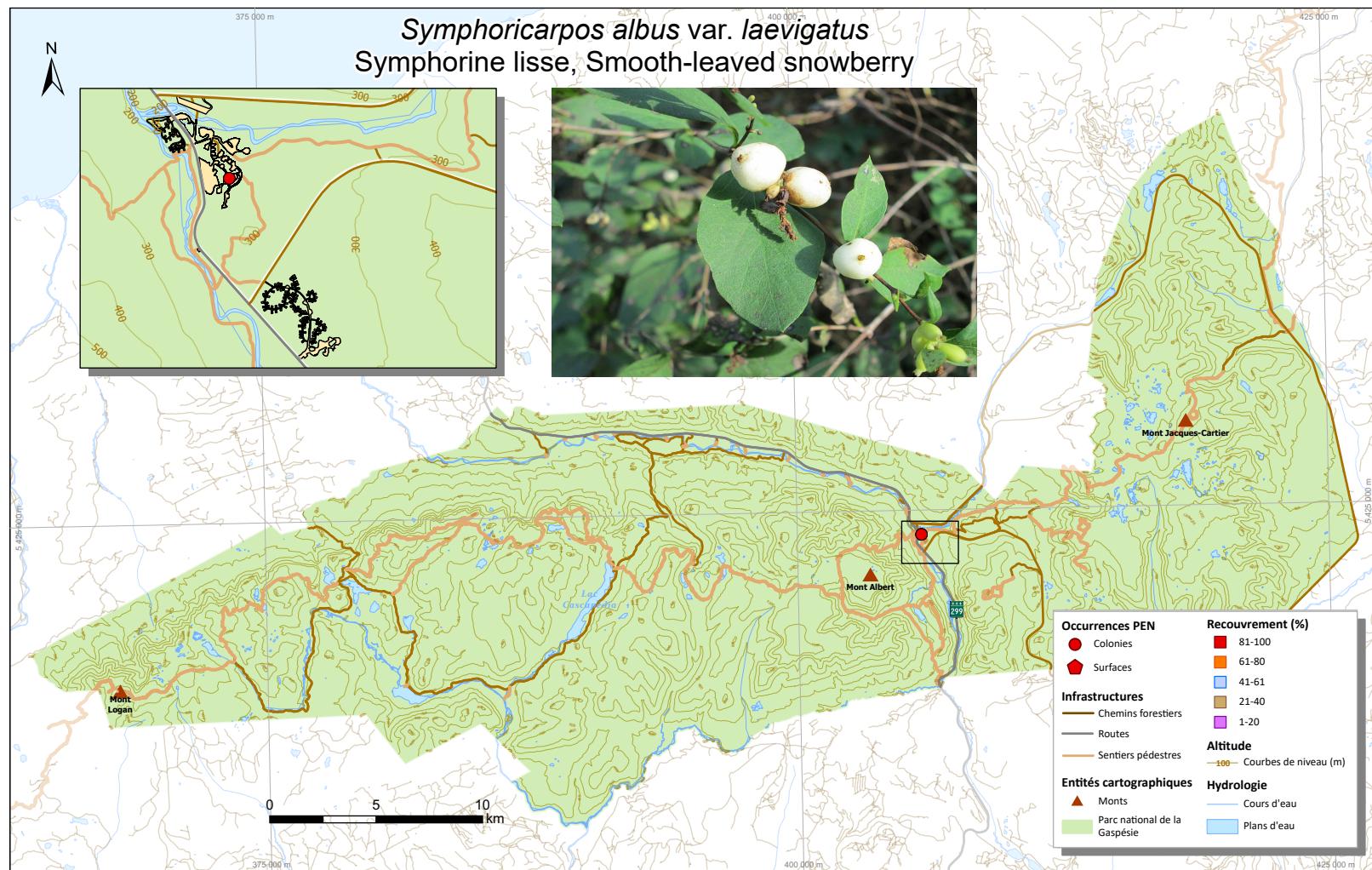


Figure S91. *Symphoricarpos albus* var. *laevigatus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

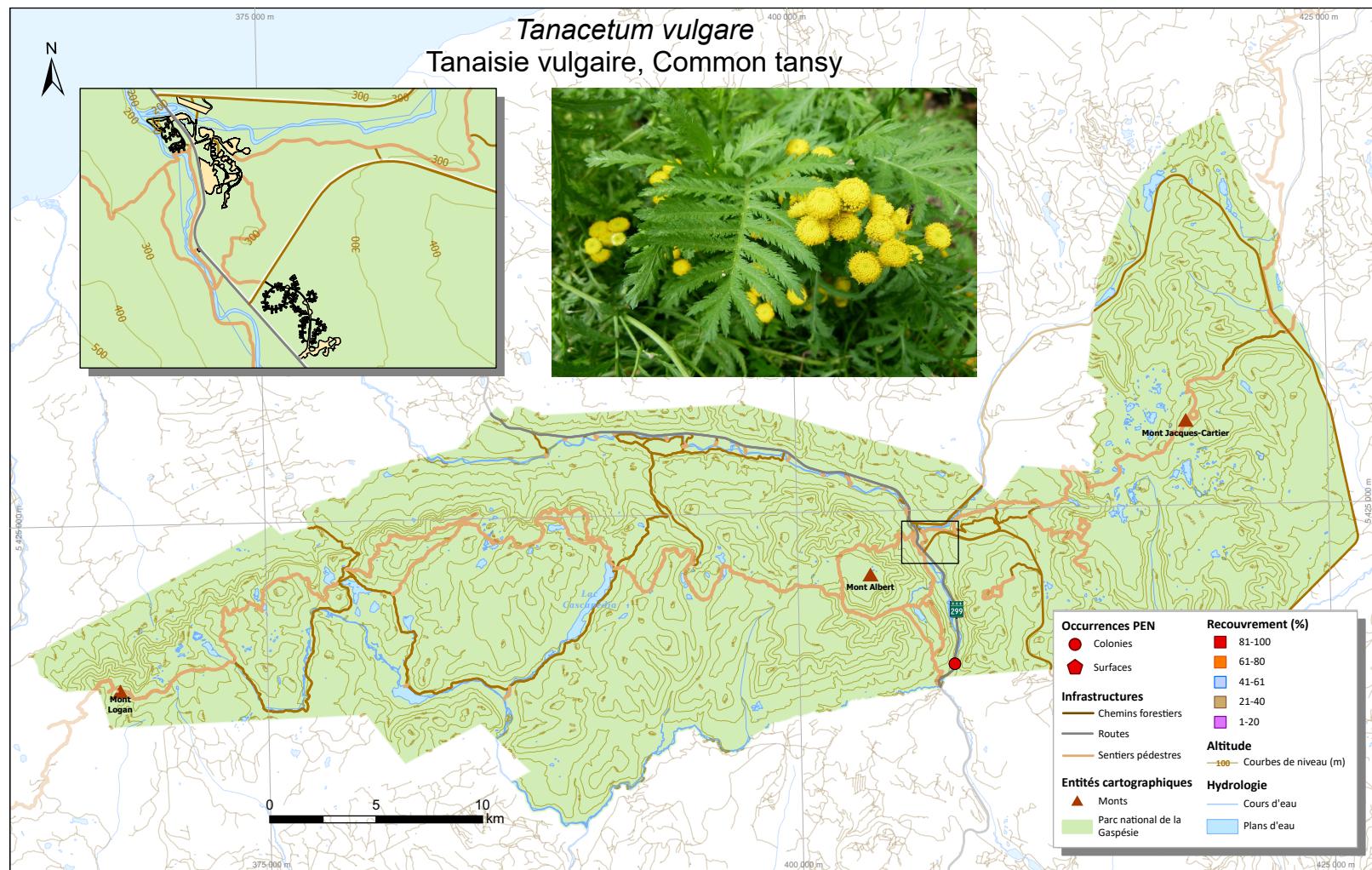


Figure S92. *Tanacetum vulgare* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

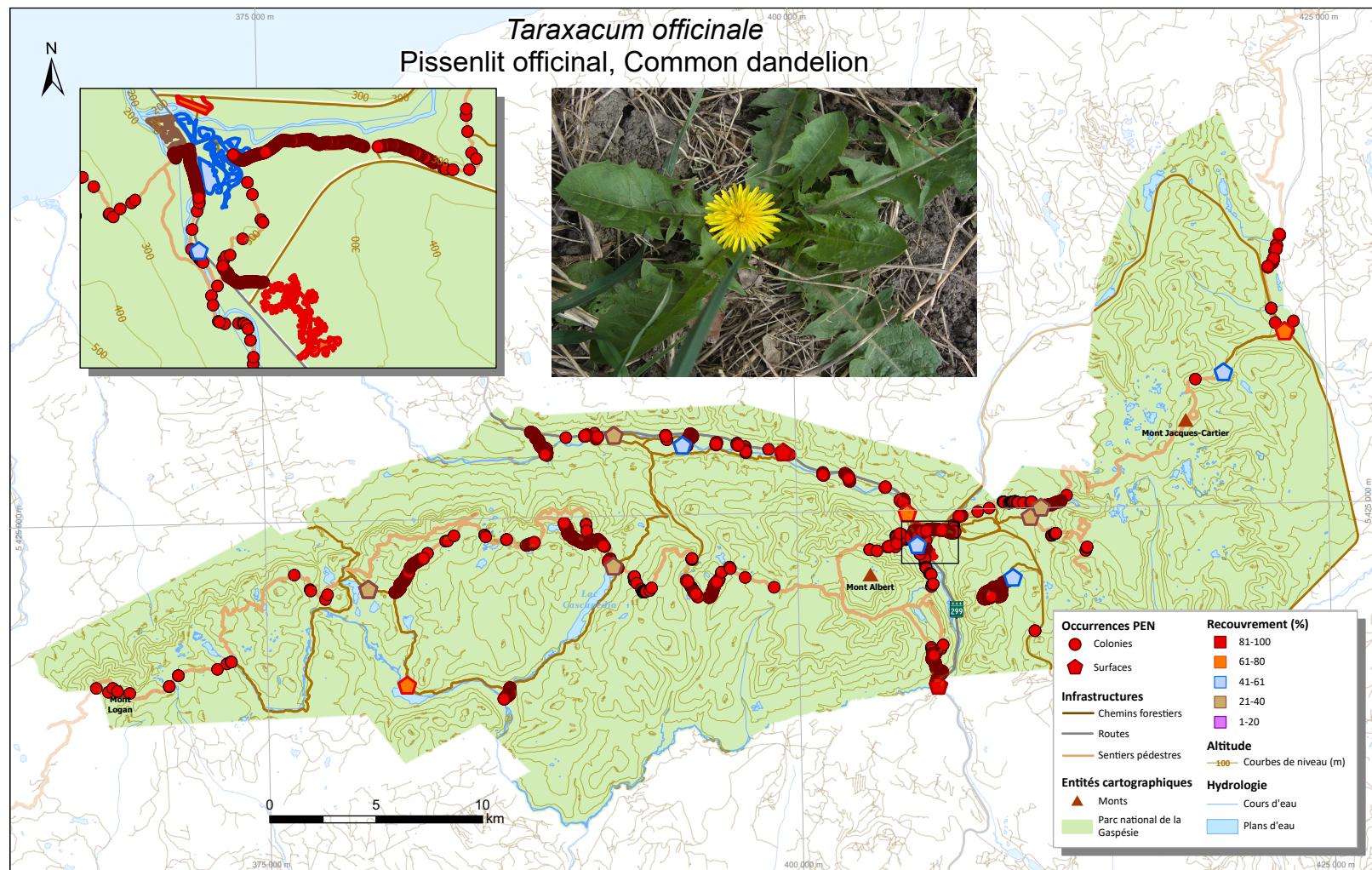


Figure S93. *Taraxacum officinale* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

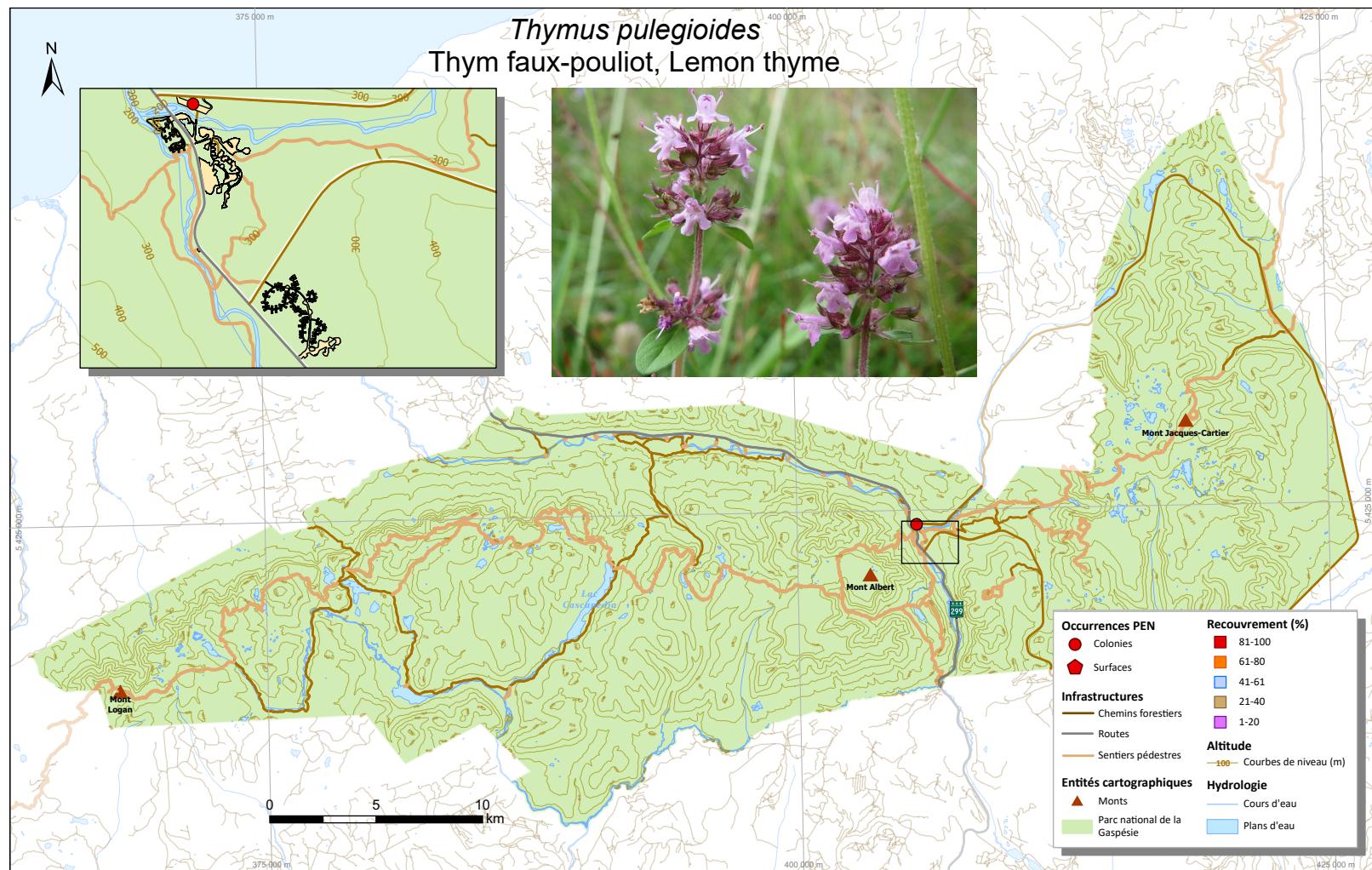


Figure S94. *Thymus pulegioides* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

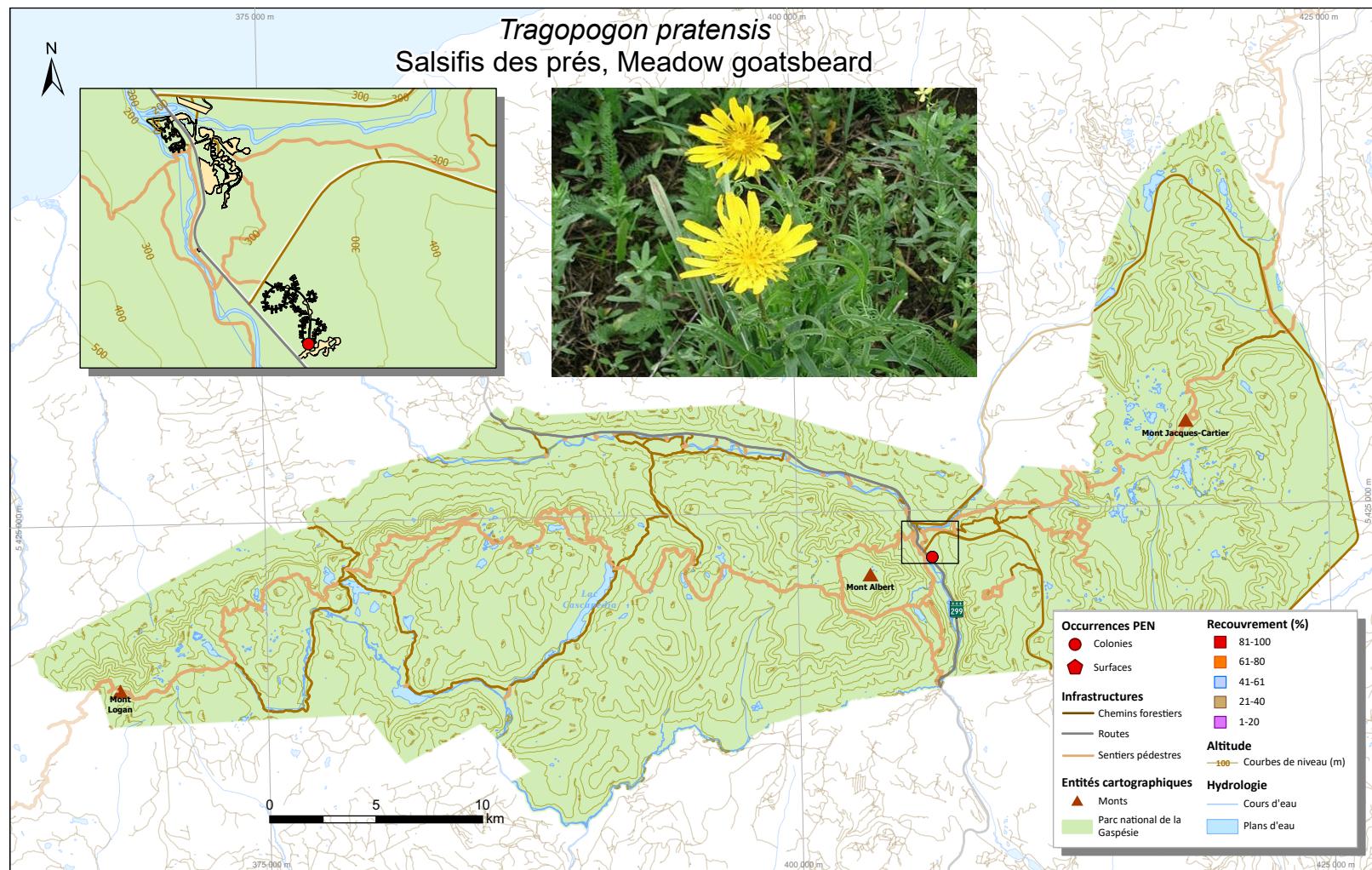


Figure S95. *Tragopogon pratensis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

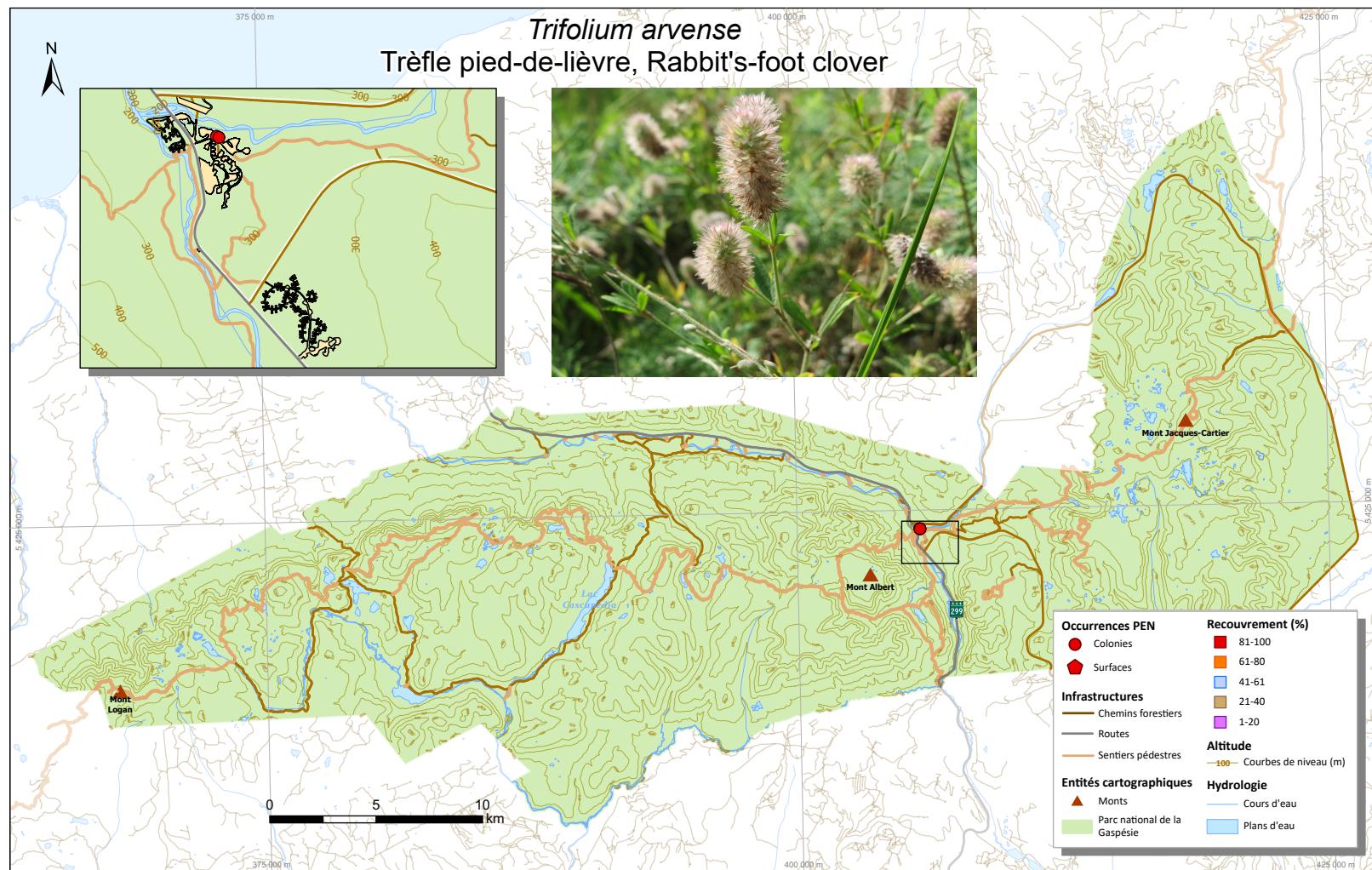


Figure S96. *Trifolium arvense*: carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

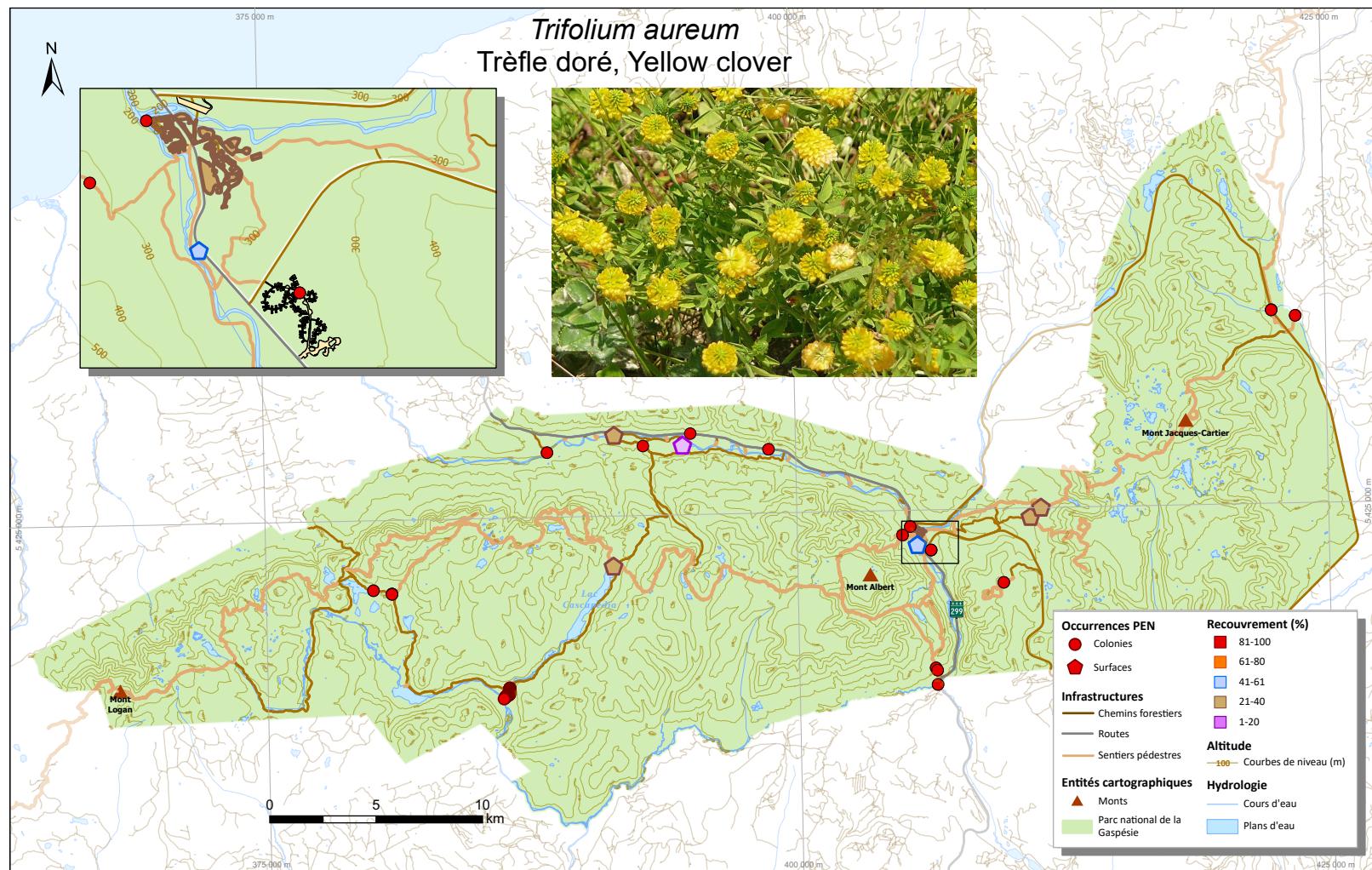


Figure S97. *Trifolium aureum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

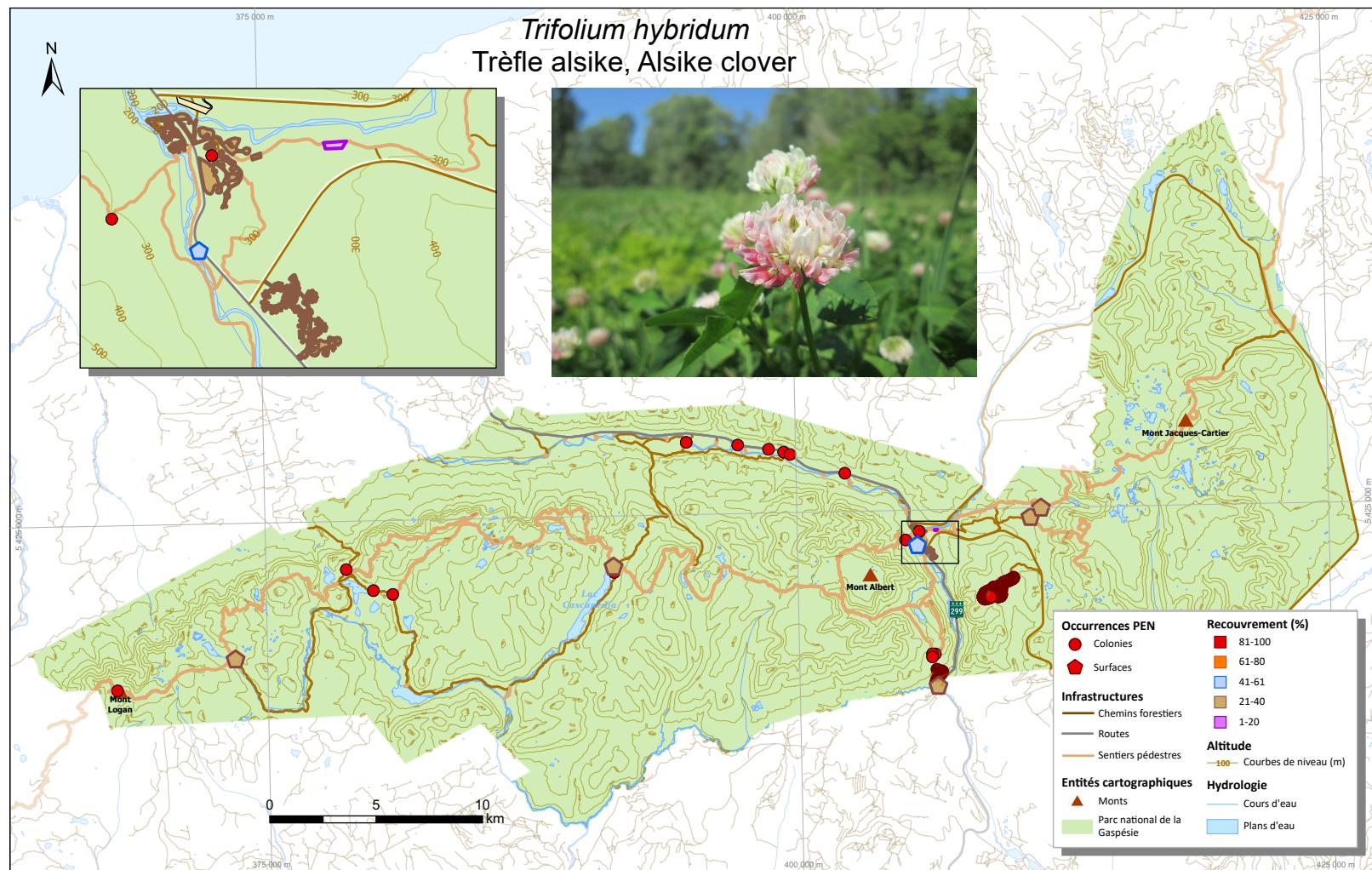


Figure S98. *Trifolium hybridum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

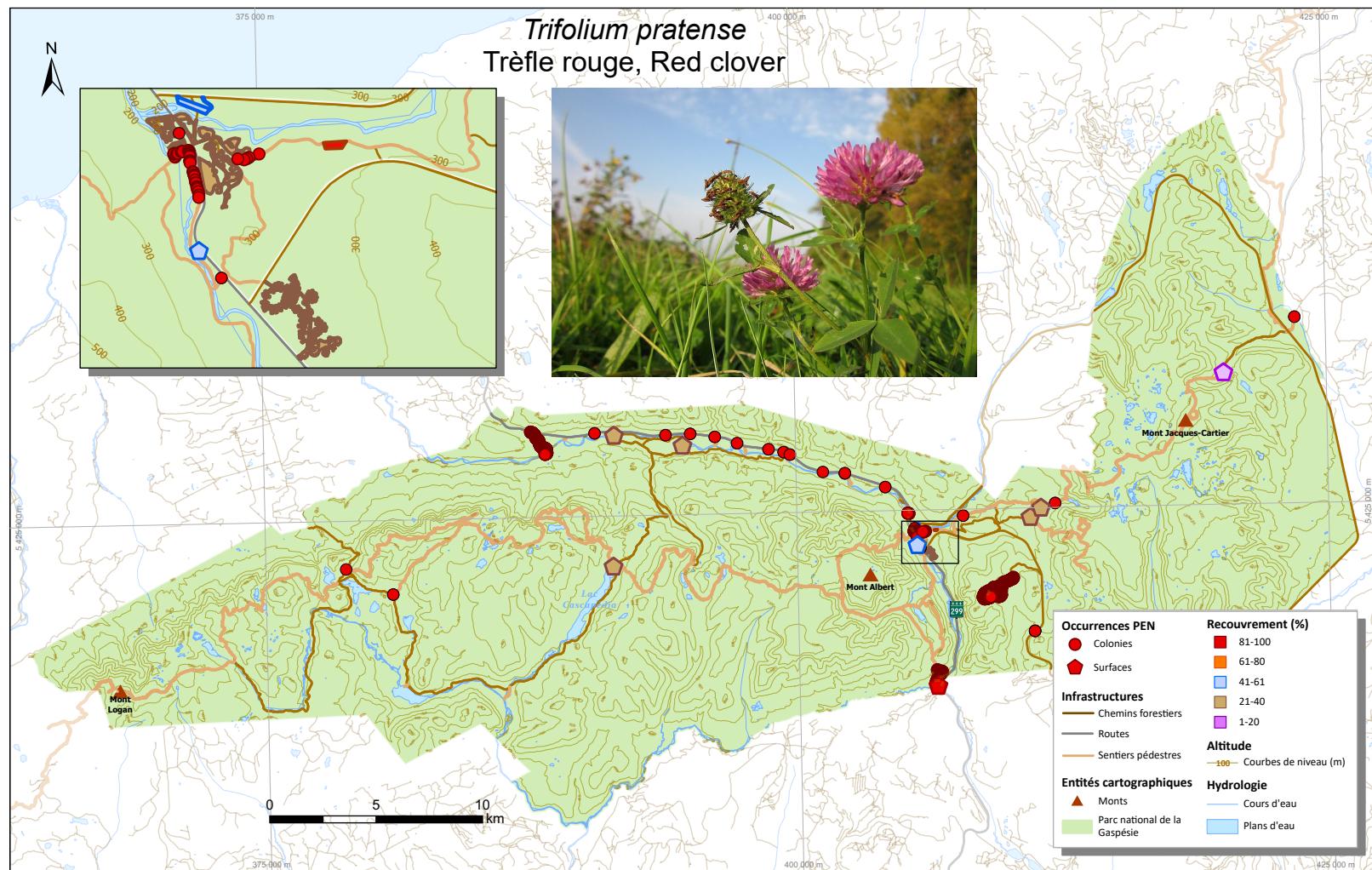


Figure S99. *Trifolium pratense* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

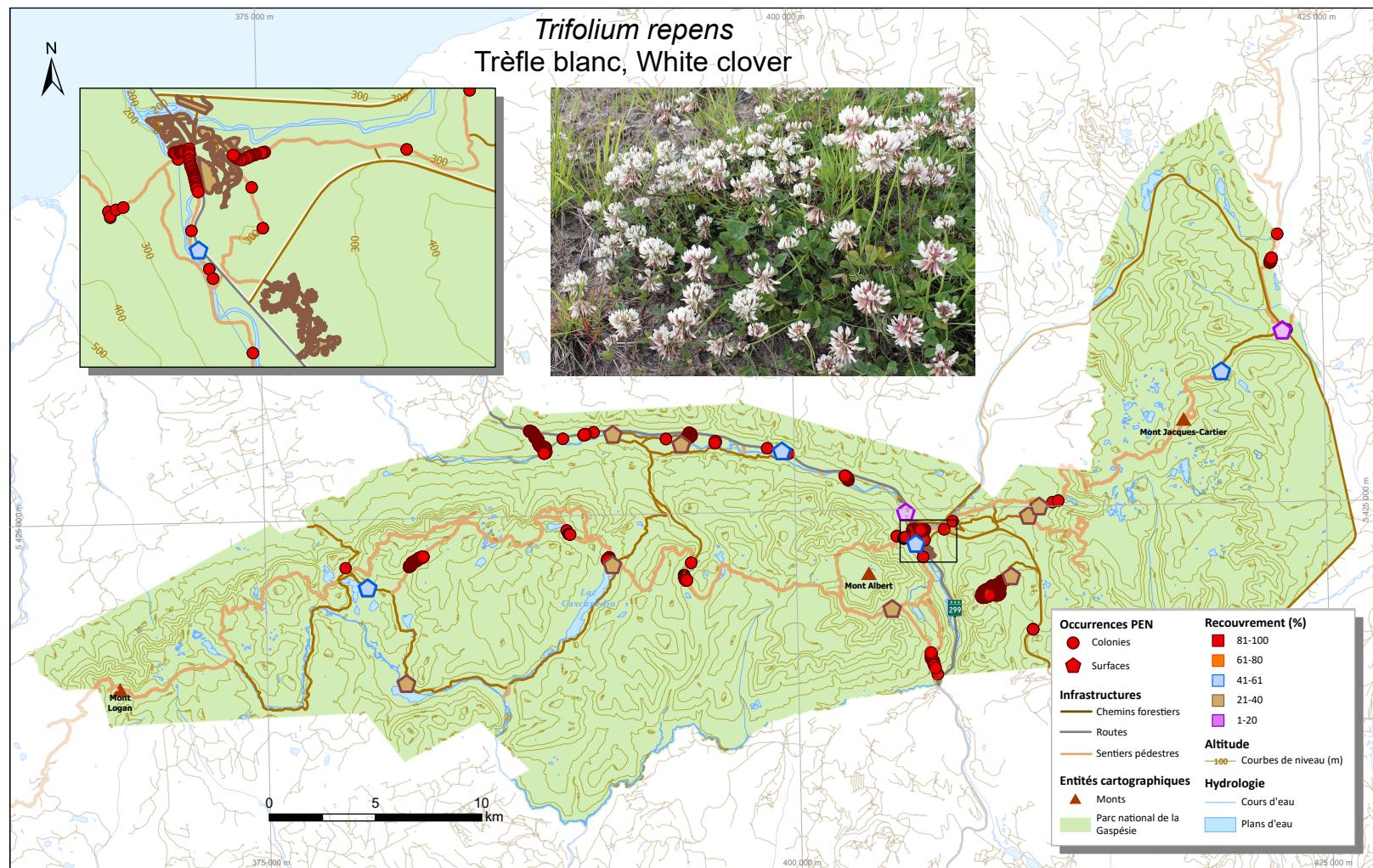


Figure S100. *Trifolium repens* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

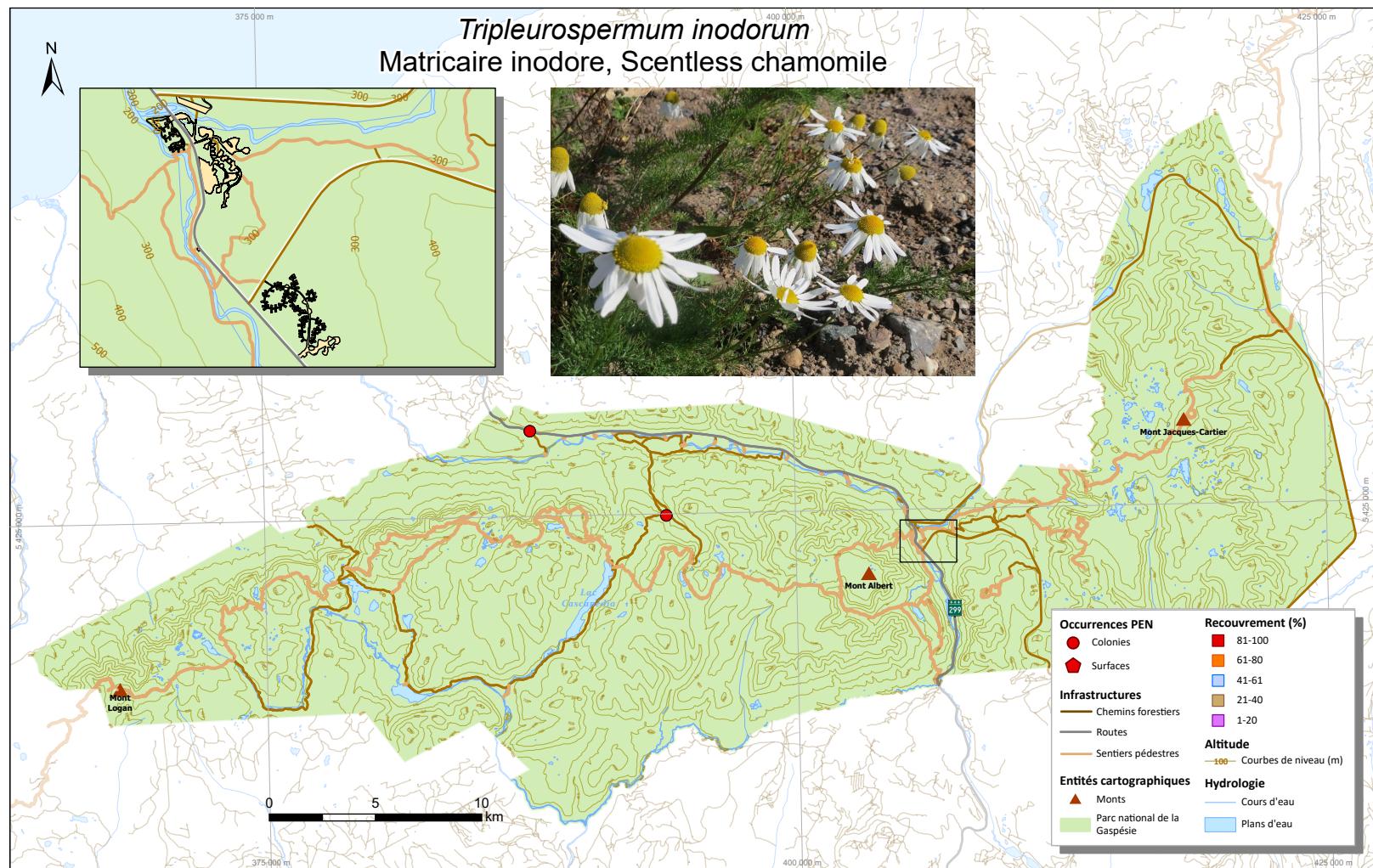


Figure S101. *Tripleurospermum inodorum* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

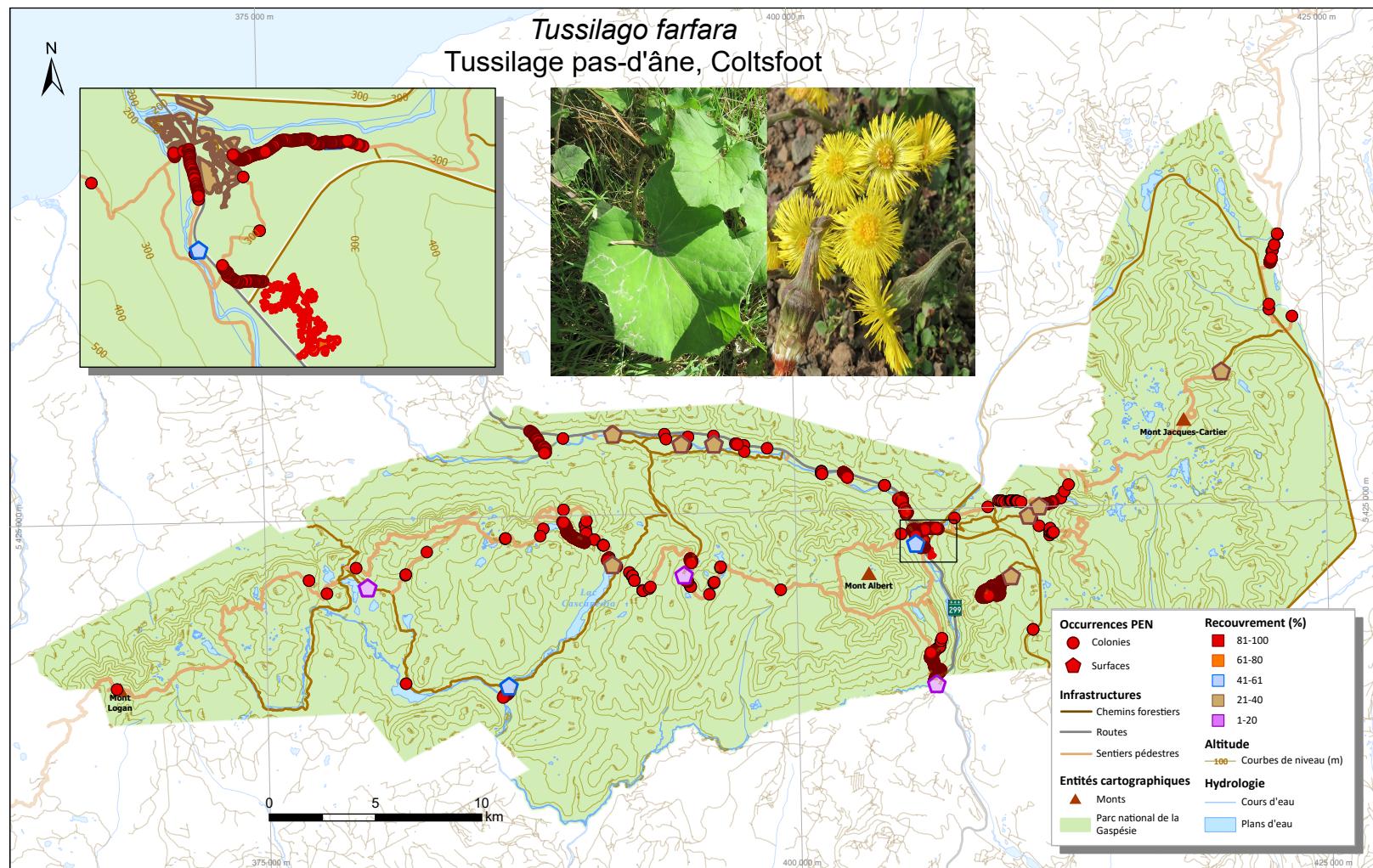


Figure S102. *Tussilago farfara* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

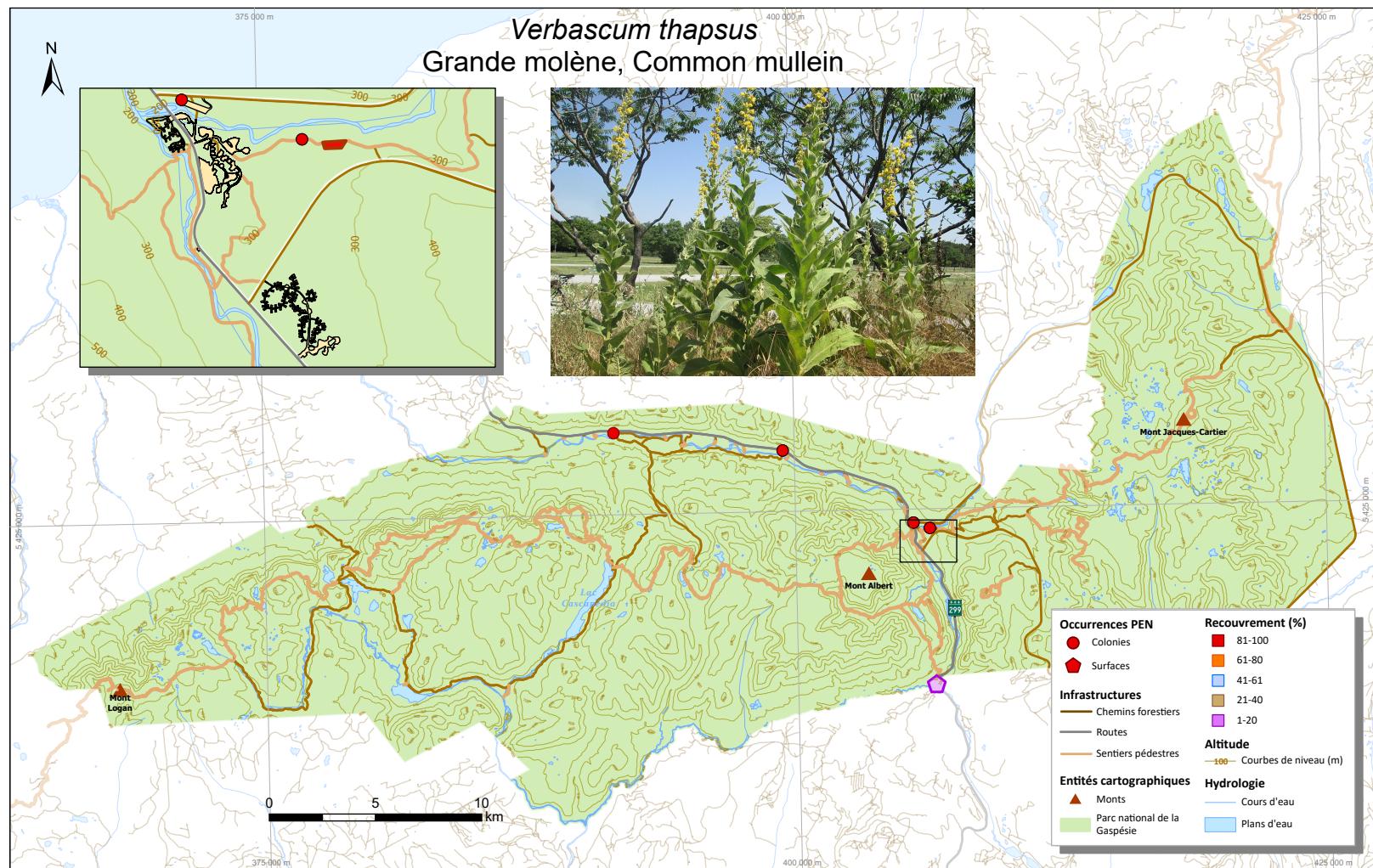


Figure S103. *Verbascum thapsus* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

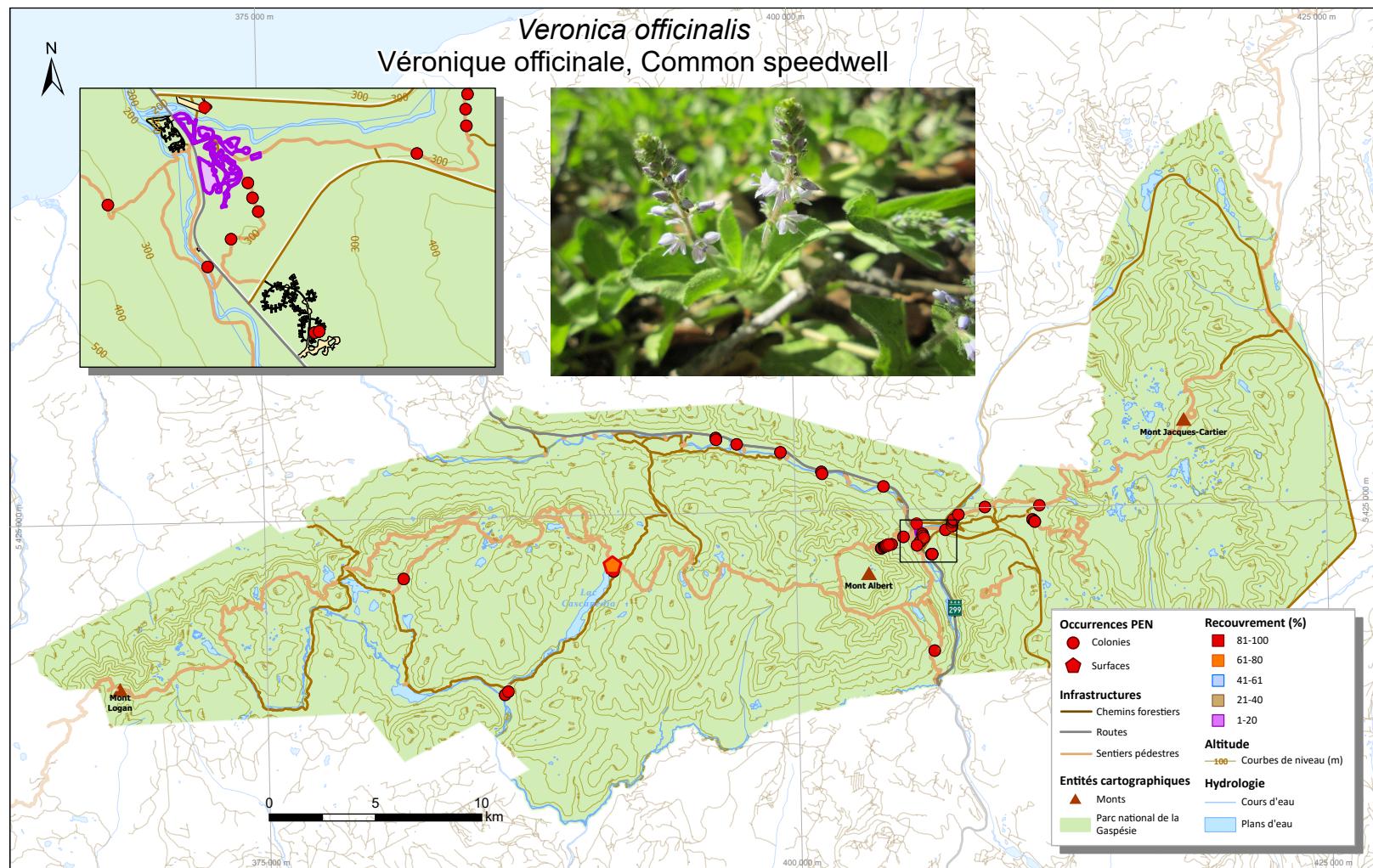


Figure S104. *Veronica officinalis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

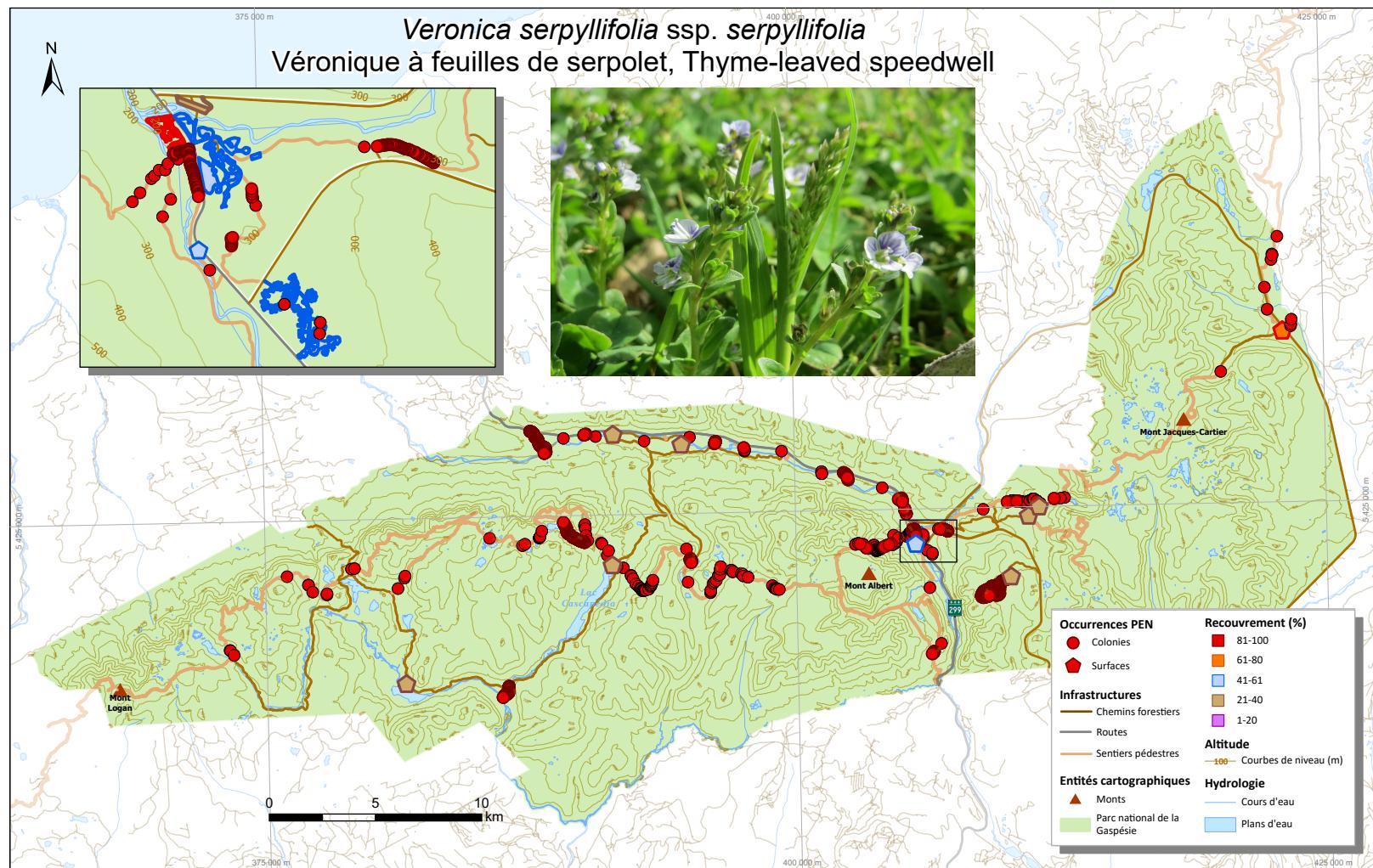


Figure S105. *Veronica serpyllifolia* ssp. *serpyllifolia* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

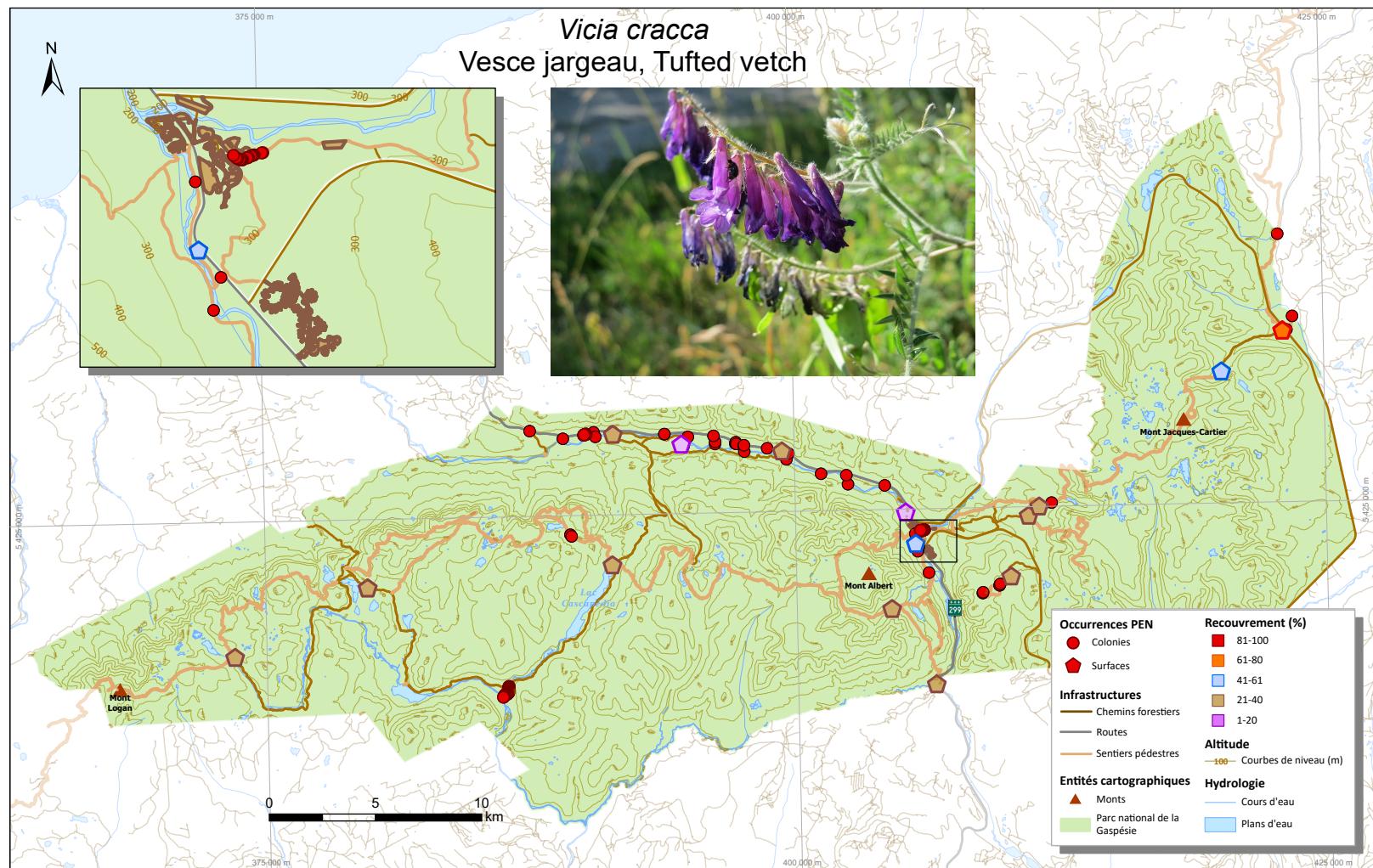


Figure S106. *Vicia cracca* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

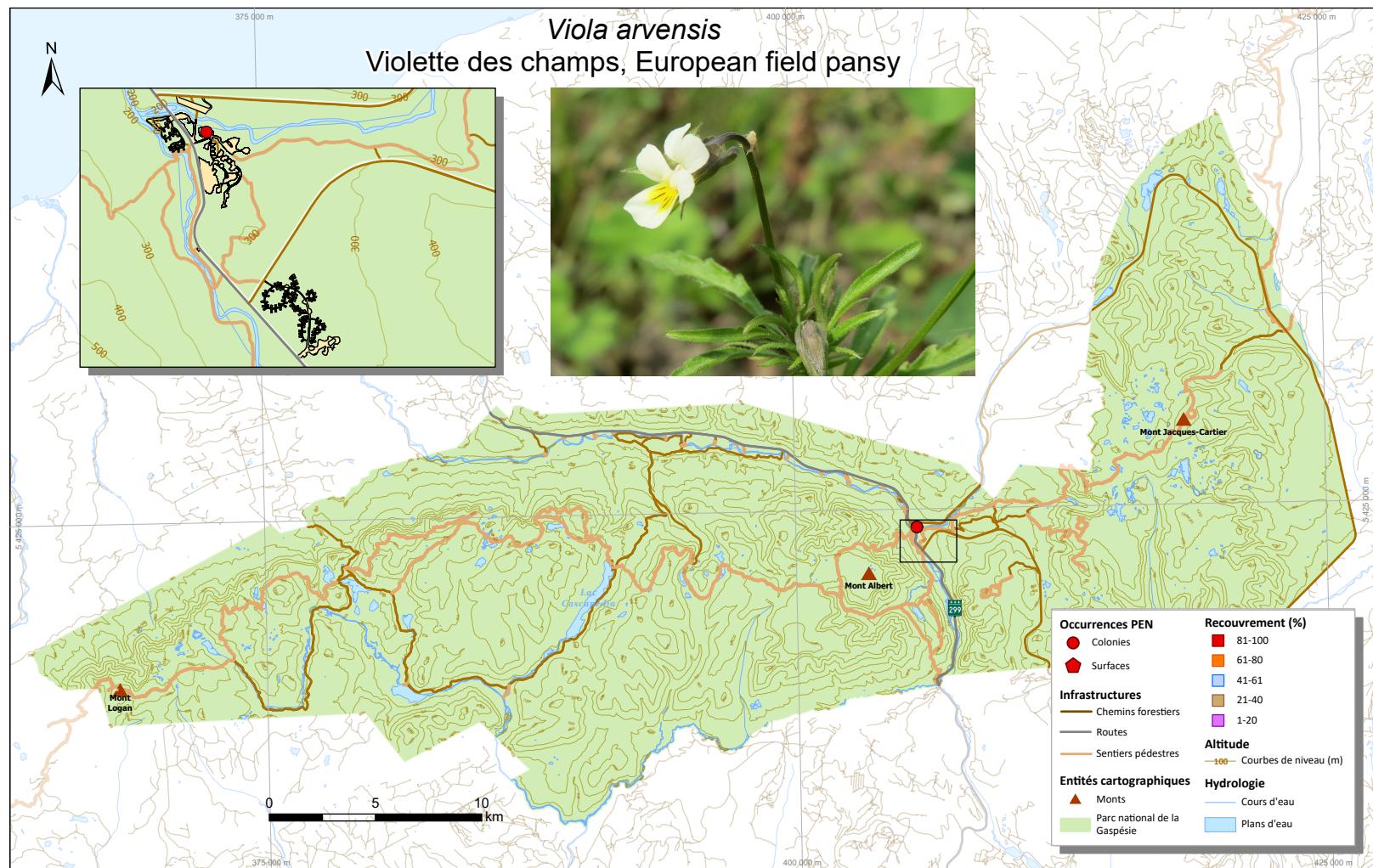


Figure S107. *Viola arvensis* : carte des occurrences (avec recouvrement) dans le parc national de la Gaspésie.

Tableau S1. Répartition altitudinale et démographie des 107 taxons de plantes exotiques naturalisées du parc national de la Gaspésie, par ordre décroissant d'altitude moyenne ajustée.

Taxon	Nombre de colonies	Altitude minimale (m)	Altitude maximale (m)	Altitude moyenne (m)	Altitude moyenne ajustée (m)	Plage d'altitude (m)	Nombre d'individus estimé
<i>Omalotheca sylvatica</i>	41	373	1 118	864	866	745	1 110
<i>Rumex acetosella</i>	61	143	875	742	774	732	159 728
<i>Stellaria graminea</i>	4	190	1 031	726	723	841	550
<i>Pilosella aurantiaca</i>	50	147	1 043	844	685	896	194 135
<i>Spergularia rubra</i>	2	557	1 001	779	681	444	7
<i>Euphrasia stricta</i>	3	192	688	669	645	496	105 710
<i>Pilosella piloselloides</i>	23	155	822	594	614	668	29 259
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	5	224	816	447	600	591	833
<i>Blitum bonus-henricus</i>	1	571	571	571	571	0	32
<i>Sonchus arvensis</i>	2	203	570	340	567	367	554
<i>Pilosella flagellaris</i>	1	525	525	525	525	0	55
<i>Artemisia vulgaris</i>	14	119	1 106	514	514	987	826 735
<i>Alchemilla glabra</i>	1	508	508	508	508	0	55
<i>Ranunculus repens</i>	1	506	506	506	506	0	550
<i>Glechoma hederacea</i>	1	505	505	505	505	0	5 500
<i>Melilotus albus</i>	26	112	828	455	501	715	193 290
<i>Epipactis helleborine</i>	84	102	682	244	471	580	147 428
<i>Poa pratensis</i> s.l. exotique	120	112	1 062	422	467	949	19 992 653
<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	21	112	802	445	444	689	3 132 151
<i>Festuca rubra</i>	8	126	1 041	380	428	914	2 567
<i>Elymus repens</i>	38	110	832	321	427	722	24 383 018
<i>Melilotus officinalis</i>	10	96	564	250	423	468	174
<i>Agrostis capillaris</i>	849	105	1 068	428	422	963	44 083 312

Taxon	Nombre de colonies	Altitude minimale (m)	Altitude maximale (m)	Altitude moyenne (m)	Altitude moyenne ajustée (m)	Plage d'altitude (m)	Nombre d'individus estimé
<i>Ranunculus acris</i>	376	102	1 137	434	422	1 035	5 916 328
<i>Phleum pratense</i>	115	108	1 018	276	420	910	26 832 376
<i>Trifolium aureum</i>	24	112	660	315	414	547	263 201
<i>Vicia cracca</i>	63	105	834	369	412	729	3 771 925
<i>Senecio vulgaris</i>	1	411	411	411	411	0	1
<i>Medicago lupulina</i>	32	106	802	295	401	695	3 160 454
<i>Prunella vulgaris</i> ssp. <i>vulgaris</i>	605	91	1 021	383	397	930	42 166 662
<i>Silene vulgaris</i>	33	107	816	283	387	709	308 782
<i>Cichorium intybus</i>	6	247	507	377	380	260	76
<i>Mycelis muralis</i>	1	377	377	377	377	0	3
<i>Hypericum perforatum</i>	16	105	512	274	375	407	335 742
<i>Trifolium repens</i>	101	106	833	365	374	726	38 355 940
<i>Cirsium arvense</i>	44	105	831	275	361	726	277 333
<i>Hieracium vulgatum</i> s.l.	408	99	1 009	326	355	909	7 388 416
<i>Pilosella officinarum</i>	726	96	1 227	487	343	1 131	13 911 866
<i>Poa compressa</i>	42	113	1 106	349	333	994	216 576
<i>Pilosella caespitosa</i>	766	100	1 137	437	331	1 036	9 403 634
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	2	160	512	336	330	352	2
<i>Euphrasia nemorosa</i>	43	112	834	388	330	721	5 938 629
<i>Trifolium pratense</i>	46	106	833	314	316	726	2 815 308
<i>Trifolium hybridum</i>	38	109	1 137	380	312	1 027	733 366
<i>Veronica officinalis</i>	52	135	794	300	304	658	16 326
<i>Lolium arundinaceum</i>	3	297	298	298	298	1	216
<i>Sonchus asper</i>	4	138	304	282	296	166	717

Taxon	Nombre de colonies	Altitude minimale (m)	Altitude maximale (m)	Altitude moyenne (m)	Altitude moyenne ajustée (m)	Plage d'altitude (m)	Nombre d'individus estimé
<i>Agrostis gigantea</i>	411	105	972	319	295	867	96 074 943
<i>Cerastium fontanum</i>	29	126	1 003	537	291	876	166 662
<i>Leucanthemum vulgare</i>	99	110	1 011	371	288	901	937 847
<i>Tanacetum vulgare</i>	1	287	287	287	287	0	6
<i>Plantago major</i>	408	105	1 137	402	270	1 032	14 004 292
<i>Veronica serpyllifolia</i> ssp. <i>serpyllifolia</i>	345	101	964	409	270	863	11 983 025
<i>Galeopsis tetrahit</i>	11	121	534	241	260	413	248
<i>Bellis perennis</i>	1	260	260	260	260	0	1
<i>Galium mollugo</i>	137	91	845	344	257	753	64 927 734
<i>Taraxacum officinale</i>	781	97	1 137	366	254	1 040	158 100 191
<i>Lotus corniculatus</i>	6	137	374	314	253	237	9 242
<i>Tussilago farfara</i>	246	99	1 137	338	250	1 038	111 009 860
<i>Cirsium vulgare</i>	7	126	682	260	250	556	6 060
<i>Tragopogon pratensis</i>	1	249	249	249	249	0	2
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	247	247	247	247	0	1
<i>Lithospermum officinale</i>	2	244	244	244	244	0	57
<i>Poa annua</i>	2 271	105	1 108	485	242	1 002	1 009 424 320
<i>Linaria vulgaris</i>	4	203	304	211	242	101	770
<i>Matricaria discoidea</i>	12	112	831	269	238	719	7 544 026
<i>Rumex crispus</i>	2	212	256	226	234	45	5
<i>Lolium perenne</i>	2	227	301	282	232	74	5 665
<i>Agrostis stolonifera</i>	3	221	287	270	232	66	5 665
<i>Bromus inermis</i>	8	210	555	228	231	345	521 905
<i>Lolium multiflorum</i>	3	230	373	315	230	143	11 018
<i>Galeopsis bifida</i>	4	223	228	226	230	5	70

Taxon	Nombre de colonies	Altitude minimale (m)	Altitude maximale (m)	Altitude moyenne (m)	Altitude moyenne ajustée (m)	Plage d'altitude (m)	Nombre d'individus estimé
<i>Medicago sativa</i>	8	119	555	225	229	436	32 031
<i>Plantago lanceolata</i>	8	144	507	237	229	363	13 645
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1	226	226	226	226	0	3
<i>Hylotelephium telephium</i>	1	226	226	226	226	0	2
<i>Symporicarpos albus</i> var. <i>laevigatus</i>	1	226	226	226	226	0	55
<i>Trifolium arvense</i>	1	225	225	225	225	0	10
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	1	224	224	224	224	0	1
<i>Dactylis glomerata</i>	6	126	536	265	224	409	1 275
<i>Persicaria maculosa</i>	1	223	223	223	223	0	4
<i>Viola arvensis</i>	1	222	222	222	222	0	1
<i>Cirsium palustre</i>	28	124	823	396	220	698	638
<i>Centaurea montana</i>	1	219	219	219	219	0	4
<i>Euphorbia epithymoides</i>	1	219	219	219	219	0	55
<i>Verbascum thapsus</i>	6	149	302	226	217	154	21
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1	214	214	214	214	0	1
<i>Achillea millefolium</i> s.l.	4	201	249	234	213	48	754 656
<i>Myosotis sylvatica</i>	6	124	504	202	212	380	282
<i>Phalaris arundinacea</i>	3	211	214	212	211	3	605
<i>Thymus pulegioides</i>	1	209	209	209	209	0	55
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	207	207	207	207	0	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	189	369	204	207	180	19 415
<i>Potentilla argentea</i>	2	201	201	201	201	0	2
<i>Cynosurus cristatus</i>	1	190	190	190	190	1	19 250
<i>Arctium minus</i>	16	113	304	188	182	191	50
<i>Rumex obtusifolius</i>	7	125	773	197	181	648	567

Taxon	Nombre de colonies	Altitude minimale (m)	Altitude maximale (m)	Altitude moyenne (m)	Altitude moyenne ajustée (m)	Plage d'altitude (m)	Nombre d'individus estimé
<i>Chaenorhinum minus</i>	5	138	507	248	153	369	121
<i>Echium vulgare</i>	1	149	149	149	149	0	55
<i>Centaurea nigra</i>	7	113	564	217	142	452	184
<i>Malva moschata</i>	1	140	140	140	140	0	55
<i>Pastinaca sativa</i>	1	139	139	139	139	0	55
<i>Oxalis stricta</i>	25	124	212	137	131	87	40 634
<i>Daucus carota</i>	1	118	118	118	118	0	5
<i>Malus domestica</i>	2	113	113	113	113	0	2
<i>Potentilla recta</i>	1	112	112	112	112	0	1
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	2	118	120	119	110	2	4

CHAPITRE 2

**VERS LE SOMMET : PATRON ET PROCESSUS DE COLONISATION PAR
LES PLANTES EXOTIQUES DANS UNE ZONE MONTAGNEUSE PROTEGEE**

2.1. RÉSUMÉ

Les activités humaines sont à l'origine de la progression en altitude de plusieurs espèces végétales exotiques naturalisées (PEN) depuis quelques décennies à l'échelle mondiale. Nous avons examiné le patron de colonisation dans une aire protégée montagneuse de l'est de l'Amérique du Nord et les relations entre les conditions d'habitat et les colonies de plantes exotiques. Nos résultats indiquent que le phénomène de colonisation s'opère d'abord dans les sentiers pédestres et leurs emprises en bordure, et par la suite vers la matrice forestière adjacente non perturbée. L'occurrence des PEN est plus élevée dans les zones sources de basses altitudes (e.g. stationnements, campings) que dans les sentiers où les occurrences se raréfient en fonction de la distance depuis la source. Les propagules se dispersent ainsi depuis des sources vers les sommets, progressant en altitude le long des sentiers selon la théorie de la biogéographie insulaire. Ce patron des PEN diffère de celui des espèces indigènes qui affichent plutôt un maximum de richesse en position intermédiaire le long du sentier, tel que prédit par l'effet du domaine médian. Nos résultats indiquent que les conditions environnementales des sites colonisés par les PEN sont semblables à celles de sites sélectionnés au hasard sauf l'épaisseur de la couche organique à la surface du sol. Les résultats de cette étude démontrent que la flore des secteurs de hautes altitudes du massif gaspésien est assujettie à une dynamique de colonisation récente par plusieurs espèces exotiques et que ces changements sont étroitement liés à l'aménagement du territoire.

Mots-clés : aire protégée, colonisation, conditions environnementales, gradient d'altitude, plante exotique naturalisée, sentier pédestre

2.2. ABSTRACT

Human activities have been driving the upward expansion of several naturalized exotic plant species (NEPs) worldwide over the past few decades. We examined colonization patterns in a mountainous protected area in eastern North America and the relationships between habitat conditions and exotic plant colonies. Our results indicate that colonization initially occurs along hiking trails and their adjacent edges before spreading into the undisturbed forest matrix. NEP occurrence is higher in low-altitude source areas (e.g., parking lots, campgrounds) than along trails, where occurrences decline with increasing distance from the source. Propagules disperse from these sources toward the summits, progressing in altitude along trails according to island biogeography theory. This NEP pattern differs from that of native species, which tend to show peak richness at intermediate positions along the trail, as predicted by the mid-domain effect. Our results suggest that the environmental conditions of NEP-colonized sites are similar to those of randomly selected sites, except for the thickness of the organic layer on the soil surface. This study demonstrates that the flora of high-altitude areas in the Gaspé massif is undergoing a recent colonization process by several exotic species and that these changes are closely linked to land management.

Keywords: protected area, colonization, environmental conditions, elevation gradient, naturalized exotic plant, hiking trail

2.3. INTRODUCTION

La prolifération globale de l'activité humaine atténue les barrières géographiques à la dispersion des organismes partout sur la planète, créant ainsi les conditions de la Nouvelle Pangée métaphorique de Rosenzweig (2001). En effet, les activités humaines impliquent un flux majeur de transport à longue distance des organismes par-delà les filtres biogéographiques primordiaux (e.g., océans, chaînes de montagnes, déserts) qui bloquaient naturellement les possibilités migratoires pour plusieurs espèces (Wonham, 2006). Le phénomène remonte aux sociétés de l'Égypte antique, de l'Empire romain ou au transport sur la route de la soie (Mair, 2006). On soupçonne par ailleurs les Vikings d'avoir d'abord déplacé des organismes en Amérique bien avant le 16e siècle (Rohde Sloth *et al.*, 2012; Sorenson et Johannessen, 2006). Puis, la colonisation européenne des Amériques a entraîné un accroissement rapide et soutenu des échanges intercontinentaux (di Castri, 1989; Poskett, 2022). Subséquemment, l'arrivée des espèces exotiques a progressé de manière quasi ininterrompue depuis le 18e siècle (Seebens *et al.*, 2017), en particulier parmi les plantes. On compte actuellement plus de 13 000 espèces végétales établies à l'extérieur de leur aire d'origine à l'échelle mondiale (Pyšek *et al.*, 2017; van Kleunen *et al.*, 2015), soit plus que dans tous les autres groupes taxonomiques documentés à l'heure actuelle (Seebens *et al.*, 2017). Les plantes exotiques naturalisées (PEN) colonisent maintenant tous les biomes (di Castri, 1989), y compris dans les milieux montagnards (McDougall *et al.*, 2011; Ware *et al.*, 2012; Wasowicz *et al.*, 2020).

La colonisation des environnements montagnards par les PEN se heurte à plusieurs facteurs limitants, dont la compétition interspécifique et la rigueur du climat (Alexander *et al.*, 2011). Les PEN ont principalement évolué dans des milieux ouverts d'Europe et du Proche-Orient (Stohlgren *et al.*, 2011; Van Kleunen *et al.*, 2015) où il y a relativement peu de compétition pour la lumière et les ressources du sol et où le climat est généralement clément (di Castri, 1989; Schultz, 2005). En conséquence, la plupart des PEN ont développé une stratégie adaptative rudérale (Burke et Grime, 1996), caractérisée par une forte tolérance aux perturbations (Grime, 2006). Cette stratégie positionne la niche écologique des plantes

rudérales à l'écart de celles des espèces compétitrices et des plantes tolérantes au stress (Grime, 2006). Les PEN prolifèrent généralement dans les milieux fortement perturbés par l'activité humaine où prévalent une compétition réduite et des conditions édaphiques altérées (D'Antonio *et al.*, 1999; Davis *et al.*, 2000; Hierro *et al.*, 2005). Or, les écosystèmes forestiers montagnards sont le théâtre d'une importante compétition. En effet, la canopée forestière - omniprésente dans les étages inférieurs des régions montagnardes - obstrue l'accès à la lumière et les surfaces de sol minéral à découvert sont rares étant donné l'importante accumulation de matière organique (MO), ce qui limite considérablement la colonisation par les plantes exotiques (Liedtke *et al.*, 2020; Pauchard et Alaback, 2004). En milieu montagnard, les plantes sont également soumises à un stress climatique, dû au refroidissement adiabatique et à l'exposition qui s'accroissent avec l'altitude, pouvant restreindre l'envahissement par les PEN, particulièrement dans la toundra alpine au-delà de la limite altitudinale des arbres (Körner, 2021). En dépit de ces contraintes, on recense actuellement plus de 1 200 espèces exotiques dans les environnements montagnards de par le monde (Alexander *et al.*, 2011; McDougall *et al.*, 2011), dont 200 au-delà de la limite alpine des arbres (Alexander *et al.*, 2016).

La colonisation des milieux montagnards par les PEN est conditionnée par l'action anthropique. La matrice environnementale montagnarde est morcelée par l'aménagement du territoire dans les zones de basses altitudes (Ellis et Ramankutty, 2008; Haddad *et al.*, 2015) et par des voies d'accès (sentiers, routes) vers les zones de plus hautes altitudes, jusqu'au-delà de la limite des arbres (Fuentes *et al.*, 2010; Pauchard et Alaback, 2004). Ces perturbations anthropiques atténuent localement la compétition et altèrent les sols, créant des conditions propices à l'établissement des PEN (Lembrechts, Pauchard, *et al.*, 2016; Seipel *et al.*, 2012). De plus, un apport constant de propagules en provenance des zones aménagées en basse altitude génère une pression de colonisation directionnelle vers les voies d'accès en montagne, selon une dynamique source-puits (Loehle, 2007; MacArthur et Wilson, 1967). Les sentiers constituent ainsi des corridors de migration qui permettent aux PEN de coloniser progressivement du bas (source) vers le haut (puits) des montagnes (Lembrechts *et al.*, 2016; Proches *et al.*, 2005). De fait, la distance depuis les zones sources semble jouer un rôle

important dans la dynamique de colonisation (Alexander *et al.*, 2011; Anderson *et al.*, 2015) pouvant s’illustrer dans les systèmes montagnards par une diminution de la richesse en espèces végétales exotiques en fonction de la distance en sentier depuis une source (Alexander *et al.* 2016). La colonisation par les PEN serait donc un processus continu et graduel, qui s’amorce suivant les perturbations anthropiques, où le front de colonisation progresse en s’éloignant de la source et vers une altitude plus élevée dans les montagnes (Pauchard *et al.*, 2009; Petitpierre *et al.*, 2016; Pyšek *et al.*, 2012).

La richesse en PEN est plus élevée en Amérique du Nord que sur tout autre continent (Pyšek *et al.*, 2017; Van Kleunen *et al.*, 2015). Certains milieux montagnards nord-américains possèdent encore de vastes étendues relativement exemptes d’activité humaine, mais le développement récent d’infrastructures touristiques pourrait augmenter les risques d’invasion biologique (Pyšek *et al.*, 2002). Une telle situation prévaut dans le massif gaspésien, situé à l’extrême Est de la chaîne de montagnes des Appalaches au Québec. L’isolement de ce territoire s’est radicalement atténué avec la création du parc national de la Gaspésie (PNG) en 1937. Puis l’achèvement de la route transgaspésienne en 1956 a entraîné une hausse des véhicules qui traversaient le PNG de l’ordre de 800% en seulement cinq ans (Gouvernement du Canada, 2019). Depuis, de nombreuses aires de service et des sentiers ont été aménagés pour accueillir un nombre croissant de visiteurs. St-Jean *et al.* (2024) ont répertorié 9 863 occurrences appartenant à 107 taxons de PEN dans l’ensemble des sentiers pédestres et des secteurs de basses altitudes du PNG, témoignant de l’état actuel du processus d’invasion dans le parc.

La présente étude vise à identifier les conditions environnementales favorisant le processus d’invasion par les PEN le long des sentiers en montagne. En comparant une série de sites colonisés par les PEN à une série de sites choisis au hasard, nous vérifions l’hypothèse générale postulant que le processus de colonisation par les PEN est toujours en progression au PNG. Spécifiquement, nous prédisons que : (1) l’environnement des sites colonisés par les PEN ne diffère pas significativement de l’environnement d’une série de sites répartis aléatoirement le long des sentiers et (2) l’environnement et la colonisation par

les PEN diffèrent entre les habitats piétonnier, bordier et forestier des sentiers et (3) la taille et la densité des colonies, de même que la richesse spécifique et l'abondance des PEN par colonie diminuent avec la distance depuis la source.

2.4. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.4.1. AIRE D'ÉTUDE

Le parc national de la Gaspésie (48,9°N; -66,1°E) s'étend sur plus de 800 km² entre 200 et 1 268 m d'altitude (m a.s.l.) dans une péninsule des Appalaches de l'Est canadien. Ce gradient altitudinal détermine un étagement de la végétation qui va de la forêt tempérée jusqu'à la toundra alpine, au-delà de la limite des arbres (1 100 m a.s.l.) où se déplient environ 80 km² de milieux alpins sommitaux (Capers *et al.*, 2013). Cette diversité d'habitats abrite une flore particulièrement diversifiée avec un haut niveau d'endémisme (Jones et Willey, 2018). Créé en 1937, ce parc offre environ 205 km de sentiers pédestres et de multiples sites aménagés pour accueillir plus de 300 000 visiteurs chaque année.

2.4.2. ÉCHANTILLONNAGE

Nous avons sélectionné trois montagnes pour inventorier la flore le long de sentiers et dans les aires de services adjacentes (ci-après désignées « sources ») : mont Logan (500-1 150 m a.s.l.), mont Albert (200-1 151 m a.s.l.) et mont Jacques-Cartier (500-1 268 m a.s.l.) (Figure 4, Figure S108). Ces trois montagnes couvrent un gradient altitudinal de communautés forestières jusqu'à la limite des arbres et possèdent des milieux alpins sommitaux. Dans cette étude une « colonie » correspond à au moins un individu d'une espèce exotique dans un site distant d'au moins 5 m d'un individu conspécifique (Barros *et al.*, 2018). Toutes les colonies de PEN ont été géoréférencées et leurs variables descriptives associées (Tableau 3) ont été saisies sur le terrain avec l'application QField (OpenGIS.ch, 2022). L'échantillonnage a été réalisé entre les mois de juin et août en 2021 et 2022 et la

nomenclature utilisée pour l'identification est celle de Vascan (Brouillet *et al.*, 2010). Certaines sous-espèces exotiques coexistent avec leurs congénères indigènes sur le territoire; nous avons considéré les individus vivant en sympatrie avec les sous-espèces en question comme exotiques (*Poa pratensis*, spp., *Prunella vulgaris* spp. et *Veronica serpyllifolia* spp.).

Les colonies de PEN ont été préalablement géolocalisées dans les sentiers sélectionnés (St-Jean *et al.*, 2024). Sur cette base, nous avons disposé 232 transects perpendiculaires au sentier incluant une sélection randomisée de 128 transects centrés sur une colonie de PEN et 104 transects sur des sites aléatoirement positionnés le long de chaque sentier (deux types de sélection de transects : centré sur les colonies et aléatoire). Nous avons aussi disposé 57 transects en source (type de sélection centré sur les colonies) pour un total de 289 transects. Les transects permettent d'échantillonner trois sections transversales aux sentiers qui représentent des habitats contrastés (trois habitats : piétonnier, bordier et forestier; Figure S109). L'habitat piétonnier est la zone de piétinement au centre d'un sentier pédestre. L'habitat bordier est caractérisé par 1) un piétinement nul ou marginal, 2) une biomasse variable de végétation principalement composée des strates arbustive basse, herbacée et muscinale et 3) l'absence d'arbres. L'habitat forestier est caractérisé par 1) une

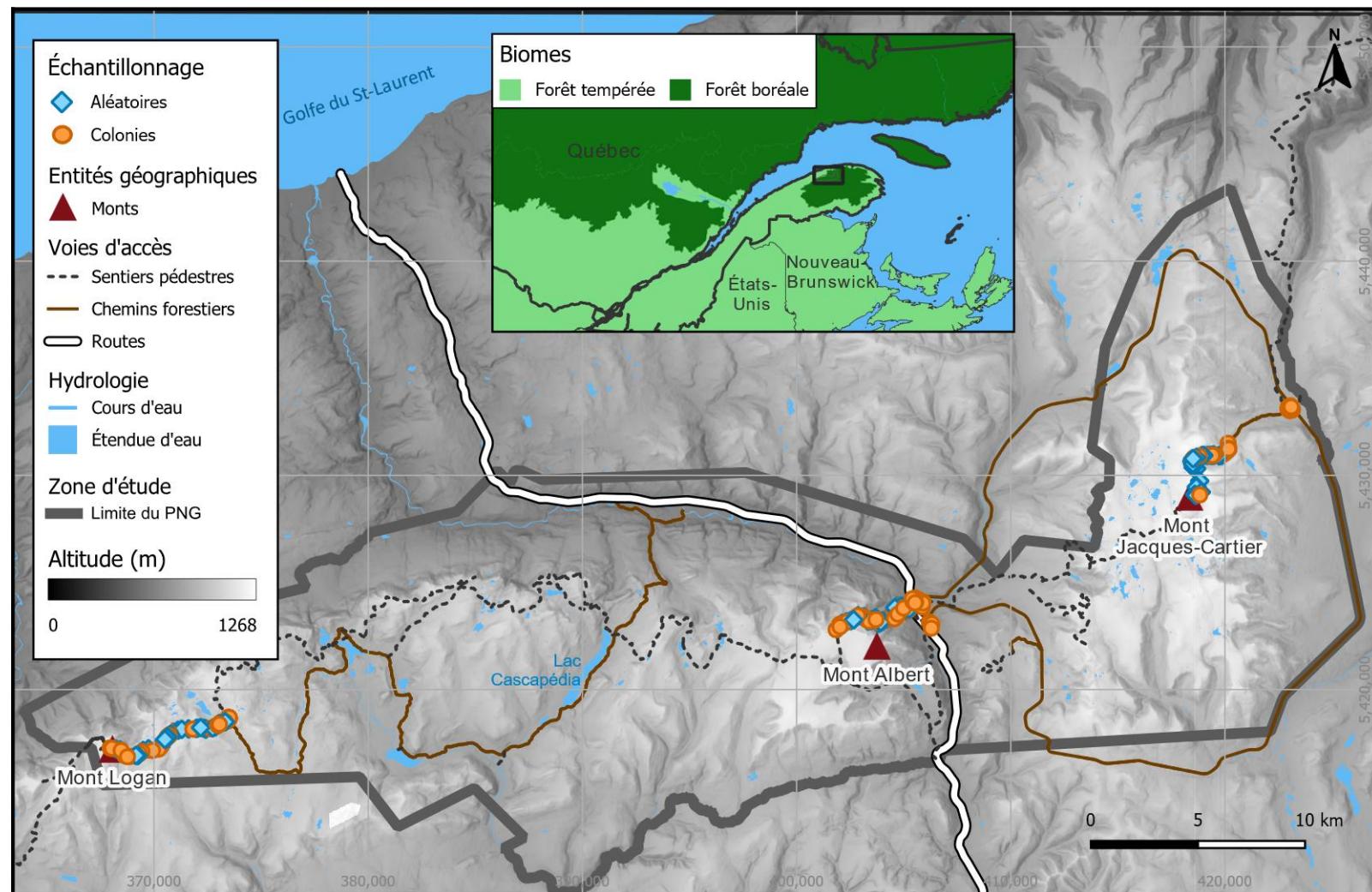


Figure 4. Localisation des 289 transects échantillonnés dans le parc national de la Gaspésie, Canada.

strate arborescente (ligneux de plus de 5 m de hauteur) et 2) l'absence de perturbation d'origine anthropique. Le long des transects, des quadrats de 40 × 40 cm ont été systématiquement répartis à intervalle de 30 cm dans les habitats piétonniers et bordiers (nombre de quadrats variable selon la largeur des habitats) et à 1 m d'intervalle entre les trois quadrats réalisés dans les habitats forestiers de chaque côté du sentier. Treize variables environnementales appartenant à trois catégories (spatiale, abiotique et biotique) ont été mesurées à chaque quadrat ou transect (Tableau 4).

Tableau 3. Variables descriptives des colonies de plantes exotiques naturalisées le long du gradient d'altitude gaspésien.

Variable	Description
Superficie	Aire occupée par la colonie (m ²).
Longueur	Longueur (axe parallèle au sentier) de la colonie (m).
Nombre d'individus	Un individu peut correspondre à un clone en touffe (e.g. une graminée), un ramet (une tige individuelle rattachée à un plant mère par un rhizome ou un stolon) ou un plant isolé issu de reproduction végétative ou sexuée (Price et Marshall, 1999). Valeurs continues de 1 à 10 puis classes exponentielles (10 à 100, 100 à 1 000, 1 000 à 10 000, 10 000 à 100 000).
Distance à la source	Distance (m) entre la source et une colonie dans un sentier. La présence de colonies a été évaluée à chaque segment de 5 mètres de longueur dans le sentier.
Altitude à la source	Dénivelé (m) entre la source et une colonie.

Tableau 4. Variables environnementales mesurées dans les sites échantillonnés dans les sentiers le long du gradient d'altitude gaspésien.

Catégorie	Variable environnementale	Description
1. Spatiale	Distance à l'habitat piétonnier	Distance du quadrat par rapport au centre de l'habitat piétonnier (cm).
	Largeur des habitats	Largeur (m) des habitats piétonniers et bordiers.
2. Abiotique	Granulométrie	Selon des critères tactiles (Saucier, 1994).
	Épaisseur de matière organique	Épaisseur (mm) de la couche organique jusqu'au sol minéral; au-delà de 1 000 mm, la valeur de 1 001 mm était assignée.
	Pierrosité	Pourcentage de particules minérales > 2mm de diamètre dans un volume de 500 ml de sol prélevé au centre du quadrat.
3. Biotique	Temps de drainage apparent	7 classes selon les caractéristiques de dépôt de surface de topographie de Saucier (1994) et les espèces indicatrices de Berger et Blouin (2006). 1 = très rapide, 2 = rapide, 3 = bon, 4 = modéré, 5 = insuffisant, 6 = mauvais, 7 = très mauvais.
	pH (horizon minéral de surface)	Selon Sparks <i>et al.</i> (1996). Mesuré dans un quadrat sélectionné aléatoirement pour chaque section des transects (3 par transects).
3. Biotique	Recouvrement strate arborescente	Classes de pourcentage de chacune des espèces dans le quadrat (0 = 0%, 1 = 0–1%, 2 = 2–5%, 3 = 6–25%, 4 = 26–50%, 5 = 51–75%, 6 = 76–95%, 7 = 96–99%, 8 = 99–100%).
	Recouvrement strate arbustive	
	Recouvrement strate herbacée	
	Recouvrement des herbacées indigènes	
	Recouvrement des herbacées exotiques	
	Recouvrement strate muscinale	

2.4.3. ANALYSES STATISTIQUES

2.4.3.1. COMPOSITION FLORISTIQUE

Nous avons utilisé l'indice J de Jaccard (Jaccard, 1901) pour évaluer la similarité de la composition floristique entre les trois montagnes, entre les trois habitats et entre les sentiers et les sources. Nous avons aussi consigné les espèces exotiques communes ou exclusives entre les montagnes, entre les habitats et entre sources et sentiers afin de décrire les tendances générales des PEN dans le système d'étude.

2.4.3.2. COMPARAISON DES SITES

Nous avons employé deux types de modèles, l'un multivarié et l'autre univarié, pour vérifier si les conditions environnementales dans les sites centrés sur les colonies de PEN présentaient des différences par rapport aux conditions existantes dans les sites sélectionnés aléatoirement. Une analyse en composante principale (ACP) a d'abord été effectuée avec les 11 variables environnementales biotiques et abiotiques (Tableau 4) standardisées (fonction « `pca` » de la librairie R `vegan`; Oksanen *et al.*, 2023) sur l'ensemble des transects en sources et en sentier ainsi que ceux uniquement en sentier. Huit variables ont été conservées dans le modèle ACP final pour des raisons de colinéarité et de redondance dans l'explication biologique, une condition à éviter pour cette analyse. Le pH de l'horizon minéral supérieur du sol, mesuré sur une fraction des quadrats à chaque transect, a été imputé à tous les quadrats avec la fonction « `impute_rlm` » de la librairie R `simputation` (van der Loo, 2022). Ensuite, nous avons analysé individuellement chacune des huit variables environnementales des ACP au moyen de modèles linéaires mixtes. Chacune de ces variables environnementales a été mise en relation avec les variables explicatives suivantes : le type de sélection de transects (colonisé vs aléatoire), la montagne (Logan, Albert, Jacques-Cartier), l'habitat (piétonnier, bordier, forestier), l'altitude et la distance à la source. Le transect a été utilisé comme variable aléatoire. Des tests de différence significative honnête (DSH) de Tukey ont été employés

pour faire les comparaisons multiples des moyennes. Le seuil de signification de $\alpha = 0,05$ a été ajusté selon Bonferroni à $\alpha = 0,05/8 = 0,00625$.

2.4.3.3. COLONISATION DANS LES SOURCES ET LES SENTIERS ET SELON LES DIFFÉRENTS HABITATS EN SENTIER

Afin de vérifier si l'occurrence de colonisation par les PEN et la richesse spécifique des PEN diffèrent entre les sources en basse altitude et les sentiers pédestres, nous avons effectué des modèles linéaires mixtes avec la montagne et le transect comme variables aléatoires. Pour évaluer s'il y a une différence environnementale entre la source et le sentier, nous avons comparé les valeurs moyennes des 11 variables environnementales des transects dans les sources (altitude minimale et distance fixe de 0; $n = 57$ transects) et les sentiers ($n = 232$ transects) en employant des modèles linéaires à effets mixtes avec la montagne et le transect comme variables aléatoires. Nous avons utilisé des analyses de la covariance (ANCOVA) pour modéliser la proportion de quadrats avec présence de PEN selon la distance à la source, avec l'habitat comme covariable et pour modéliser les tendances des conditions environnementales par habitats selon la distance à la source avec les montagnes comme covariable.

2.4.3.4. DÉMOGRAPHIE ET DIVERSITÉ LE LONG DES SENTIERS

Afin d'évaluer si les variables démographiques des colonies (nombre, superficie, effectif des PEN) diminuent en fonction de la distance à la source, nous avons effectué des régressions linéaires en subdivisant les sentiers inventoriés par segments de 200 m de longueur. Pour vérifier la tendance de la richesse spécifique le long des sentiers, nous avons d'abord effectué des régressions linéaires entre les valeurs de richesse des transects inventoriés et leurs distances à la source pour les cortèges de plantes exotiques et indigènes. La richesse spécifique des plantes indigènes a toutefois tendance à adopter une relation

unimodale en fonction de l'altitude dans les zones montagnardes (Guo *et al.*, 2013). Nous avons donc décrit la forme de la relation en évaluant le meilleur modèle de régression (entre linéaire ou quadratique) à l'aide du coefficient de détermination (r^2) et de la valeur de P . Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du programme R version 4.2.1 (R Core Team, 2022).

2.5. RÉSULTATS

2.5.1. COMPOSITION FLORISTIQUE

Nous avons échantillonné un total de 3 325 quadrats dans 289 transects (Tableau 5). Les relevés permettent de comptabiliser 43 espèces de PEN et 185 indigènes (Tableau S2). La similarité floristique est plus élevée entre les monts Logan et Jacques-Cartier ($J_{\text{Logan},\text{Jacques-Cartier}} = 0,58$) par rapport au mont Albert ($J_{\text{Albert},\text{Jacques-Cartier}} = 0,48$; $J_{\text{Albert},\text{Logan}} = 0,46$) (St-Jean *et al.*, 2025). Un total de 24, 35 et 20 espèces de PEN ont été répertoriées dans les monts Logan, Albert et Jacques-Cartier, respectivement, dont 12 qui colonisent les trois montagnes. La similarité floristique est généralement plus élevée entre les habitats piétonnier et bordier ($J_{\text{piétonnier},\text{bordier}} = 0,63$) par rapport à l'habitat forestier ($J_{\text{forestier},\text{bordier}} = 0,40$; $J_{\text{forestier},\text{piétonnier}} = 0,36$). Des 35 espèces de PEN retrouvées dans l'habitat piétonnier, 14 se trouvent aussi dans l'habitat bordier alors que huit espèces sont exclusives à l'habitat piétonnier et sept à l'habitat bordier. L'habitat forestier est colonisé par 14 espèces de PEN, soit moins de la moitié que dans chacun des deux autres habitats, et 13 de ces espèces sont partagées avec les habitats bordier et piétonnier. La similarité entre les sources et les sentiers est de $J_{\text{source},\text{sentier}} = 0,49$. Des 37 espèces de PEN retrouvées dans les sources, 21 sont également trouvées en sentiers, alors que 6 espèces ont exclusivement été trouvées le long des sentiers.

Tableau 5. Effort d'échantillonnage, richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées et proportion de quadrats colonisés dans le parc national de la Gaspésie, Canada.

Variable	Habitat	Logan			Albert			Jacques-Cartier			
		Total	Total	Source	Sentier	Total	Source	Sentier	Total	Source	Sentier
Transects		289	90	22	68	130	30	100	69	5	64
Quadrats	Total	3 325	1 033	152	881	1 457	496	1 274	835	40	795
	Piétonnier	631	307	42	265	183	30	153	141	7	134
	Bordier	1 514	473	44	429	641	69	572	400	18	382
	Forestier	1 180	253	66	187	633	84	549	294	15	279
Richesse spécifique des PEN	Total	43	24	20	16	35	31	20	20	13	16
	Piétonnier	35	23	19	14	26	23	14	16	5	15
	Bordier	35	12	7	11	31	28	18	18	12	14
	Forestier	14	5	5	1	14	11	8	0	0	0
Richesse spécifique moyenne des PEN par quadrat	Piétonnier	-	-	0,45	0,04	-	0,73	0,09	-	0,71	0,11
	Bordier	-	-	0,16	0,02	-	0,36	0,03	-	0,61	0,04
	Forestier	-	-	0,08	0,01	-	0,13	0,01	-	0,00	0,00
Pourcentage des quadrats colonisés par les PEN	Piétonnier	-	-	95	31	-	93	42	-	86	55
	Bordier	-	-	75	19	-	93	22	-	67	20
	Forestier	-	-	9	1	-	56	1	-	0	3

2.5.2. COMPARAISON DES SITES

Les deux premiers axes des ACP permettent d'expliquer respectivement 34,4% et 15,6% de la dispersion des quadrats dans l'espace multidimensionnel créé par les variables abiotiques et biotiques des quadrats échantillonnés (Figure 5). L'axe 1 illustre un gradient de valeurs de pH et de pierrosité décroissantes, conjointes à une augmentation du temps de drainage. L'axe 2 est positivement associé à une augmentation du recouvrement de la strate arborescente et de l'épaisseur de la MO et est négativement associé au recouvrement des espèces non arborescentes. L'ellipse d'équiprobabilité des sites centrés sur les colonies se superpose quasi totalement sur celle des sites localisés aléatoirement, indiquant que les conditions environnementales dans les sites effectivement colonisés par les PEN ne diffèrent pas de sites choisis au hasard le long des sentiers (Figure 5A). Les caractéristiques environnementales évaluées permettent toutefois de distinguer clairement les trois habitats des sentiers (Figure 5B). L'habitat piétonnier présente des valeurs de pH et de pierrosité distinctement plus élevées que l'habitat forestier, lequel est caractérisé par un drainage plus lent et des valeurs plus élevées d'épaisseur de MO et de recouvrement de plusieurs formes de croissance végétales. L'habitat bordier empiète partiellement sur les deux autres habitats, mais se distingue avec un fort recouvrement par les strates arbustives, herbacées, et muscinales. La majorité des quadrats avec des PEN se trouvent dans les habitats piétonniers et bordiers, ce qui indique qu'ils sont plus fréquemment colonisés que l'habitat forestier. La variabilité environnementale dans l'habitat piétonnier se superpose en partie avec la variabilité environnementale dans l'habitat bordier, mais pas avec celle de l'habitat forestier.

Les modèles de régression linéaires mixtes révèlent que l'épaisseur de MO est la seule variable environnementale à être significativement différente entre les sites centrés sur une colonie de PEN et ceux sélectionnés aléatoirement dans les habitats du sentier (Tableau 6, Tableau S3). Les montagnes se distinguent entre elles pour cinq des huit variables environnementales (exception du recouvrement de la strate arbustive et des herbacées indigènes). La distance à la source est significativement associée à la pierrosité

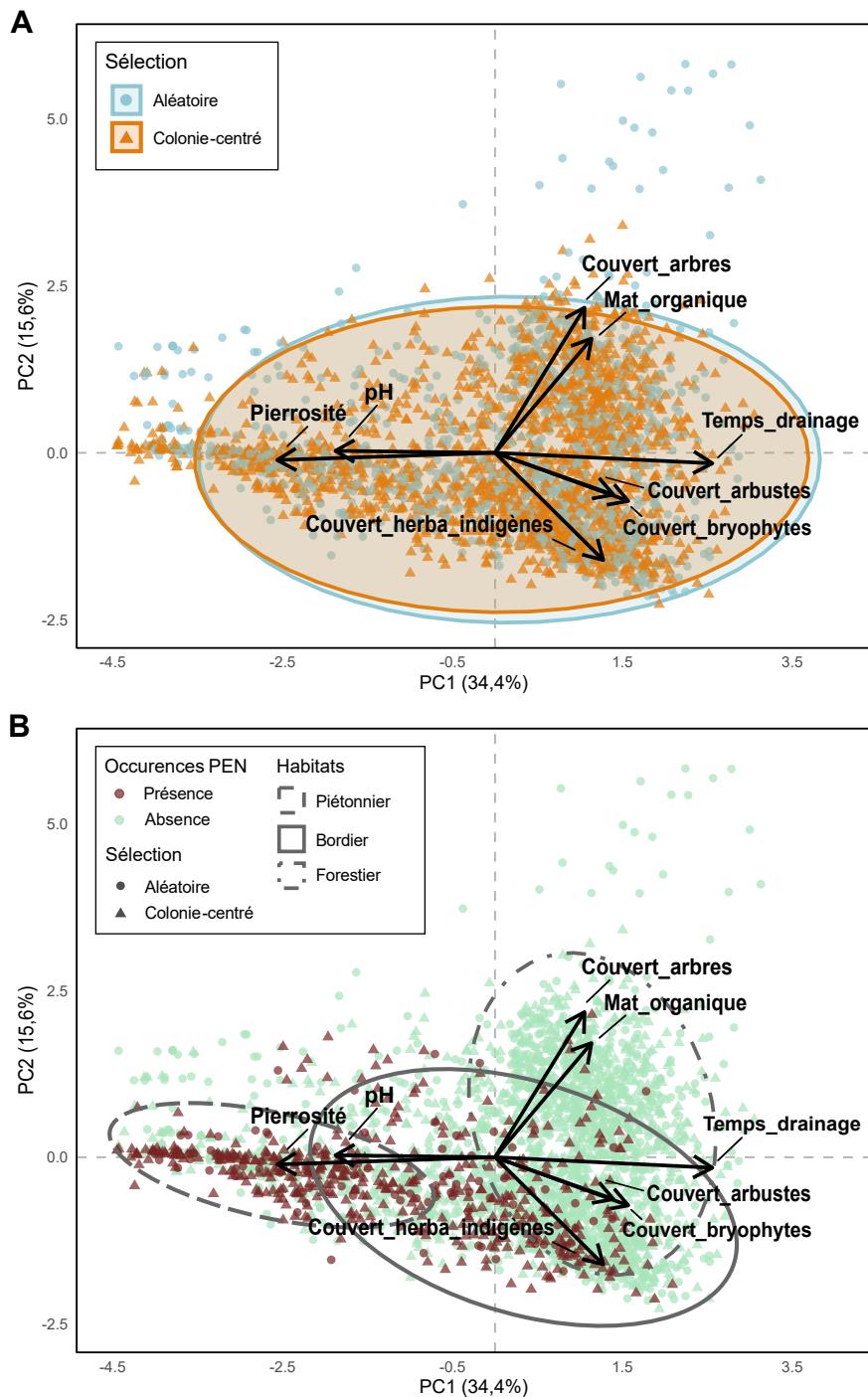


Figure 5. Analyses en composantes principales (ACP) des variables environnementales biotiques et abiotiques sur l'occurrence de plantes exotiques naturalisées (PEN) dans 3 325 quadrats échantillonnés au parc national de la Gaspésie, Canada. Les deux premiers axes de l'ACP illustrent la répartition des quadrats en fonction des variables environnementales selon A) le type de sélection des transects (aléatoire ou centré sur les colonies) et B) la présence/absence de PEN dans les différents habitats (piétonnier, bordier, forestier).

alors que l'altitude influence en plus le recouvrement de bryophytes et le pH. Toutes les variables environnementales sont significativement différentes entre les habitats.

2.5.3. COLONISATION DIFFÉRENTIELLE ENTRE LES SOURCES ET LES SENTIERS ET ENTRE LES TROIS HABITATS

La proportion de quadrats colonisés par des PEN et leur richesse spécifique par quadrat sont supérieures dans les sources de basses altitudes par rapport aux sentiers (proportion : $t_{386} = 16,95$; $P < 0,001$; richesse : $t_{281} = 20,03$, $P < 0,001$; Tableau 5). Les conditions environnementales dans les sources diffèrent généralement de celles des sentiers à l'exception de trois des 11 variables comparées (recouvrements arbustif et herbacé et pierrosité; Tableau S4). En sentier, l'ANCOVA indique que l'occurrence des PEN décroît linéairement en s'éloignant de la source dans les habitats piétonniers et bordiers (Figure 6). La fréquence des PEN est environ 25% plus élevée dans la section piétonnière par rapport à la section bordière au mont Logan et Jacques-Cartier. Cet écart est réduit au mont Albert où la fréquence des PEN est similaire dans l'habitat piétonnier et bordier en basse altitude et plus élevée en habitat piétonnier que bordier en haute altitude. Les PEN colonisent l'habitat piétonnier jusqu'à la toundra alpine dans les trois montagnes. L'habitat bordier est colonisé jusqu'en position sommitale aux monts Logan et Albert et jusqu'à 1 180 m a.s.l. au mont Jacques-Cartier. L'occurrence des PEN décroît aussi avec la distance le long du sentier dans l'habitat forestier des monts Logan et Albert, bien que la colonisation demeure toutefois limitée aux plus basses altitudes dans ces montagnes (Logan : 857 m a.s.l., Albert : 390 m a.s.l.).

Tableau 6. Valeurs de P des facteurs inclus dans les modèles de régression linéaire mixte mettant en relation huit variables environnementales biotiques et abiotiques avec le type de sélection de transect, la montagne, l'habitat, la distance à la source et l'altitude. Les résultats des tests de comparaisons multiples sont présentés pour les modèles significatifs où les lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives. Les valeurs significatives ($\alpha_{\text{Bonferroni}} = 0,00625$) sont en caractère gras.

Variables environnementales	Sélection de transect			Montagnes			Types d'habitat			Distance	Altitude
	$P_{\text{sélection}}$	P_{montagne}	Test de Tukey			P_{habitat}	Test de Tukey			P_{distance}	P_{altitude}
			Logan	Albert	J-C		P	B	F		
Recouvrement											
Arbres	0,416	<0,001	A	AB	B	<0,001	A	B	C	0,132	0,179
Arbustes	0,423	0,273	-	-	-	<0,001	A	B	C	0,305	0,013
Herbacées indigènes	0,220	0,037	-	-	-	<0,001	A	B	C	0,549	0,150
Bryophytes	0,356	<0,001	A	B	B	<0,001	A	B	C	0,014	<0,001
Pierrosité	0,800	<0,001	A	B	C	<0,001	A	B	C	<0,001	<0,001
Temps de drainage	0,835	<0,001	A	AB	B	<0,001	A	B	C	0,182	0,191
Épaisseur de matière organique	<0,001	<0,001	A	B	AB	<0,001	A	B	C	0,377	0,080
pH	0,807	<0,001	A	B	C	<0,001	A	B	C	0,932	<0,001

P : Piétonnier; B : Bordier; F : Forestier; J-C : mont Jacques-Cartier

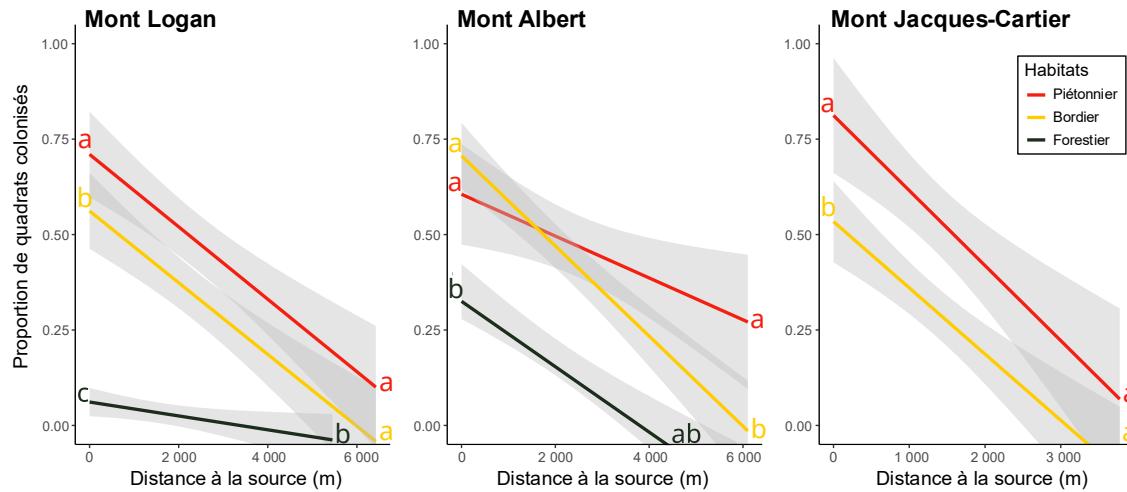


Figure 6. Proportion de quadrats colonisés par des plantes exotiques naturalisées (PEN) dans les habitats piétonnier, bordier et forestier en fonction de la distance à la source pour les monts Logan, Albert et Jacques-Cartier dans le parc national de la Gaspésie, Canada. Aucune PEN ne colonise l'habitat forestier au mont Jacques-Cartier. Les lettres à gauche indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite indiquent les différences entre les pentes. Les bandes grises représentent les intervalle de confiance ($\alpha = 0,05$).

2.5.4. DÉMOGRAPHIE ET RICHESSE LE LONG DES SENTIERS

Les variables démographiques des colonies (nombre, superficie, effectif des PEN) diminuent en fonction de la distance à la source (Figure 7). De manière générale, les variables démographiques sont inférieures au mont Jacques-Cartier par rapport aux monts Albert et Logan. Les plus grandes colonies sont situées au mont Albert et c'est aussi dans cette montagne qu'elles sont les plus nombreuses. La superficie des colonies et leur effectif sont plus élevés au mont Jacques-Cartier qu'au mont Logan.

La richesse spécifique des PEN décroît significativement en fonction de la distance à la source (mont Logan : $F_{1,88} = 15,5, P < 0,001, r^2 = 0,14$; mont Albert: $F_{1,128} = 62,8, P < 0,001, r^2 = 0,32$; mont Jacques-Cartier: $F_{1,67} = 21,1, P < 0,001, r^2 = 0,23$; Figure 8). Ce

patron de diminution linéaire de la richesse des PEN le long du sentier contraste avec celui affiché par les plantes indigènes qui est mieux décrit par une relation unimodale ($r^2 = -0,003$ contre $r^2 = 0,088$) présentant un maximum de richesse à mi-pente (mont Logan : $F_{2,87} = 9,0$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,152$; mont Albert : $F_{2,127} = 12,5$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,151$; mont Jacques-Cartier : $F_{12,66} = 19,4$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,351$; Figure 8).

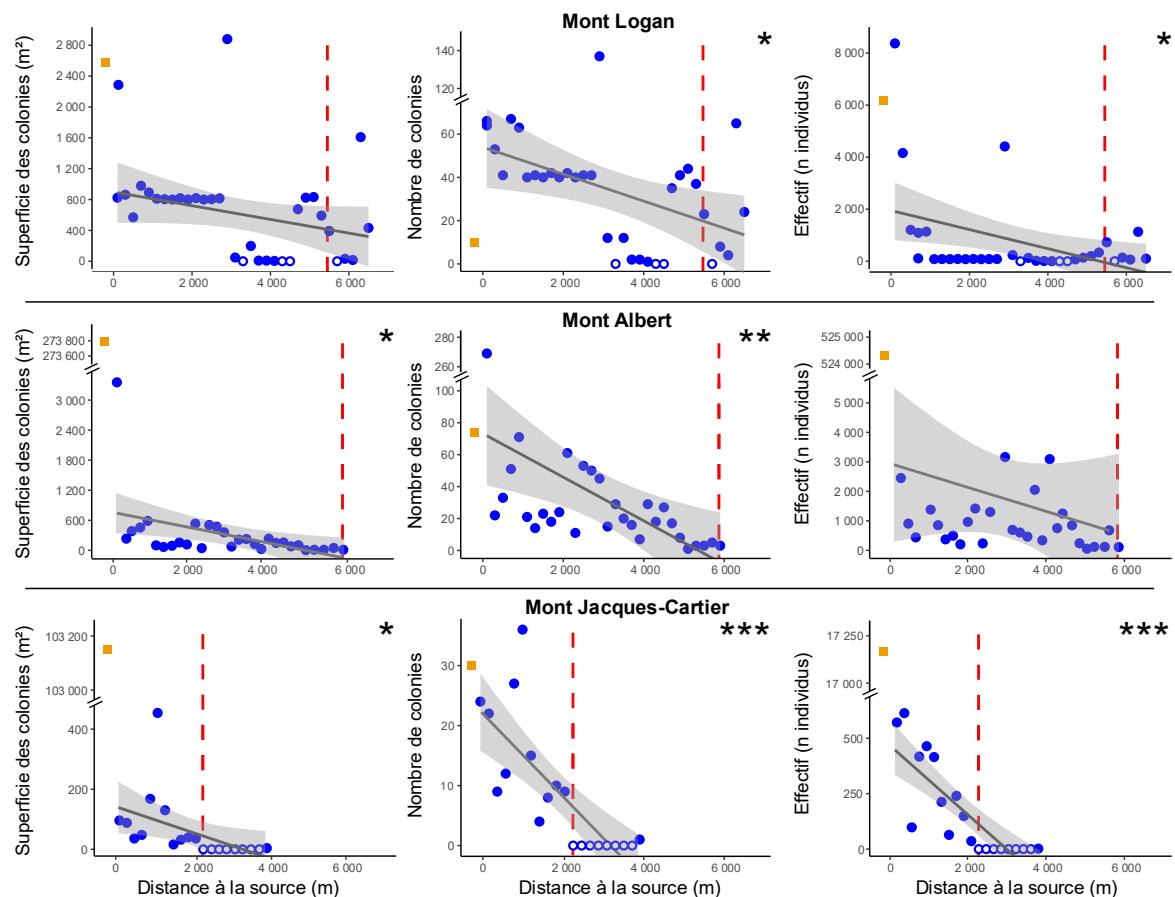


Figure 7. Variables démographiques (superficie des colonies, nombre de colonies et effectif des colonies) des colonies de plantes exotiques naturalisées en fonction de la distance à la source de la colonisation dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada. Les valeurs totales de chaque variable démographique sont exprimées pour les monts Logan, Albert et Jacques-Cartier dans les sources (carrés jaunes) et dans chaque segment de 200 m le long des sentiers (cercles bleus). Le trait pointillé rouge indique la limite des arbres. Les points vides représentent des valeurs nulles. Les astérisques indiquent les modèles linéaires significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

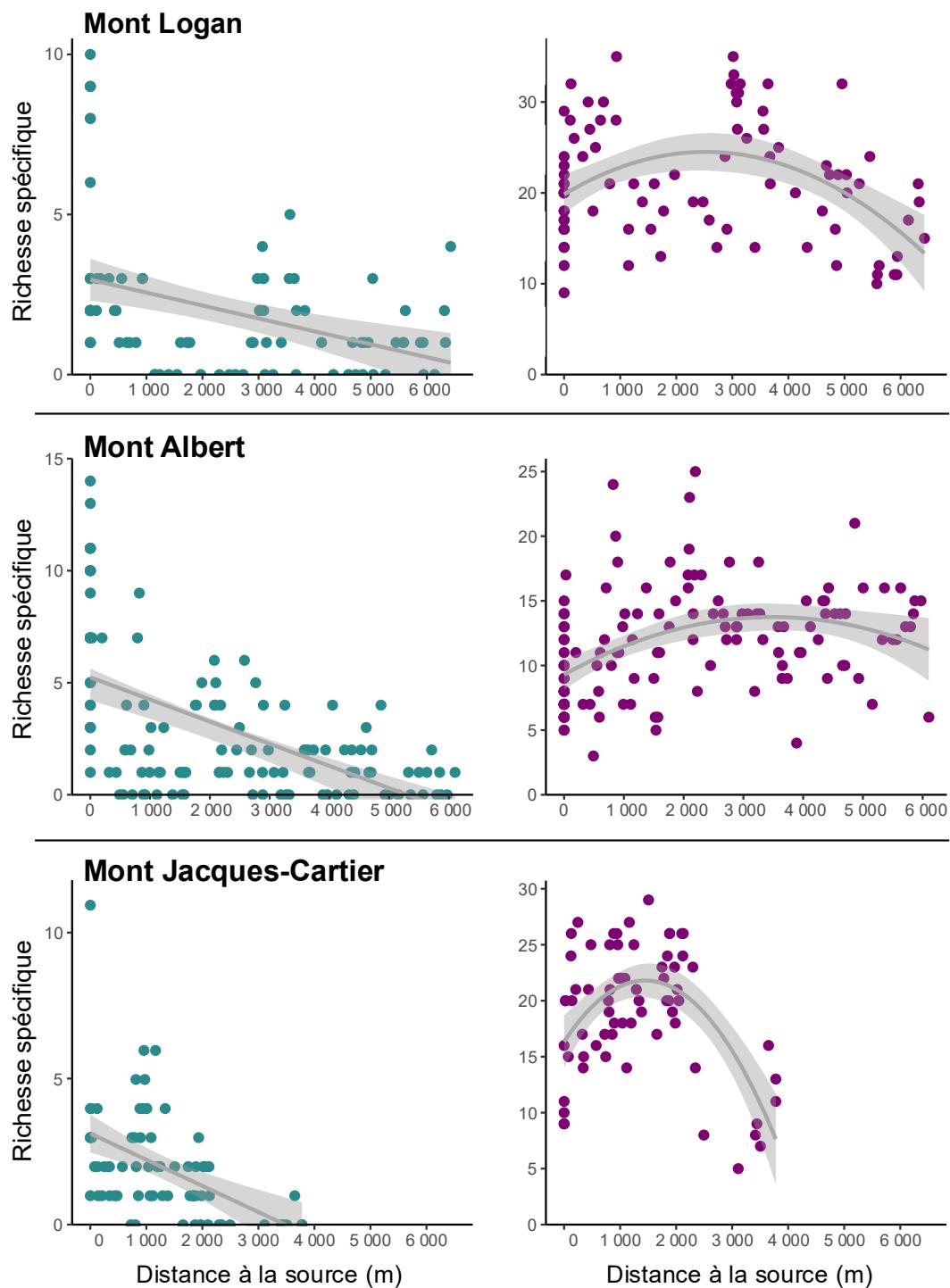


Figure 8. Richesse spécifique des plantes exotiques naturalisées (points verts) et indigènes (points pourpres) selon la distance à la source de la colonisation dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada.

2.6. DISCUSSION ET CONCLUSION

La colonisation de territoires nouveaux par les organismes est conditionnée par la disponibilité d'habitats propices à leur survie et à leur prolifération (Hutchinson, 1957; MacArthur, 1984). La colonisation tend éventuellement vers un seuil d'équilibre déterminé par la capacité de ces organismes à compétitionner avec les espèces résidentes et à tolérer les contraintes physiques qui prévalent dans les nouveaux habitats (Crawley, 1987). Ce processus est constaté depuis le 16^{ème} siècle pour plusieurs centaines d'espèces de PEN vasculaires principalement originaires d'Europe qui forment désormais le tiers de la flore du nord-est de l'Amérique du Nord (Cadotte et Lovett-Doust, 2001; Lavoie *et al.*, 2012; Mehrhoff, 2000). Dans ces contrées, la plupart des PEN se trouvent en basse altitude et sont peu répandues dans les montagnes qui sont des territoires nettement moins perturbés par l'action anthropique. À cet égard, une aire protégée située dans une région montagnarde constitue un système approprié pour évaluer le degré d'équilibre atteint par les PEN qui ont récemment colonisé un territoire. Dans cette étude, nous avons abordé la colonisation des sentiers de montagnes par les PEN sous l'angle des caractéristiques environnementales et de la démographie des colonies en place. À l'échelle locale des sentiers, nos résultats suggèrent que plusieurs habitats propices sont encore disponibles à la colonisation. Nous proposons toutefois que la couche de MO du sol freine la colonisation par les PEN, de sorte qu'elle s'amorce d'abord par les habitats piétonniers érodés avant de s'installer dans la bordure, puis ultimement en forêt. À l'échelle du système montagneux, les patrons de répartition de l'abondance et de la richesse spécifique des colonies reflètent une dynamique de colonisation active qui se traduit par une expansion directionnelle le long des sentiers, et qui progresse depuis les sources en basse altitude vers les sommets.

2.6.1. DISPONIBILITÉ DES HABITATS

L’analyse en composantes principales suggère que les PEN colonisent des sites où les conditions environnementales sont globalement similaires à celles généralement rencontrées le long des sentiers, depuis les zones-sources de basses altitudes vers des zones-puits réparties tout au long du gradient d’altitude. Or, la majorité (57%) des sites sélectionnés aléatoirement n’étaient effectivement pas colonisés par les PEN. Il semble donc y avoir un potentiel appréciable de sites actuellement exempts de PEN qui demeurent propices à la colonisation, corroborant l’hypothèse que le processus de colonisation par les PEN est encore en progression et n’a pas encore atteint un état d’équilibre dans ce massif montagneux. L’analyse individuelle de chaque variable environnementale nuance toutefois l’analyse multivariée et révèle que l’épaisseur de la couche de MO est inférieure dans les sites colonisés par les PEN en comparaison avec les sites sélectionnés au hasard.

2.6.2. LA MATIÈRE ORGANIQUE FREINE LA COLONISATION PAR LES PEN

Nos résultats suggèrent que l’épaisseur de la couche organique en surface du sol est la principale variable environnementale qui limite la colonisation des PEN dans notre système montagnard. Le climat froid et humide qui prévaut en forêt boréale ralentit la décomposition de la litière et entraîne une accumulation de la MO. Les parterres forestiers boréaux possèdent typiquement un important recouvrement en bryophytes, lesquelles peuvent à la fois contribuer à l’accumulation de MO (Shugart *et al.*, 1992) et à moduler directement les invasions biologiques (Dollery *et al.*, 2022; Kleinhesselink et Cushman, 2019). Or, aucune différence du couvert de bryophytes n’a été observée entre les quadrats colonisés par les PEN et ceux sélectionnés aléatoirement. L’accumulation de MO semble donc ralentir la colonisation des PEN dans le massif gaspésien indépendamment d’une interaction directe avec les bryophytes. Une épaisse couche de MO empêche l’accès des racines au sol minéral, ce qui tend à avoir un effet négatif sur la colonisation des PEN (Sullivan, 2020, Bartuszevige *et al.*, 2007; Rejmánek, 2015; Warren *et al.*, 2011, Chávez et Macdonald, 2010; Macdonald

et Fenniak, 2007). En effet, la germination de plusieurs espèces de PEN est fortement inhibée sur un substrat organique (Fowler, 1988; Jesson *et al.*, 2000) et la survie de ces espèces rudérales est contrainte par la faible disponibilité en éléments nutritifs des humus mor boréaux (Pastor et Mladenoff, 1992; Sullivan, 2020). À l'inverse, la MO peut avoir un effet positif sur la colonisation par les PEN dans les régions tempérées et tropicales marquées par des épisodes de déficit hydrique en raison de son rôle dans la régulation de l'humidité (Pollnac *et al.*, 2012) et de la fertilité du sol (Santa Regina, 2001; Vogt *et al.*, 1986).

2.6.3. LA COLONISATION DE L'ÉTAGE MONTAGNARD PAR LES SENTIERS

Les ANCOVA démontrent que le degré d'envahissement par les PEN décroît de l'habitat piétonnier vers l'habitat bordier, puis vers l'habitat forestier. Or, l'épaisseur de la couche de MO est plus faible dans l'habitat piétonnier, modérée dans l'habitat bordier et maximale dans l'habitat forestier. Aucune perturbation sévère (e.g. coupe, feu) n'a récemment eu lieu dans l'habitat forestier de sorte qu'il n'y a pas eu d'altération massive de la couche de MO qui s'est accumulée au cours de la succession. Par contre, l'aménagement de sentiers perturbe la végétation et modifie l'environnement local dès sa mise en place (Cole, 2004; Liddle, 1975). Le piétinement dans les sentiers compacte le sol, ce qui augmente le ruissellement et l'érosion de la couche organique de surface, exposant le substrat minéral (Cole, 2004; Hilyer *et al.*, 2023; Jula et Voiculescu, 2022). Les strates muscinale et arbustive de petite taille sont plus susceptibles au piétinement par les randonneurs que les plantes herbacées en raison de leur système invasculaire à croissance lente ou de leurs tiges ligneuses cassantes combinées à un système de régénération souvent limité (Barros *et al.*, 2013, Liddle, 1997; Pickering et Growcock, 2009). Les plantes herbacées qui représentent la totalité des PEN dans la région d'étude sont pour la plupart à stratégie fortement rudérales (St-Jean *et al.*, 2024), comprenant un cycle de vie rapide et une plus grande flexibilité structurale au stress mécanique (Grime, 2006). Ainsi, nous proposons que la colonisation en cours de l'étage montagnard est un processus progressif, qui commence dans l'habitat piétonnier, là où la faible épaisseur de MO ne limite pas l'établissement des PEN, puis procède

graduellement, mais inexorablement, vers l'habitat bordier puis forestier. La colonisation de ces habitats est toutefois ralentie par une épaisseur croissante de la MO et s'opère donc préférentiellement dans les microsites avec une couche organique plus mince.

2.6.4. DÉMOGRAPHIE DU PROCESSUS DE COLONISATION

En plus des contraintes environnementales, la colonisation de nouveaux territoires par les PEN est déterminée par divers processus démographiques (e.g. dispersion, germination, survie, reproduction) qui régulent la progression des populations depuis les sources de basses altitudes vers les sentiers dans la montagne. De fait, la taille des colonies de PEN, leur densité, leur effectif, de même que leur richesse spécifique diminuent en fonction de l'altitude et de la distance depuis la source, une tendance observée dans d'autres milieux montagnards (Alexander *et al.*, 2011; Liang *et al.*, 2008; Monty et Mahy, 2009; Pauchard *et al.*, 2009; Pollnac *et al.*, 2012; Trtikova *et al.*, 2010) et en accord avec les prédictions de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Dans une moindre mesure, nous observons que certaines espèces sont uniquement présentes en sentier. Au PNG, ces colonies affichent de plus faibles variables démographiques. Le même type de phénomène s'observe dans d'autres systèmes montagnards (Averett *et al.*, 2016 ; D'Antonio *et al.*, 2000) et représenterait des opportunités de colonisation idiosyncratiques.

2.6.5. LE GRADIENT DE DISTANCE ET D'ALTITUDE DE LA COLONISATION EN MONTAGNE

Nos résultats corroborent un patron de colonisation du territoire qui procède depuis des sources, correspondant à des habitats de basses altitudes intensément aménagés et achalandés, vers des puits, soit des sites répartis le long de sentiers qui conduisent jusque dans la toundra alpine. En effet, les sources abritent davantage de colonies qui sont de plus grandes superficies et qui hébergent des populations de PEN d'effectifs supérieurs par rapport à celles qui sont en sentiers. Les randonneurs qui fréquentent les sources en basse altitude constituent probablement le principal agent de dispersion des PEN (Haider *et al.*,

2018; Ware *et al.*, 2012) puisque les vêtements, les chaussures et autres accessoires transportent de nombreuses propagules de plusieurs espèces de PEN (Chown *et al.*, 2012; Mount et Pickering, 2009; Whinam *et al.*, 2005). L'utilisation des sentiers par les randonneurs crée deux situations qui contribuent à augmenter la taille du domaine colonisable par les PEN dans l'environnement montagnard. D'abord la translocation des graines par les randonneurs favorise la dispersion sur une longue distance de plusieurs espèces de PEN (Flory et Clay, 2006; Pickering *et al.*, 2010). De plus, ces semences ont une plus forte probabilité d'atteindre un site propice à leur recrutement grâce à l'érosion progressive de la couche organique et l'exposition de l'horizon minéral par le piétinement des randonneurs (Ballantyne et Pickering, 2015; Lucas-Borja *et al.*, 2011; Petryna *et al.*, 2002). C'est ce qui est observé dans les sentiers du PNG où l'épaisseur de la couche de MO n'est pas reliée au gradient d'altitude et affiche une faible variabilité dans l'habitat piétonnier, contrairement à ce que l'on observe dans les habitats bordier et forestier (Figure S111 ligne J). L'aménagement d'un sentier pédestre crée un habitat piétonnier relativement homogène le long du gradient d'altitude, un phénomène observé dans les corridors d'autres systèmes montagnards dans le monde (Alexander *et al.*, 2009; Lembrechts *et al.*, 2016; Pollnac *et al.*, 2012). Hors de l'habitat piétonnier, l'épaisseur de MO varie en fonction de l'altitude dans les habitats bordier et forestier, mais cette relation n'est pas uniforme entre les trois montagnes étudiées. Au mont Jacques-Cartier l'épaisseur de la MO s'accroît avec l'altitude dans l'habitat forestier, ce qui reflète le mauvais drainage des sols tourbeux de l'étage subalpin (Boudreau, 1984). Aux monts Logan et Albert, l'épaisseur de MO dans les habitats bordier et forestier s'amincit généralement avec l'élévation, indiquant un drainage plus rapide par rapport au mont Jacques-Cartier (Körner, 2021; Sundqvist *et al.*, 2013). Or, ces deux montagnes sont davantage envahies dans ces habitats par rapport au mont Jacques-Cartier (Tableau 5), indiquant encore une fois l'effet favorable d'une faible épaisseur de MO pour la colonisation par les PEN.

La diminution linéaire de la richesse spécifique des PEN en fonction de l'altitude contraste avec la relation unimodale décrite par les plantes indigènes le long des sentiers du PNG. La courbe quadratique unimodale entre la richesse spécifique et l'altitude représente

un modèle général de diversité floristique en milieu montagnard tempéré nordique (Guo *et al.*, 2013). Nous proposons que la différence de répartition entre les flores exotiques et introduites en fonction de l'altitude reflète des histoires de colonisation distinctes. Les espèces végétales indigènes ont colonisé la péninsule Gaspésienne suivant la déglaciation il y a c. 10 000 ans (Dalton *et al.*, 2020 ; 2023). Les espèces arctiques-alpines ont d'abord colonisé les habitats vierges laissés par le retrait du glacier. Le réchauffement postglaciaire a ensuite entraîné leur extirpation des habitats de basses altitudes où se sont établies des espèces plus thermophiles. L'arrangement des plantes indigènes observé aujourd'hui au PNG présente donc une zonation des communautés végétales avec une flore d'altitude spécialisée pour les habitats alpins et subalpins et une flore montagnarde plus typique des régions boréales et tempérées nordiques (Scoggan, 1950). La théorie du domaine médian (Colwell et Lees, 2000) prédit qu'un maximum de richesse spécifique se trouve dans la zone médiane d'un territoire montagneux en raison du chevauchement maximal des aires de répartition spécifiques. Le chevauchement de plages d'occupation de tailles variables et centrées à différents points le long du gradient d'altitude selon les espèces indique l'atteinte d'un état d'équilibre dans leurs aires de répartition. Au PNG, le domaine médian du sentier peut correspondre à la rencontre d'espèces associées à des conditions tempérées nordiques ou boréales et des espèces d'environnements subalpin et alpin (Jones et Willey, 2018; Scoggan, 1950). Ce partage n'est possible que si les espèces ont eu suffisamment de temps pour occuper la plupart des habitats disponibles (Billings, 1990; Daubenmire, 2012), démontrant un état d'équilibre dans la répartition altitudinale des arrangements floristiques indigènes. En comparaison, la faible richesse spécifique exotique documentée en 1950 indique que les plantes exotiques sont arrivées sur le territoire depuis la première moitié du 20^e siècle (St-Jean *et al.*, 2024), et ce, dans un territoire déjà occupé par les espèces indigènes. Nos données suggèrent que les PEN qui arrivent au PNG se trouvent d'abord dans les sources de basses altitudes. Pour survivre dans ces sources et éventuellement se disperser vers les hautes altitudes, les PEN doivent être des espèces généralistes pouvant non seulement persister dans les basses altitudes, mais aussi tolérer les conditions climatiques rigoureuses (e.g. exposition au froid, aux vents et à la neige ; Alexander *et al.*, 2011; Steyn *et al.*, 2017). En effet, la flore

exotique présente dans les plus hautes altitudes du PNG est composée d'espèces exotiques ubiquistes abondantes dans les basses altitudes du nord-est de l'Amérique du Nord (Gleason et Cronquist, 1991; Scoggan, 1978-1979).

Les résultats rapportés dans cette étude suggèrent que la colonisation en cours le long des sentiers est limitée par la dispersion des PEN. La répartition des PEN dans le paysage montagnard est étroitement liée avec l'occurrence d'actions anthropiques qui induisent une meilleure dispersion des propagules et/ou qui perturbent l'habitat. Par exemple, le secteur du mont Albert abrite une plus grande richesse en PEN par rapport aux autres montagnes étudiées (Tableau 3). C'est aussi dans ce secteur que le taux d'achalandage et l'ancienneté du sentier sont les plus élevés (Tableau S5), impliquant à la fois un transport accru de propagules et l'érosion de la couche organique favorisant leur établissement. La flore exotique de ce secteur est plus similaire à celle du mont Jacques-Cartier, le 2^e secteur le plus achalandé et développé, que celle du mont Logan. Cependant, le nombre d'espèces de PEN est plus élevé au mont Logan qu'au mont Jacques-Cartier. Cette différence pourrait refléter l'impact de l'aménagement d'infrastructures de télécommunication dans la zone de toundra alpine du mont Logan, impliquant un transport accru de propagules de PEN. En effet, la dispersion accrue des PEN dans un paysage montagnard est grandement accélérée par les perturbations anthropiques, un phénomène répertorié pour d'autres zones alpines dans les Appalaches (Sperduto *et al.*, 2023).

À l'échelle mondiale, plusieurs études soulignent que les territoires montagneux sont relativement protégés des invasions (Arévalo *et al.*, 2005; Barni *et al.*, 2012; Haider *et al.*, 2010; Ross *et al.*, 2008). Cette situation pourrait être temporaire puisque, dans le PNG situé dans les Appalaches du Nord-Est américain, nous révélons que la colonisation n'est pas encore terminée, car plusieurs habitats propices sont actuellement inoccupés par des PEN. L'expansion s'opère graduellement de l'habitat piétonnier vers l'habitat forestier et progresse des sources en basse altitude vers les sommets. La colonisation est encore incomplète comme l'indiquent les colonies moins nombreuses, plus petites et avec un effectif qui décroît en s'éloignant des sources le long des sentiers de même que le patron de richesse spécifique qui

diminue linéairement vers le sommet. La colonisation des hauts sommets des montagnes du Nord-Est américain par les PEN est en cours et ce processus sera favorisé par l'aménagement du territoire (Goncalves *et al.*, 2022; Tovar *et al.*, 2022; Wedegärtner *et al.*, 2022).

2.7. REMERCIEMENTS

Nous remercions Juliane Fisette, Philippe Blier, Lauriane Dumont et Camille Bussière pour leur aide sur le terrain. Ce travail a été financé par le programme MITACS-Accélération en vertu d'un partenariat entre la Sépaq et l'UQAR. Le projet a bénéficié des facilités de laboratoire offertes à la Station d'études montagnardes des Chic-Chocs (SEM).

2.8. RÉFÉRENCES

- Alexander, J.M., C. Kueffer, C.C. Daehler, P.J. Edwards, A. Pauchard, T. Seipel, MIREN Consortium, J. Arévalo, L. Cavieres, H. Dietz, G. Jakobs, K. McDougall, B. Naylor, R. Otto, C.G. Parks, L. Rew et N. Walsh, 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656–661. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013136108>.
- Alexander, J.M., J.J. Lembrechts, L.A. Cavieres, C. Daehler, S. Haider, C. Kueffer, G. Liu, K. McDougall, A. Milbau, A. Pauchard, L.J. Rew et T. Seipel, 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126(2), 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>.
- Alexander, J.M., B. Naylor, M. Poll, P.J. Edwards et H. Dietz, 2009. Plant invasions along mountain roads: The altitudinal amplitude of alien *Asteraceae* forbs in their native and introduced ranges. *Ecography*, 32(2), 334–344. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05605.x>.
- Anderson, L.G., S. Roccliffe, N.R. Haddaway et A.M. Dunn, 2015. The Role of Tourism and Recreation in the Spread of Non-Native Species: A Systematic Review and Meta-Analysis. *PLOS ONE*, 10(10), e0140833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140833>.
- Arévalo, J.R., J.D. Delgado, R. Otto, A. Naranjo, M. Salas et J.M. Fernández-Palacios, 2005. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(3), 185–202. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.09.003>.
- Averett, J.P., B. McCune, C.G. Parks, B.J. Naylor, T. DelCurto et R. Mata-González, 2016. Non-native plant invasion along elevation and canopy closure gradients in a middle rocky mountain ecosystem. *PLoS ONE*, 11(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147826>.
- Ballantyne, M. et C.M. Pickering, 2015. The impacts of trail infrastructure on vegetation and soils: Current literature and future directions. *Journal of Environmental Management*, 164, 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.08.032>.
- Barni, E., G. Bacaro, S. Falzoi, F. Spanna et C. Siniscalco, 2012. Establishing climatic constraints shaping the distribution of alien plant species along the elevation gradient in the Alps. *Plant Ecology*, 213(5), 757–767. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0039-z>.

- Barros, A., A. Pauchard, J. Lembrechts et L. Rew, 2018. MIREN trail survey protocols. Institute of Integrative Biology, Zurich, 13 p.
- Bartuszevige, A.M., R.L. Hrenko et D.L. Gorchov, 2007. Effects of Leaf Litter on Establishment, Growth and Survival of Invasive Plant Seedlings in a Deciduous Forest. *The American Midland Naturalist*, 158(2), 472-477. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2007\)158\[472:EOLLOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)158[472:EOLLOE]2.0.CO;2).
- Berger, J.-P. et J. Blouin, 2006. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 5h—Massif gaspésien et 5i—Haut massif gaspésien. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations, Québec. 205 p.
- Billings, W.D., 1990. The Mountain Forests of North America and Their Environments. Dans : C.B. Osmond, G.M. Hidy et L.F. Pitelka (édit.). *Plant Biology of the Basin and Range*, Springer, Berlin, p. 47–86.
- Boudreau, F., 1984. Écologie des étages alpin et subalpin du mont Jacques-Cartier, parc national de la Gaspésie. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 241 p.
- Brouillet, L., F. Coursol, S.J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle et P. Desmet, 2024. VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada. Disponible en ligne à : <http://data.canadensys.net/vascan>. [Visité le 2022-05-30].
- Burke, M.J.W. et J.P. Grime, 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77(3), 776–790. <https://doi.org/10.2307/2265501>.
- Cadotte, M. et J. Lovett-Doust, 2001. Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Écoscience*, 8(2), 230–238. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682649>.
- Capers, R.S., K.D. Kimball, K.P. McFarland, M.T. Jones, A.H. Lloyd, J.S. Munroe, G. Fortin, C. Mattrick, J. Goren, D.D. Sperduto et R. Paradis, 2013. Establishing alpine research priorities in northeastern North America. *Northeastern Naturalist*, 20(4), 559. <https://doi.org/10.1656/045.020.0406>.
- Chávez, V. et S.E. Macdonald, 2010. The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067–1075. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>.
- Chown, S.L., A.H.L. Huiskes, N.J.M. Gremmen, J.E. Lee, A. Terauds, K. Crosbie, Y. Frenot, K.A. Hughes, S. Imura, K. Kiefer, M. Lebouvier, B. Raymond, M. Tsujimoto, C. Ware, B. Van De Vijver et D.M. Bergstrom, 2012. Continent-wide risk assessment for the establishment of nonindigenous species in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(13), 4938–4943. <https://doi.org/10.1073/pnas.1119787109>.

- Cole, D.N., 2004. Impacts of hiking and camping on soils and vegetation: A review. Dans : Buckley, R. (édit.). Environmental impacts of ecotourism., CABI (Centre for Agriculture and Bioscience International), Wallingford, p. 41–60.
- Colwell, R.K. et D.C. Lees, 2000. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 70–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X).
- Crawley MJ, 1987. What makes a community invasible? Dans : Gray, P.A.J., M.J. Crawley et P.J. Edwards (édit.). Colonization, Succession, and Stability: the 26th Symposium of the British Ecological Society Held Jointly with the Linnean Society of London, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 429-453.
- Dalton, A.S., H.E. Dulfer, M. Margold, J. Heyman, J.J. Clague, D.G. Froese, M.S. Gauthier, A.L.C. Hughes, C.E. Jennings, S.L. Norris et B.J. Stoker, 2023. Deglaciation of the North American ice sheet complex in calendar years based on a comprehensive database of chronological data: NADI-1. *Quaternary Science Reviews*, 321, 108345. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108345>.
- Dalton, A.S., M. Margold, C.R. Stokes, L. Tarasov, A.S. Dyke, R.S. Adams, S. Allard, H.E. Arends, N. Atkinson, J.W. Attig, P.J. Barnett, R.L. Barnett, M. Batterson, P. Bernatchez, H.W. Borns, A. Breckenridge, J.P. Briner, E. Brouard, J.E. Campbell et al., 2020. An updated radiocarbon-based ice margin chronology for the last deglaciation of the North American Ice Sheet Complex. *Quaternary Science Reviews*, 234, 106223. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106223>.
- D'Antonio C.M., T.L. Dudley et M. Mack, 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. Dans: Walker, L.R. (édit.). *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam, p 413–452.
- Daubenmire, R., 2012. *Plant geography: With special reference to North America*. Elsevier, Amsterdam, 346 p.
- Davis, M.A., J.P. Grime et K. Thompson, 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>.
- di Castri, F., 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. Dans : Drake, J.A., F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek et M. Williamson (édit.). *Biological invasions: A global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment, Paris et Wiley, New Jersey, p. 1-30.
- Ellis, E.C. et N. Ramankutty, 2008. Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439–447. <https://doi.org/10.1890/070062>.

- Dollery, R., M.H. Bowie et N.M. Dickinson, 2022. The ecological importance of moss ground cover in dry shrubland restoration within an irrigated agricultural landscape matrix. *Ecology and Evolution*, 12(4), e8843. <https://doi.org/10.1002/ece3.8843>.
- Flory, S.L. et K. Clay, 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology*, 184(1), 131–141. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9057-4>.
- Fowler, N.L., 1988. What is a Safe Site?: Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4), 947–961. <https://doi.org/10.2307/1941250>.
- Fuentes, N., E. Ugarte, I. Kühn et S. Klotz, 2010. Alien plants in southern South America. A framework for evaluation and management of mutual risk of invasion between Chile and Argentina. *Biological Invasions*, 12(9), 3227–3236. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9716-9>.
- Gleason, H.A. et A. Cronquist, 1991. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. New York Botanical Garden, Bronx, 810 p.
- Goncalves, E., I. Herrera, J. Alexander, M. Duarte, L.A. Cavieres, L. Morales-Salinas et R.O. Bustamante, 2022. The upper range limit of alien plants is not in equilibrium with climate in the Andes of central Chile. *Plants*, 11(18), 2345. <https://doi.org/10.3390/plants11182345>.
- Gouvernement du Canada, 2019. Reconstruction de la route. Disponible en ligne à : https://www.histoiresdecheznous.ca/v2/tour-de-la-gaspesie-90ans-decouverte_90years-discovery/galerie/reconstruction-de-lautoroute/. [Visité le 2022-05-28].
- Grime, J.P., 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties (2^e édition). Wiley, Oxford, 464 p.
- Guo, Q., D.A. Kelt, Z. Sun, H. Liu, L. Hu, H. Ren et J. Wen, 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 3(1), 3007. <https://doi.org/10.1038/srep03007>.
- Haddad, N.M., L.A. Brudvig, J. Clobert, K.F. Davies, A. Gonzalez, R.D. Holt, T.E. Lovejoy, J.O. Sexton, M.P. Austin, C.D. Collins, W.M. Cook, E.I. Damschen, R.M. Ewers, B.L. Foster, C.N. Jenkins, A.J. King, W.F. Laurance, D.J. Levey, C.R. Margules, ... et J.R. Townshend, 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.
- Haider, S., J. Alexander, H. Dietz, L. Trepl, P.J. Edwards et C. Kueffer, 2010. The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant

- distributions along an altitudinal gradient. *Biological Invasions*, 12(12), 4003–4018. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9815-7>.
- Haider, S., C. Kueffer, H. Bruelheide, T. Seipel, J.M. Alexander, L.J. Rew, J.R. Arévalo, L.A. Cavieres, K.L. McDougall, A. Milbau, B.J. Naylor, K. Speziale et A. Pauchard, 2018. Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 27(6), 667–678. <https://doi.org/10.1111/geb.12727>.
- Hierro, J.L., J.L. Maron et R.M. Callaway, 2005. A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93(1), 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>.
- Hilyer, T., R.H. Martin et F. Turley, 2023. Comparing hydrologic impacts on recreational trails to remotely sensed data. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 32, 101052. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2023.101052>.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.03>.
- Jaccard, P., 1901. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 37, 547–549.
- Jesson, L., D. Kelly et A. Sparrow, 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 38(3), 451–468. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2000.9512696>.
- Jones, M. et L. Willey, 2018. *Eastern Alpine Guide: Natural history and conservation of mountain tundra east of the Rockies*. University Press of New England, Lebanon, 360 p.
- Jula, M. et M. Voiculescu, 2022. Assessment of the Annual Erosion Rate along Three Hiking Trails in the Făgăraș Mountains, Romanian Carpathians, Using Dendrogeomorphological Approaches of Exposed Roots. *Forests*, 13(12), 1993. <https://doi.org/10.3390/f13121993>.
- Kleinhesselink, A.R. et J.H. Cushman, 2019. Effects of native bryophytes on exotic grass invasion across an environmental gradient. *Ecosphere*, 10(6), e02769. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2769>.
- Körner, C., 2021. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (3^e édition), Springer, Berlin, 500 p.

- Lavoie, C., A. Saint-Louis, G. Guay et E. Groeneveld, 2012. Les plantes vasculaires exotiques naturalisées: Une nouvelle liste pour le Québec. *Le Naturaliste canadien*, 136(3), 6–32. <https://doi.org/10.7202/1009237ar>.
- Lembrechts, J.J., A. Pauchard, J. Lenoir, M A. Nuñez, C. Geron, A. Ven, P. Bravo-Monasterio, E. Teneb, I. Nijs et A. Milbau, 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(49), 14061–14066. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608980113>.
- Liang, Y., J. Liu, S.P. Zhang, S.J. Wang, W.H. Guo et R.Q. Wang, 2008. Genetic diversity of the invasive plant *Coreopsis grandiflora* at different altitudes in Laoshan Mountain, China. *Canadian Journal of Plant Science*, 88(4), 831–837. <https://doi.org/10.4141/CJPS07020>.
- Liddle, M., 1997. *Recreation Ecology: The Ecological Impact of Outdoor Recreation*, Chapman & Hall, London, 660 p.
- Liddle, M.J., 1975. A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biological Conservation*, 7(1), 17–36. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90028-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90028-2).
- Liedtke, R., A. Barros, F. Essl, J.J. Lembrechts, R.E.M. Wedegärtner, A. Pauchard et S. Dullinger, 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions*, 22(3), 1121–1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>.
- Loehle, C., 2007. Effect of ephemeral stepping stones on metapopulations on fragmented landscapes. *Ecological Complexity*, 4(1–2), 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2007.02.015>.
- Lucas-Borja, M.E., F. Bastida, J.L. Moreno, C. Nicolás, M. Andres, F.R. López et A. Del Cerro, 2011. The effects of human trampling on the microbiological properties of soil and vegetation in Mediterranean mountain areas. *Land Degradation & Development*, 22(4), 383–394. <https://doi.org/10.1002/lde.1014>.
- MacArthur, R.H., 1984. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, 288 p.
- MacArthur, R.H. et E.O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton, 220 p.
- Macdonald, S.E. et T.E. Fenniak, 2007. Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029>.

Mair, V.H., 2006. Contact and exchange in the ancient world, University of Hawaii Press, Honolulu, 310 p.

McDougall, K.L., A.A. Khuroo, L.L. Loope, C.G. Parks, A. Pauchard, Z.A. Reshi, I. Rushworth et C. Kueffer, 2011. Plant invasions in mountains: Global lessons for better management. *Mountain Research and Development*, 31(4), 380–387. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-11-00082.1>.

Mehrhoff, L.J., 2000. Immigration and expansion of the New England flora. *Rhodora*, 102(911), 280–298.

Monty, A. et G. Mahy, 2009. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia*, 159(2), 305–315. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1228-2>.

Mount, A. et C.M. Pickering, 2009. Testing the capacity of clothing to act as a vector for non-native seed in protected areas. *Journal of Environmental Management*, 91(1), 168–179. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.08.002>.

Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens et H. Wagner, 2023. vegan: Community ecology package (version 2.6-4). Disponible en ligne à : <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [Visité le 2023-06-12].

OpenGIS.ch., 2022. Qfield Mobile Geodata Collection App (version 2.0). Disponible en ligne à : <https://qfield.org>. [Visité le 2022-04-24].

Pastor, J. et D.J. Mladenoff, 1992. The southern boreal-northern hardwood forest border. Dans : Shugart, H.H., R. Leemans et G.B. Bonan (édit.). A system analysis of the global boreal forest, Cambridge University Press, Cambridge, p. 216–240.

Pauchard, A. et P.B. Alaback, 2004. Influence of Elevation, Land Use, and Landscape Context on Patterns of Alien Plant Invasions along Roadsides in Protected Areas of South-Central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238–248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x>.

Pauchard, A., C. Kueffer, H. Dietz, C.C. Daehler, J. Alexander, P.J. Edwards, J.R. Arévalo, L.A. Cavieres, A. Guisan, S. Haider, G. Jakobs, K. McDougall, C.I. Millar, B.J. Naylor, C.G. Parks, L.J. Rew et T. Seipel, 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479–486. <https://doi.org/10.1890/080072>.

Petitpierre, B., K. McDougall, T. Seipel, O. Broennimann, A. Guisan et C. Kueffer, 2016. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological application* 26(2), 530-544. <https://doi.org/10.1890/14-1871>.

- Petryna, L., M. Moora, C.O. Nuñes, J.J. Cantero et M. Zobel, 2002. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 195–202. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00549.x>.
- Pickering, C.M. et A.J. Growcock, 2009. Impacts of experimental trampling on tall alpine herbfields and subalpine grasslands in the Australian Alps. *Journal of Environmental Management*, 91(2), 532–540. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.09.022>.
- Pickering, C.M., W. Hill, D. Newsome et Y.-F. Leung, 2010. Comparing hiking, mountain biking and horse riding impacts on vegetation and soils in Australia and the United States of America. *Journal of Environmental Management*, 91(3), 551–562. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.09.025>.
- Pollnac, F., T. Seipel, C. Repath et L.J. Rew, 2012. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biological Invasions*, 14(8), 1753–1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>.
- Poskett, J., 2022. *Horizons: The global origins of modern science*, Mariner Books, New-York, 464 p.
- Price, E.A. et C. Marshall, 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity - An introduction to the proceedings. *Plant Ecology*, 141, 3-7.
- Proches, Ş., J.R.U. Wilson, R. Veldtman, J.M. Kalwij, D.M. Richardson et S.L. Chown, 2005. Landscape Corridors: Possible Dangers? *Science*, 310(5749), 779–783. <https://doi.org/10.1126/science.310.5749.779>.
- Pyšek, P., V. Jarošík, P.E. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, U. Schaffner et M. Vilà, 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18(5), 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>.
- Pyšek, P., V. Jarošík et T. Kučera, 2002. Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation*, 104(1), 13–24. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00150-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00150-1).
- Pyšek, P., J. Pergl, F. Essl, B. Lenzner, W. Dawson, H. Kreft, P. Weigelt, M. Winter, J. Kartesz, M. Nishino, L.A. Antonova, J.F. Barcelona, F.J. Cabesaz, D. Cárdenas, J. Cárdenas-Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, S. Dullinger, ... et M. van Kleunen, 2017. Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia*, 89(3), 203–274. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.203>.

R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing (version 4.2.1). Disponible en ligne à : <https://www.R-project.org/>. [Visité le 2022-07-24].

Rejmánek, M., 2015. Biological invasions in forests and forest plantations. Dans : Peh, K.S.-H., R.T. Corlett et Y. Bergeron (édit.). Routledge handbook of forest ecology, Routledge, Abingdon, p. 452-469.

Rohde Sloth, P., U. Lund Hansen et S. Karg, 2012. Viking Age garden plants from southern Scandinavia – diversity, taphonomy and cultural aspects. *Danish Journal of Archaeology*, 1(1), 27–38. <https://doi.org/10.1080/21662282.2012.750445>.

Rosenzweig, M.L, 2001. The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity?. *Evolutionary Ecology Research*, 3(3), 361–367. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00010-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00010-0).

Ross, L.C., P.W. Lambdon et P.E. Hulme, 2008. Disentangling the roles of climate, propagule pressure and land use on the current and potential elevational distribution of the invasive weed *Oxalis pes-caprae* L. on Crete. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(4), 251–268. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.06.001>.

Santa Regina, I., 2001. Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry*, 74(1), 11–28. <https://doi.org/10.1093/forestry/74.1.11>.

Saucier, J.-P., 1994. Le Point d'observation écologique : normes techniques. Ministère des ressources naturelles, Québec. 133 p.

Scoggan, H.J., 1950. The Flora of Bic and the Gaspe Peninsula, Quebec. Bulletin no 115, Biological series no 39, National Museum of Canada, Ottawa, 399 p.

Scoggan, H.J., 1978-1979. The Flora of Canada. Musée national des Sciences naturelles, publications de botanique no 7 (1, 2, 3, 4), Musée national du Canada, Ottawa, 1711 p.

Seebens, H., T.M. Blackburn, E.E. Dyer, P. Genovesi, P.E. Hulme, J.M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, G. Brundu, C. Capinha, L. Celesti-Grapow, W. Dawson, S. Dullinger, N. Fuentes, H. Jäger, ... et F. Essl, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>.

Seipel, T., C. Kueffer, L.J. Rew, C.C. Daehler, A. Pauchard, B.J. Naylor, J.M. Alexander, P.J. Edwards, C.G. Parks, J.R. Arevalo, L.A. Cavieres, H. Dietz, G. Jakobs, K. McDougall, R. Otto, et N. Walsh, 2012. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world: Mountain invasions at multiple scales. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 236–246. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00664.x>.

- Shugart, H.H., R. Leemans et G.B. Bonan, 1992. A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge, 580 p.
- Sorenson, J.L. et C.L. Johannessen, 2006. Biological evidence for pre-Columbian transoceanic voyages. Dans : Mair, V.H. (édit.). Contact and Exchange in the Ancient World, University of Hawaii Press, Honolulu, p. 238–297.
- Sparks, D.L., A.L. Page, P.A. Helmke, R.H. Loeppert, P.N. Soltanpour, M.A. Tabatabai, C.T. Johnston et M.E. Sumner, 1996. Methods of soil analysis. Part 3, Chemical methods. Soil Science Society of America, Madison, 1036 p.
- Sperduto, D.D., W.F., Nichols et M.T. Jones, 2023. Non-native vascular flora of alpine areas in the White Mountains, New Hampshire, USA. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 55 (1), 2243704. <https://doi.org/10.1080/15230430.2023.2243704>.
- St-Jean, A., G. de Lafontaine et L. Sirois, 2024. Atlas des plantes exotiques du parc national de la Gaspésie. Naturaliste canadien, 148(2), 58–125. <https://doi.org/10.7202/1115080ar>.
- Stohlgren, T.J., P. Pyšek, J. Kartesz, M. Nishino, A. Pauchard, M. Winter, J. Pino, D.M. Richardson, J.R.U. Wilson, B.R. Murray, M.L. Phillips, L. Ming-yang, L. Celesti-Grapo et X. Font, 2011. Widespread plant species: Natives versus aliens in our changing world. Biological Invasions, 13(9), 1931–1944. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0024-9>.
- Sullivan, J., 2020. Come from away: Non-native plant establishment within the boreal forest region of Newfoundland, Canada. Mémoire de maîtrise, University of Newfoundland, 144 p.
- Sundqvist, M.K., N.J. Sanders et D.A. Wardle, 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradients: Processes, mechanisms, and insights for global change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 44(1), 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>.
- Tovar, C., A.F. Carril, A.G. Gutiérrez, A. Ahrends, L. Fita, P. Zaninelli, P. Flombaum, A.M. Abarzúa, D. Alarcón, V. Aschero, S. Báez, A. Barros, J. Carilla, M.E. Ferrero, S.G.A. Flantua, P. González, C.G. Menéndez, O.A. Pérez-Escobar, A. Pauchard, ... et P.M. Hollingsworth, 2022. Understanding climate change impacts on biome and plant distributions in the Andes: Challenges and opportunities. Journal of Biogeography, 49(8), 1420–1442. <https://doi.org/10.1111/jbi.14389>.
- Trtikova, M., P.J. Edwards et S. Güsewell, 2010. No adaptation to altitude in the invasive plant *Erigeron annuus* in the Swiss Alps. Ecography, 33(3), 556–564. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05708.x>.

van der Loo, M., 2022. simputation: An R package for imputation of missing values (version 0.2.8). Disponible en ligne à : <https://cran.r-project.org/web/packages/simputation/index.html>. [Visité le 2022-09-11].

van Kleunen, M., W. Dawson, F. Essl, J. Pergl, M. Winter, E. Weber, H. Kreft, P. Weigelt, J. Kartesz, M. Nishino, L.A. Antonova, J.F. Barcelona, F.J. Cabezas, D. Cárdenas, J. Cárdenas-Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, A.L. Ebel, ... et P. Pyšek, 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525(7567), 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature14910>.

van Kleunen, M., W. Dawson et N. Maurel, 2015. Characteristics of successful alien plants. *Molecular Ecology*, 24(9), 1954–1968. <https://doi.org/10.1111/mec.13013>.

Vogt, K.A., C.C. Grier et D.J. Vogt, 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. Dans : MacFadyen, A. et E.D. Ford (édit.). *Advances in Ecological Research* Vol. 15, Academic Press, London, p. 303–377.

Ware, C., D.M. Bergstrom, E. Müller et I.G. Alsos, 2012. Humans introduce viable seeds to the Arctic on footwear. *Biological Invasions*, 14(3), 567–577. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0098-4>.

Wasowicz, P., A.N. Sennikov, K.B. Westergaard, K. Spellman, M. Carlson, L.J. Gillespie, J.M. Saarela, S.S. Seefeldt, B. Bennett, C. Bay, S. Ickert-Bond et H. Väre, 2020. Non-native vascular flora of the Arctic: Taxonomic richness, distribution and pathways. *Ambio*, 49(3), 693–703. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01296-6>.

Wedegärtner, R.E.M., J.J. Lembrechts, R. Van Der Wal, A. Barros, A. Chauvin, I. Janssens et B.J. Graae, 2022. Hiking trails shift plant species' realized climatic niches and locally increase species richness. *Diversity and Distributions*, 28(7), 1416–1429. <https://doi.org/10.1111/ddi.13552>.

Whinam, J., N. Chilcott et D.M. Bergstrom, 2005. Subantarctic hitchhikers: Expeditioners as vectors for the introduction of alien organisms. *Biological Conservation*, 121(2), 207–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.04.020>.

Wonham, M., 2006. Species invasions. Dans : Groom, M.J., G.K. Meffe et C.R. Carroll (édit.). *Principles of Conservation Biology* (3^e édition), Sinauer Associates, Sunderland, p. 209–227.

2.9. MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE

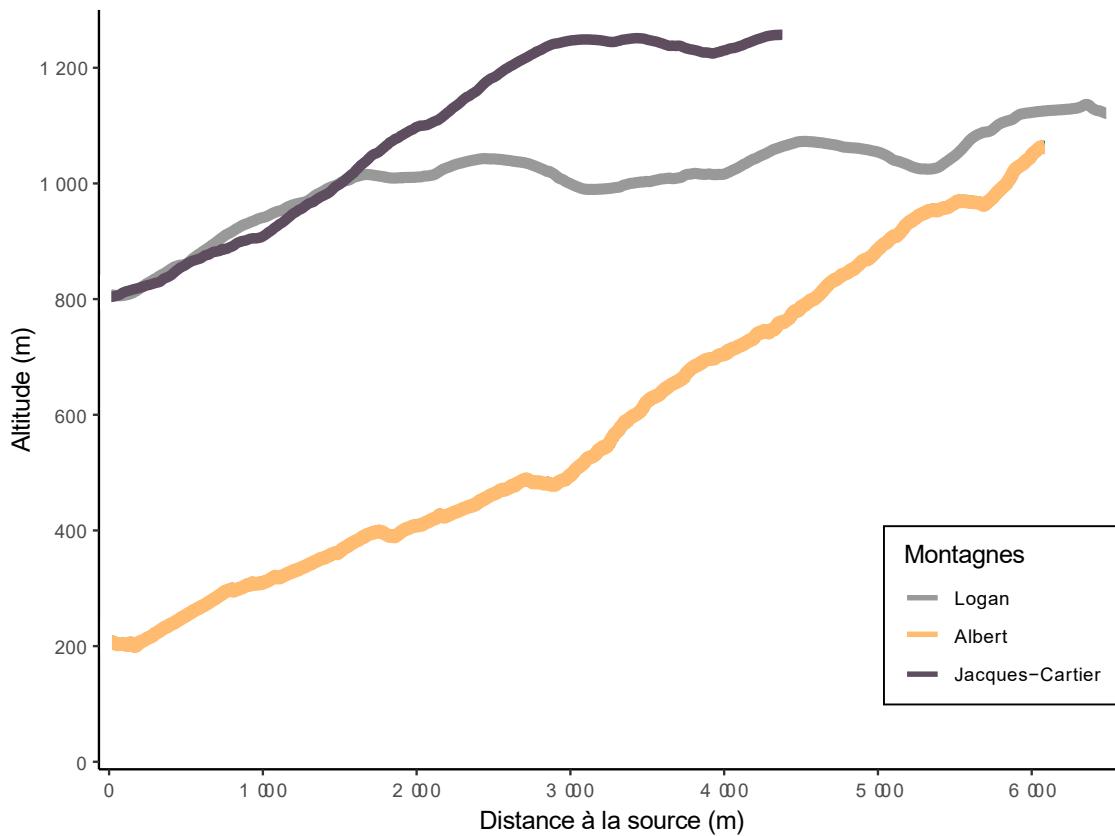


Figure S108. Profils d'altitudes pour trois montagnes étudiées au parc national de la Gaspésie, Canada.

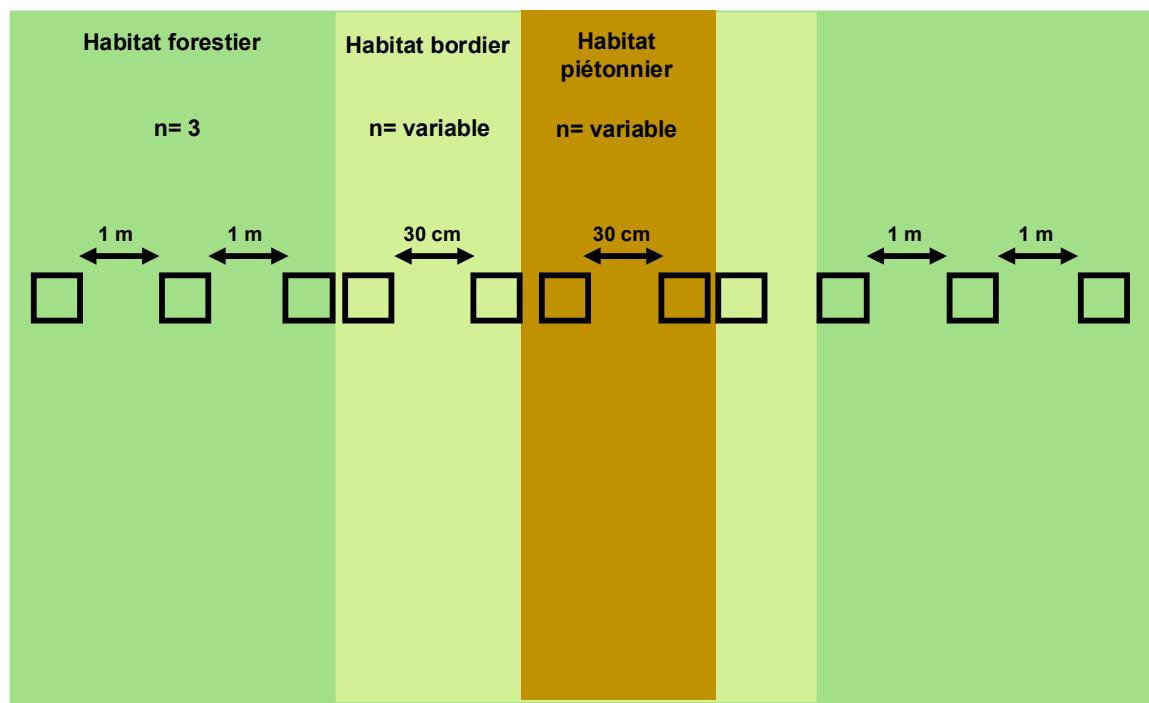


Figure S109. Disposition des quadrats à l'intérieur des transects d'échantillonnage.

Tableau S2. Espèces répertoriées dans 289 transects échantillonnés dans trois montagnes du parc national de la Gaspésie, Canada.

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
<i>Pinaceae</i>	Abibal	<i>Abies balsamea</i>	Sapin baumier	Balsam fir
<i>Sapindaceae</i>	Acespi	<i>Acer spicatum</i>	Érable à épis	Mountain maple
<i>Asteraceae</i>	Achbor	<i>Achillea borealis</i>	Achillée millefeuille	Common yarrow
<i>Ranunculaceae</i>	Actrub	<i>Actaea rubra</i>	Actée rouge	Red baneberry
<i>Poaceae</i>	Agrcap	<i>Agrostis capillaris</i> ¹	Agrostide fine	Colonial bentgrass
<i>Poaceae</i>	Agrgig	<i>Agrostis gigantea</i> ¹	Agrostide blanche	Redtop
<i>Poaceae</i>	Agrmer	<i>Agrostis mertensii</i>	Agrostide de mertens	Northern bentgrass
<i>Poaceae</i>	Agrsca	<i>Agrostis scabra</i>	Agrostide scabre	Rough bentgrass
<i>Poaceae</i>	Agscme	<i>Agrostis scabra/A. mertensii</i>	Complexe Agrostis scabre/Agrostis de mertens	Rough bentgrass/ Northern bentgrass complex
<i>Betulaceae</i>	Alnln	<i>Alnus alnobetula</i>	Aulne vert	Green alder
<i>Rosaceae</i>	Amebar	<i>Amelanchier bartramiana</i>	Amélanchier de bartram	Bartram's serviceberry
<i>Asteraceae</i>	Anamar	<i>Anaphalis margaritacea</i>	Anaphale marguerite	Common pearly everlasting
<i>Poaceae</i>	Antmot	<i>Anthoxanthum monticola</i>	Hiérochloé des montagnes	Alpine sweetgrass
<i>Araliaceae</i>	Aranud	<i>Aralia nudicaulis</i>	Aralie à tige nue	Wild sarsaparilla
<i>Ericaceae</i>	Arcalp	<i>Arctous alpina</i>	Busserole alpine	Alpine bearberry
<i>Asteraceae</i>	Aremin	<i>Arctium minus</i> ¹	Petite bardane	Common burdock
<i>Asteraceae</i>	Arnlan	<i>Arnica lanceolata</i>	Arnica à aigrette brune	Lance-leaved arnica
<i>Athyriaceae</i>	Athfil	<i>Athyrium filix-femina</i>	Athyrie fougère-femelle	Common lady fern
<i>Poaceae</i>	Avefle	<i>Avenella flexuosa</i>	Deschampsie flexueuse	Wavy hairgrass

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
<i>Betulaceae</i>	Betall	<i>Betula alleghaniensis</i>	Bouleau jaune	Yellow birch
<i>Betulaceae</i>	Betcor	<i>Betula cordifolia</i>	Bouleau à feuilles cordées	Heart-leaved birch
<i>Betulaceae</i>	Betgla	<i>Betula glandulosa</i>	Bouleau glanduleux	Glandular birch
<i>Betulaceae</i>	Betpap	<i>Betula papyrifera</i>	Bouleau à papier	Paper birch
<i>Poaceae</i>	Calcan	<i>Calamagrostis canadensis</i>	Calamagrostide du canada	Bluejoint reedgrass
<i>Cyperaceae</i>	Cararc	<i>Carex arctata</i>	Carex comprimé	Drooping woodland sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carbig	<i>Carex bigelowii</i>	Carex de bigelow	Bigelow's sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carbru	<i>Carex brunneoscens</i>	Carex brunâtre	Brownish sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carcan	<i>Carex canescens</i>	Carex blanchâtre	Hoary sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carcra	<i>Carex crawfordii</i>	Carex de crawford	Crawford's sedge
<i>Cyperaceae</i>	Cardis	<i>Carex disperma</i>	Carex disperme	Two-seeded sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carech	<i>Carex echinata</i>	Carex étoilé	Star sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carfla	<i>Carex flava</i>	Carex jaune	Yellow sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carlac	<i>Carex lacustris</i>	Carex lacustre	Lake sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carlen	<i>Carex lenticularis</i>	Carex lenticulaire	Lenticular sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carlep	<i>Carex leptonervia</i>	Carex leptonervé	Finely-nerved sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carmag	<i>Carex magellanica</i>	Carex de magellan	Boreal bog sedge
<i>Brassicaceae</i>	Carpes	<i>Cardamine pensylvanica</i>	Cardamine de pennsylvanie	Pennsylvania bittercress
<i>Cyperaceae</i>	Carsco	<i>Carex scoparia</i>	Carex à balais	Pointed broom sedge
<i>Cyperaceae</i>	Carsti	<i>Carex stipata</i>	Carex stipité	Awl-fruited sedge
<i>Cyperaceae</i>	Cartri	<i>Carex trisperma</i>	Carex trisperme	Three-seeded sedge

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Orobanchaceae	Cassep	<i>Castilleja septentrionalis</i>	Castilléjie septentrionale	Sulphur paintbrush
Caryophyllaceae	Cerfon	<i>Cerastium fontanum</i> ¹	Céraiste des fontaines	Common mouse-ear chickweed
Onagraceae	Chaang	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	Épilobe à feuilles étroites	Fireweed
Saxifragaceae	Chrame	<i>Chrysosplenium americanum</i>	Dorine d'amérique	American golden-saxifrage
Poaceae	Cinlat	<i>Cinna latifolia</i>	Cinna à larges feuilles	Drooping woodreed
Onagraceae	Ciralp	<i>Circaealpina</i>	Circée alpine	Small enchanter's nightshade
Osmundaceae	Clacla	<i>Claytosmunda claytoniana</i>	Osmonde de clayton	Interrupted fern
Liliaceae	Clibor	<i>Clintonia borealis</i>	Clintonie boréale	Yellow clintonia
Apiaceae	Conchi	<i>Conioselinum chinense</i>	Coniosélinum de genesee	Chinese hemlock-parsley
Ranunculaceae	Coptri	<i>Coptis trifolia</i>	Savoyane	Goldthread
Cornaceae	Corcan	<i>Cornus canadensis</i>	Quatre-temps	Bunchberry
Cornaceae	Corser	<i>Cornus sericea</i>	Cornouiller hart-rouge	Red-osier dogwood
Poaceae	Dacglo	<i>Dactylis glomerata</i> ¹	Dactyle pelotonné	Orchard grass
Poaceae	Danspi	<i>Danthonia spicata</i>	Danthonie à épis	Poverty oatgrass
Poaceae	Denpun	<i>Sitobolium punctilobulum</i>	Dennstaedtie à lobules ponctués	Eastern hay-scented fern
Poaceae	Desces	<i>Deschampsia cespitosa</i>	Deschampsie cespitueuse	Tufted hairgrass
Diapensiaceae	Dialap	<i>Diapensia lapponica</i>	Diapensie de laponie	Lapland diapensia
Caprifoliaceae	Dielon	<i>Diervilla lonicera</i>	Dièreville chèvrefeuille	Northern bush-honeysuckle

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
<i>Lycopodiaceae</i>	Diphas	<i>Diphasiastrum</i> × <i>sabinifolium</i>	Lycopode à feuilles de genévrier	Savin-leaved ground-cedar
<i>Droseraceae</i>	Drorot	<i>Drosera</i> <i>rotundifolia</i>	Droséra à feuilles rondes	Round-leaved sundew
<i>Dryopteridaceae</i>	Drycam	<i>Dryopteris</i> <i>campyloptera</i>	Dryoptère arquée	Mountain wood fern
<i>Dryopteridaceae</i>	Drycri	<i>Dryopteris</i> <i>cristata</i>	Dryoptère à crêtes	Crested wood fern
<i>Dryopteridaceae</i>	Dryexp	<i>Dryopteris</i> <i>expansa</i>	Dryoptère dressée	Spreading wood fern
<i>Dryopteridaceae</i>	Dryint	<i>Dryopteris</i> <i>intermedia</i>	Dryoptère intermédiaire	Evergreen wood fern
<i>Dryopteridaceae</i>	Drymar	<i>Dryopteris</i> <i>marginalis</i>	Dryoptère à sores marginaux	Marginal wood fern
<i>Poaceae</i>	Elyrep	<i>Elymus repens</i> ¹	Chiendent commun	Quackgrass
<i>Ericaceae</i>	Empnig	<i>Empetrum nigrum</i>	Camarine noire	Black crowberry
<i>Onagraceae</i>	Epiana	<i>Epilobium</i> <i>anagallidifolium</i>	Épilobe à feuilles de mouron	Alpine willowherb
<i>Onagraceae</i>	Epicil	<i>Epilobium</i> <i>ciliatum</i>	Épilobe cilié	Northern willowherb
<i>Orchidaceae</i>	Epihel	<i>Epipactis</i> <i>helleborine</i> ¹	Épipactis petit- hellébore	Broad-leaved helleborine
<i>Ericaceae</i>	Epirep	<i>Epigaea repens</i>	Épigée rampante	Trailing arbutus
<i>Equisetaceae</i>	Equarv	<i>Equisetum</i> <i>arvense</i>	Prêle des champs	Field horsetail
<i>Equisetaceae</i>	Equsyl	<i>Equisetum</i> <i>sylvaticum</i>	Prêle des bois	Woodland horsetail
<i>Orobanchaceae</i>	Eupnem	<i>Euphrasia</i> <i>nemorosa</i> ¹	Euphraise des bois	Common eyebright
<i>Asteraceae</i>	Eurmac	<i>Eurybia</i> <i>macrophylla</i>	Aster à grandes feuilles	Large-leaved aster
<i>Poaceae</i>	Fesrub	<i>Festuca rubra</i> ^{1, 2}	Fétuque rouge	Red fescue
<i>Rosaceae</i>	Fraves	<i>Fragaria vesca</i>	Fraisier des bois	Woodland strawberry

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Rubiaceae	Galasp	<i>Galium asprellum</i>	Gaillet piquant	Rough bedstraw
Rubiaceae	Galmol	<i>Galium mollugo</i> ¹	Gaillet mollugine	Smooth bedstraw
Rubiaceae	Galtri	<i>Galium triflorum</i>	Gaillet à trois fleurs	Three-flowered bedstraw
Ericaceae	Gauhis	<i>Gaultheria hispida</i>	Petit thé	Creeping snowberry
Ericaceae	Gapro	<i>Gaultheria procumbens</i>	Thé des bois	Eastern teaberry
Rosaceae	Geuale	<i>Geum aleppicum</i>	Benoîte d'alep	Yellow avens
Rosaceae	Geumac	<i>Geum macrophyllum</i>	Benoîte à grandes feuilles	Large-leaved avens
Rosaceae	Geuriv	<i>Geum rivale</i>	Benoîte des ruisseaux	Water avens
Poaceae	Glygra	<i>Glyceria grandis</i>	Glycérie géante	Tall mannagrass
Poaceae	Glymel	<i>Glyceria melicaria</i>	Glycérie mélicaire	Slender mannagrass
Poaceae	Glystr	<i>Glyceria striata</i>	Glycérie striée	Fowl mannagrass
Cystopteridaceae	Gymdry	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Gymnocarpe fougère-du-chêne	Common oak fern
Apiaceae	Hermax	<i>Heracleum maximum</i>	Berce laineuse	American cow parsnip
Asteraceae	Hiemac	<i>Hieracium maculatum</i> s.l. ¹	Épervière vulgaire	Common hawkweed
Asteraceae	Hieumb	<i>Hieracium umbellatum</i>	Épervière en ombelle	Umbellate hawkweed
Lycopodiaceae	Hupluc	<i>Huperzia lucidula</i>	Lycopode brillant	Shining firmoss
Araliaceae	Hydame	<i>Hydrocotyle americana</i>	Hydrocotyle d'amérique	American water-pennywort
Aquifoliaceae	Ilemuc	<i>Ilex mucronata</i>	Némopanthe mucroné	Mountain holly
Juncaceae	Junalp	<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	Jonc alpin	Northern green rush
Juncaceae	Juneff	<i>Juncus effusus</i>	Jonc épars	Soft rush
Juncaceae	Junfil	<i>Juncus filiformis</i>	Jonc filiforme	Thread rush

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
<i>Juncaceae</i>	Junsty	<i>Juncus stygius</i>	Jonc des tourbières	Moor rush
<i>Juncaceae</i>	Junten	<i>Juncus tenuis</i>	Jonc grêle	Path rush
<i>Ericaceae</i>	Kalpol	<i>Kalmia polifolia</i>	Kalmia à feuilles d'andromède	Pale bog laurel
<i>Poaceae</i>	Koespi	<i>Koeleria spicata</i>	Trisète à épis	Spike trisetum
<i>Pinaceae</i>	Larlar	<i>Larix laricina</i>	Mélèze laricin	Tamarack
<i>Asteraceae</i>	Leuvul	<i>Leucanthemum vulgare</i> ¹	Marguerite blanche	Oxeye daisy
<i>Linnaeaceae</i>	Linbor	<i>Linnaea borealis</i>	Linnée boréale	Twinflower
<i>Poaceae</i>	Lolaru	<i>Lolium arundinaceum</i> ¹	Fétuque élevée	Tall ryegrass
<i>Poaceae</i>	Lolpee	<i>Lolium perenne</i> ¹	Ivraie vivace	Perennial ryegrass
<i>Caprifoliaceae</i>	Loncan	<i>Lonicera canadensis</i>	Chèvrefeuille du canada	Canada fly-honeysuckle
<i>Fabaceae</i>	Lotcor	<i>Lotus corniculatus</i> ¹	Lotier corniculé	Garden bird's-foot trefoil
<i>Juncaceae</i>	Luzmul	<i>Luzula multiflora</i>	Luzule multiflore	Many-flowered woodrush
<i>Juncaceae</i>	Luzpar	<i>Luzula parviflora</i>	Luzule parviflore	Small-flowered woodrush
<i>Lycopodiaceae</i>	Lyccla	<i>Lycopodium clavatum</i>	Lycopode claviforme	Lycopode claviforme
<i>Primulaceae</i>	Lysbor	<i>Lysimachia borealis</i>	Trientale boréale	Northern starflower
<i>Asparagaceae</i>	Maican	<i>Maianthemum canadense</i>	Maïanthème du canada	Wild lily-of-the-valley
<i>Asteraceae</i>	Matdis	<i>Matricaria discoidea</i> ¹	Matricaire odorante	Pineappleweed
<i>Onocleaceae</i>	Matstr	<i>Matteuccia struthiopteris</i>	Matteuccie fougère-à-l'autruche	Ostrich fern
<i>Poaceae</i>	Mileff	<i>Milium effusum</i>	Millet diffus	Wood millet
<i>Saxifragaceae</i>	Mitnud	<i>Mitella nuda</i>	Mitrelle nue	Naked mitrewort
<i>Rubiaceae</i>	Mitrep	<i>Mitchella repens</i>	Pain-de-perdrix	Partridgeberry

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Ericaceae	Monunf	<i>Moneses uniflora</i>	Monésès uniflore	One-flowered wintergreen
Ericaceae	Monuni	<i>Monotropa uniflora</i>	Monotrope uniflore	Ghost pipe
Asteraceae	Nabalb	<i>Nabalus albus</i>	Prenanthe blanche	White rattlesnakeroot
Asteraceae	Nabalt	<i>Nabalus altissimus</i>	Prenanthe élevée	Tall rattlesnakeroot
Asteraceae	Nabtri	<i>Nabalus trifoliolatus</i>	Prenanthe trifoliolée	Three-leaved rattlesnakeroot
Orchidaceae	Neocor	<i>Neottia cordata</i>	Listère cordée	Heart-leaved twayblade
Asteraceae	Omanor	<i>Omalotheca norvegica</i>	Gnaphale de norvège	Norwegian cudweed
Asteraceae	Omasyl	<i>Omalotheca sylvatica</i> ¹	Gnaphale des bois	Woodland cudweed
Asteraceae	Oretri	<i>Oreojuncus trifidus</i>	Jonc trifide	Highland rush
Ericaceae	Ortsec	<i>Orthilia secunda</i>	Pyrole unilatérale	One-sided wintergreen
Osmundaceae	Osmcin	<i>Osmundastrum cinnamomeum</i>	Osmonde cannelle	Cinnamon fern
Oxalidaceae	Oxamon	<i>Oxalis montana</i>	Oxalide de montagne	White wood-sorrel
Asteraceae	Petfri	<i>Petasites frigidus</i>	Pétasite des régions froides	Arctic sweet coltsfoot
Thelypteridaceae	Phecon	<i>Phegopteris connectilis</i>	Phégoptère du hêtre	Northern beech fern
Poaceae	Phlalp	<i>Phleum alpinum</i>	Fléole alpine	Alpine timothy
Poaceae	Phlpra	<i>Phleum pratense</i> ¹	Fléole des prés	Common timothy
Ericaceae	Phycae	<i>Phyllodoce caerulea</i>	Phyllodoce bleue	Purple mountain heather
Pinaceae	Picgl	<i>Picea glauca</i>	Épinette blanche	White spruce
Pinaceae	Picmar	<i>Picea mariana</i>	Épinette noire	Black spruce

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Asteraceae	Pilaur	<i>Pilosella aurantiaca</i> ¹	Épervière orangée	Orange hawkweed
Asteraceae	Pilcae	<i>Pilosella caespitosa</i> ¹	Épervière des prés	Meadow hawkweed
Asteraceae	Piloff	<i>Pilosella officinarum</i> ¹	Épervière piloselle	Épervière piloselle
Asteraceae	Pilpil	<i>Pilosella piloselloides</i> ¹	Épervière des florentins	Tall hawkweed
Pinaceae	Pinstr	<i>Pinus strobus</i>	Pin blanc	Eastern white pine
Orchidaceae	Pladil	<i>Platanthera dilatata</i>	Platanthère dilatée	Tall white bog orchid
Orchidaceae	Plahur	<i>Platanthera huronensis</i>	Platanthère du lac huron	Platanthère du lac huron
Plantaginaceae	Plalan	<i>Plantago lanceolata</i> ¹	Plantain lancéolé	English plantain
Poaceae	Plamaj	<i>Plantago major</i> ¹	Plantain majeur	Common plantain
Poaceae	Poaann	<i>Poa annua</i> ¹	Pâturin annuel	Annual bluegrass
Poaceae	Poacom	<i>Poa compressa</i> ¹	Pâturin comprimé	Flat-stemmed bluegrass
Poaceae	Poapal	<i>Poa palustris</i>	Pâturin des marais	Fowl bluegrass
Poaceae	Poapra	<i>Poa pratensis</i> ¹	Pâturin des prés	Kentucky bluegrass
Poaceae	Poasal	<i>Poa saltuensis</i>	Pâturin des buissons	Open woodland bluegrass
Dryopteridaceae	Polbra	<i>Polystichum braunii</i>	Polystic de braun	Braun's holly fern
Salicaceae	Popbal	<i>Populus balsamifera</i>	Peuplier baumier	Peuplier baumier
Salicaceae	Poptre	<i>Populus tremuloides</i>	Peuplier faux-tremble	Trembling aspen
Rosaceae	Potans	<i>Argentina anserina</i>	Potentille ansérine	Common silverweed

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Rosaceae	Potnor	<i>Potentilla norvegica</i>	Potentille de norvège	Rough cinquefoil
Rosaceae	Prupen	<i>Prunus pensylvanica</i>	Cerisier de pennsylvanie	Pin cherry
Rosaceae	Pruser	<i>Prunus serotina</i>	Cerisier tardif	Black cherry
Rosaceae	Pruvir	<i>Prunus virginiana</i>	Cerisier de virginie	Chokecherry
Rosaceae	Pruvul	<i>Prunella vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> ¹	Brunelle commune	Common self-heal
Dennstaedtiaceae	Pteagu	<i>Pteridium aquilinum</i>	Fougère-aigle	Bracken fern
Ericaceae	Pyrell	<i>Pyrola elliptica</i>	Pyrole elliptique	Shinleaf
Ranunculaceae	Ranabo	<i>Ranunculus abortivus</i>	Renoncule abortive	Kidney-leaved buttercup
Ranunculaceae	Ranacr	<i>Ranunculus acris</i> ¹	Renoncule âcre	Tall buttercup
Orobanchaceae	Rhimin	<i>Rhinanthus minor</i>	Rhinanthe du groenland	Greenland yellow rattle
Ericaceae	Rhogro	<i>Rhododendron groenlandicum</i>	Thé du labrador	Common labrador tea
Ericaceae	Rholap	<i>Rhododendron lapponicum</i>	Rhododendron de laponie	Lapland rosebay
Grossulariaceae	Ribgla	<i>Ribes glandulosum</i>	Gadellier glanduleux	Skunk currant
Grossulariaceae	Riblac	<i>Ribes lacustre</i>	Gadellier lacustre	Bristly black currant
Rosaceae	Rubarc	<i>Rubus arcticus</i>	Ronce arctique	Arctic raspberry
Rosaceae	Rubcha	<i>Rubus chamaemorus</i>	Chicouté	Cloudberry
Rosaceae	Rubida	<i>Rubus idaeus</i>	Framboisier rouge	Red raspberry
Rosaceae	Rubpub	<i>Rubus pubescens</i>	Ronce pubescente	Dwarf raspberry
Polygonaceae	Rumace	<i>Rumex acetosella</i>	Petite oseille	Petite oseille
Caryophyllaceae	Sagpro	<i>Sagina procumbens</i> ^{1, 2}	Sagine couchée	Procumbent pearlwort
Salicaceae	Salbeb	<i>Salix bebbiana</i>	Saule de bebb	Bebb's willow

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
<i>Salicaceae</i>	Saldis	<i>Salix discolor</i>	Saule discolore	Pussy willow
<i>Salicaceae</i>	Salpel	<i>Salix pellita</i>	Saule satiné	Satiny willow
<i>Salicaceae</i>	Salpla	<i>Salix planifolia</i>	Saule à feuilles planes	Tea-leaved willow
<i>Viburnaceae</i>	Samcan	<i>Sambucus canadensis</i>	Sureau blanc	Sureau blanc
<i>Viburnaceae</i>	Samrac	<i>Sambucus racemosa</i>	Sureau à grappes	Red elderberry
<i>Poaceae</i>	Schpur	<i>Schizachne purpurascens</i>	Schizachné pourpré	Purple false melic
<i>Cyperaceae</i>	Sciatr	<i>Scirpus atrovirens</i>	Scirpe noirâtre	Dark-green bulrush
<i>Cyperaceae</i>	Sciped	<i>Scirpus pedicellatus</i>	Scirpe pédicellé	Stalked bulrush
<i>Asteraceae</i>	Scoaut	<i>Scorzoneraoides autumnalis</i> ¹	Liondent d'automne	Autumn hawkbit
<i>Asteraceae</i>	Senvul	<i>Senecio vulgaris</i> ¹	Séneçon vulgaire	Common ragwort
<i>Rosaceae</i>	Sibtri	<i>Sibaldia tridentata</i>	Potentille tridentée	Three-toothed cinquefoil
<i>Iridaceae</i>	Sismon	<i>Sisyrinchium montanum</i>	Bermudienne montagnarde	Strict blue-eyed-grass
<i>Asteraceae</i>	Solcan	<i>Solidago canadensis</i> s.l.	Verge d'or du canada	Canada goldenrod
<i>Asteraceae</i>	Solmac	<i>Solidago macrophylla</i>	Verge d'or à grandes feuilles	Large-leaved goldenrod
<i>Rosaceae</i>	Sordec	<i>Sorbus decora</i>	Sorbier plaisant	Showy mountain-ash
<i>Caryophyllaceae</i>	Sperub	<i>Spergularia rubra</i> ¹	Spergulaire rouge	Red sand-spurrey
<i>Lycopodiaceae</i>	Spiann	<i>Spinulum annotinum</i>	Lycopode innovant	Stiff clubmoss
<i>Caryophyllaceae</i>	Steals	<i>Stellaria alsine</i>	Stellaire fausse-alsine	Bog starwort

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Liliaceae	Stramp	<i>Streptopus amplexifolius</i>	Streptope à feuilles embrassantes	Clasping-leaved twisted-stalk
Liliaceae	Strlan	<i>Streptopus lanceolatus</i>	Streptope rose	Rose twisted-stalk
Asteraceae	Symcil	<i>Symphyotrichum ciliolatum</i>	Aster ciliolé	Lindley's aster
Asteraceae	Symnov	<i>Symphyotrichum novi-belgii</i>	Aster de new york	New york aster
Asteraceae	Sympun	<i>Symphyotrichum puniceum</i>	Aster ponceau	Purple-stemmed aster
Asteraceae	Taroff	<i>Taraxacum officinale</i> ¹	Pissenlit officinal	Common dandelion
Taxaceae	Taxcan	<i>Taxus canadensis</i>	If du canada	Canada yew
Ranunculaceae	Thapub	<i>Thalictrum pubescens</i>	Pigamon pubescent	Tall meadow-rue
Cupressaceae	Thuocc	<i>Thuja occidentalis</i>	Thuya occidental	Eastern white cedar
Fabaceae	Triaur	<i>Trifolium aureum</i> ¹	Trèfle doré	Yellow clover
Cyperaceae	Tricae	<i>Trichophorum caespitosum</i>	Trichophore des alpes	Alpine clubrush
Fabaceae	Tricam	<i>Trifolium campestre</i> ¹	Trèfle couché	Low hop clover
Fabaceae	Trihyb	<i>Trifolium hybridum</i> ¹	Trèfle alsike	Alsike clover
Fabaceae	Tripa	<i>Trifolium pratense</i> ¹	Trèfle rouge	Red clover
Fabaceae	Trirep	<i>Trifolium repens</i> ¹	Trèfle blanc	White clover
Asteraceae	Tusfar	<i>Tussilago farfara</i> ¹	Tussilage pas-d'âne	Coltsfoot
Ericaceae	Vacang	<i>Vaccinium angustifolium</i>	Bleuet à feuilles étroites	Early lowbush blueberry
Ericaceae	Vacces	<i>Vaccinium cespitosum</i>	Airelle gazonnante	Dwarf bilberry
Ericaceae	Vacmyr	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	Bleuet fausse-myrtille	Velvet-leaved blueberry

Famille	Code	Nom latin	Nom français	Nom anglais
Ericaceae	Vacova	<i>Vaccinium ovalifolium</i>	Airelle à feuilles ovées	Oval-leaved blueberry
Ericaceae	Vacoxy	<i>Vaccinium oxycoccus</i>	Canneberge commune	Small cranberry
Ericaceae	Vaculi	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Airelle des marécages	Bog bilberry
Ericaceae	Vacvit	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Airelle rouge	Mountain cranberry
Poaceae	Vahatr	<i>Vahlodea atropurpurea</i>	Deschampsie pourpre	Mountain hairgrass
Plantaginaceae	Veroff	<i>Veronica officinalis</i> ¹	Véronique officinale	Common speedwell
Plantaginaceae	Verser	<i>Veronica serpyllifolia</i> subsp. <i>serpyllifolia</i> ¹	Véronique à feuilles de serpolet	Thyme-leaved speedwell
Plantaginaceae	Verwor	<i>Veronica wormskjoldii</i>	Véronique de wormskjöld	Wormskjold's alpine speedwell
Viburnaceae	Vibcas	<i>Viburnum cassinooides</i>	Viorne cassinoïde	Wild raisin
Viburnaceae	Vibedu	<i>Viburnum edule</i>	Viorne comestible	Squashberry
Viburnaceae	Vibopu	<i>Viburnum opulus</i>	Viorne obier	Viorne obier
Fabaceae	Viccra	<i>Vicia cracca</i> ¹	Vesce jargeau	Tufted vetch
Violaceae	Viosel	<i>Viola selkirkii</i>	Violette de selkirk	Selkirk's violet
Violaceae	Viosor	<i>Viola sororia</i>	Violette parente	Woolly blue violet

¹Espèce exotique; ²Indigénat cryptique.

Tableau S3. Valeurs de P des facteurs inclus dans les modèles de régression linéaire mixte par habitats mettant en relation la matière organique avec le type de sélection de transect, la montagne, la distance à la source et l'altitude

Habitat	Sélection de transect	Montagnes						
		$P_{\text{sélection}}$	P_{montagne}	Logan	Albert	J-C	Distance	Altitude
Piétonnier	0,032	0,705	-	-	-	-	0,825	0,491
Bordier	<0,001	0,011	A	AB	B	-	0,941	0,826
Forestier	<0,001	0,184	-	-	-	-	0,601	0,249

J-C : mont Jacques-Cartier

Tableau S4. Modèles linéaires mixtes de la variation des 11 variables environnementales échantillonnées entre les sources et les sentiers.

Variable	Moyenne		Modèle	
	Source	Sentier	t	P
Recouvrements				
Arbres	31,4	36,2	2,43	0,015
Arbustes	29,7	30,0	0,61	0,541
Herbacées	37,4	38,3	0,65	0,514
Herbacées exotiques	3,0	15,3	12,13	<0,001
Herbacées indigènes	35,2	27,2	-2,77	0,006
Bryophytes	31,7	21,5	-4,23	<0,001
Pierrosité	22,4	20,8	-0,97	0,330
Temps de drainage	5,2	4,8	-3,30	0,001
Épaisseur de matière organique	65,8	46,3	-2,08	0,038
Granulométrie	6,7	5,7	-6,15	<0,001
pH	5,1	5,6	10,24	<0,001

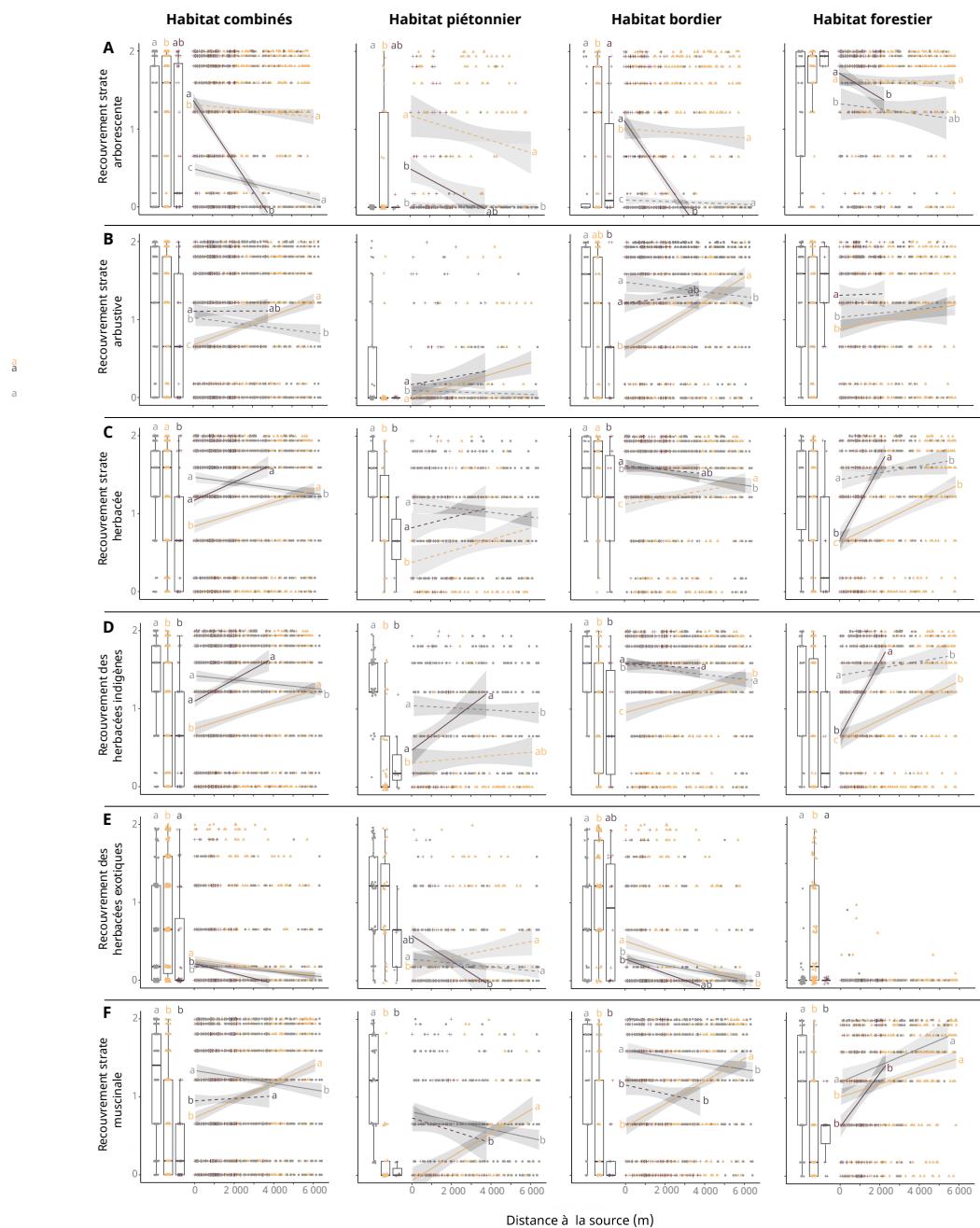


Figure S110. Analyses de covariance (ANCOVA) pour chacune des 11 variables environnementales en fonction de la distance à la source pour le mont Logan (cercle gris), Albert (triangle jaune) et Jacques-Cartier (croix mauve). Dans les boîtes à moustaches, les différentes lettres indiquent des différences significatives. Les lettres à gauche des modèles de régression indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite des modèles indiquent les différences entre les pentes. Les lignes pleines représentent des pentes significativement différentes de zéro et les lignes pointillées des pentes non significativement différentes de zéro. Les valeurs affichées ont été transformées en log10. Page 1 de 2.

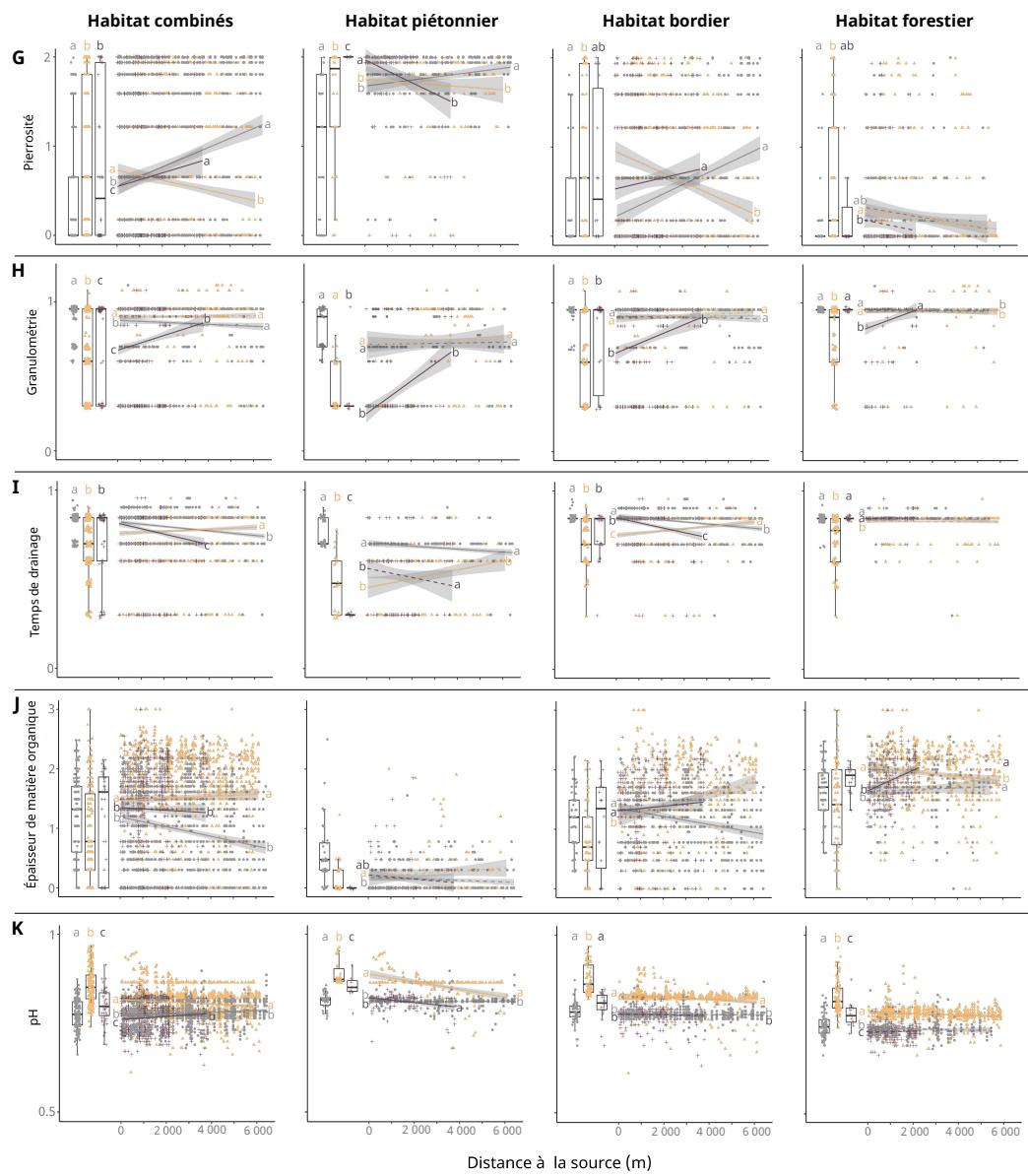


Figure S111. Analyses de covariance (ANCOVA) pour chacune des 11 variables environnementales en fonction de la distance à la source pour le mont Logan (cercle gris), Albert (triangle jaune) et Jacques-Cartier (croix mauve). Dans les boîtes à moustaches, les différentes lettres indiquent des différences significatives. Les lettres à gauche des modèles de régression indiquent les différences significatives entre les ordonnées à l'origine et les lettres à droite des modèles indiquent les différences entre les pentes. Les lignes pleines représentent des pentes significativement différentes de zéro et les lignes pointillées des pentes non significativement différentes de zéro. Les valeurs affichées ont été transformées en log10. Page 2 de 2.

Tableau S5. Achalandage dans les 3 secteurs de montagnes étudiés dans le parc national de la Gaspésie, Canada, entre juin et octobre 2023 selon les données de la Société des établissements de plein air du Québec.

Montagne	Jour-visite
Logan	2 185
Albert	69 185
Jacques-Cartier	8 233

CHAPITRE 3

**STRATEGIE D'AJUSTEMENT DES TRAITS FONCTIONNELS POUR LA
COLONISATION D'UN ENVIRONNEMENT MONTAGNARD PAR DEUX
ESPECES APPARENTEES DE PLANTES EXOTIQUES NATURALISEES**

3.1. RÉSUMÉ

La variabilité phénotypique permet aux plantes de coloniser de coloniser des sites où prévalent une grande diversité de conditions environnementales, ce qui pourrait se traduire par diverses stratégies biodémographiques exprimées par des espèces apparentées lors de la colonisation par les plantes exotiques naturalisées (PEN). Dans cette étude, nous avons vérifié la présence d'une variabilité phénotypique structurée le long d'un gradient altitudinal chez deux espèces d'épervières (*Pilosella caespitosa* et *P. officinarum*) puis examiné comment les relations entre la variabilité des traits fonctionnels et les conditions environnementales déterminent leur potentiel de colonisation. Nos résultats de régressions linéaires indiquent que le gradient d'altitude a un effet directionnel sur les fonctions de survie, de reproduction et de dispersion parfois contrasté entre les espèces, suggérant qu'elles ont des stratégies fonctionnelles différentes pour coloniser l'espace. Nos résultats d'analyse de piste suggèrent que la production de fruits est sous le contrôle d'un système de relations causales différent entre les deux espèces. *P. officinarum* semble tolérer mieux l'environnement d'altitude que *P. caespitosa*, mais la forte quantité de fruits produits par cette dernière lui permet de conserver une capacité invasive substantielle. Les résultats de cette étude démontrent que la variabilité intraspécifique de deux espèces apparentées de PEN leur permet de coloniser et de se côtoyer le long d'un large gradient de conditions environnementales, bien qu'elles emploient des stratégies biodémographiques distinctes. Nous démontrons ainsi que les ajustements phénotypiques en réponse à l'environnement peuvent améliorer le potentiel invasif.

Mots-clés : aire protégée, colonisation, conditions environnementales, gradient d'altitude, plante exotique naturalisée, trait fonctionnel

3.2. ABSTRACT

Phenotypic variability allows plants to colonize sites comprising a wide range of environmental conditions, which could result in diverse biodemographic strategies expressed by related species during the colonization process by naturalized exotic plants (NEPs). In this study, we investigated the presence of structured phenotypic variability along an altitudinal gradient in two hawkweed species (*Pilosella caespitosa* and *P. officinarum*) and examined how the relationships between functional trait variability and environmental conditions determine their colonization potential. Our linear regression results indicate that the altitude gradient has a directional effect on survival, reproduction, and dispersal functions, which sometimes contrasts between species, suggesting that they have different functional strategies for space colonization. Our path analysis results suggest that seed production is controlled by a different causal relationship system in the two species. *P. officinarum* appears to tolerate high-altitude environments better than *P. caespitosa*, but the high seed production of the latter allows it to maintain substantial invasive potential. The results of this study demonstrate that intraspecific variability in two related NEP species enables them to colonize and coexist along a wide gradient of environmental conditions, even though they employ distinct biodemographic strategies. This study thus shows that phenotypic adjustments in response to the environment can enhance invasive potential.

Keywords: protected area, colonization, environmental conditions, elevation gradient, naturalized exotic plant, functional trait.

3.3. INTRODUCTION

Les plantes connaissent actuellement une vague d'expansion globale sans précédent dans l'histoire humaine (Seebens *et al.*, 2017). L'activité anthropique serait un facteur majeur de dispersion, agissant depuis plusieurs siècles, avec une ampleur marquée depuis la colonisation du Nouveau-Monde au 15^{ème} siècle (di Castri, 1989; Poskett, 2022). De nos jours, on estime qu'il y a annuellement plus de 150 nouvelles espèces de plantes qui établissent pour la première fois des colonies à l'extérieur de leur aire de répartition d'origine (Seebens *et al.*, 2018). Plusieurs espèces affichent une versatilité écologique remarquable face à une grande hétérogénéité de conditions environnementales dans leurs aires d'occurrences nouvellement colonisées (Futuyma et Moreno, 1988; Richards *et al.*, 2006; Vazquez, 2006). C'est notamment le cas des espèces de plantes exotiques naturalisées (PEN) en régions montagneuses qui colonisent un important gradient environnemental et d'anthropisation des habitats (Alexander *et al.*, 2011; Steyn *et al.*, 2017).

Jusqu'à récemment, les montagnes demeuraient relativement exemptes de PEN en raison de leur faible anthropisation et de leurs conditions environnementales extrêmes et variables (Pauchard *et al.*, 2009). En environnement montagnard, l'altitude induit un gradient de stress climatiques et édaphiques sur de courtes distances (Körner, 2021) qui limite la colonisation par les plantes et ralenti les perturbations anthropiques des habitats (Alexander *et al.*, 2016; Dainese *et al.*, 2017; McDougall *et al.*, 2018). Dans ces environnements, le processus de colonisation de PEN procède depuis des milieux fortement perturbés par l'action anthropique en basse altitude (sources) vers les hautes altitudes (puits) en suivant les voies de circulation aménagées (Alexander *et al.*, 2011). À cette fin, les PEN doivent pouvoir capitaliser sur diverses stratégies biodémographiques leur permettant de s'établir avec succès dans ces nouveaux milieux plus rigoureux et moins anthropisés en altitude.

La colonisation d'un territoire structuré par de forts gradients environnementaux comme les montagnes peut impliquer la modulation de plusieurs traits fonctionnels associés à la survie, la reproduction ou la dispersion des plantes (Violle *et al.*, 2007). Les conditions de faible compétition qui prévalent dans les milieux fortement perturbés en basse altitude

favorisent une croissance rapide des PEN rudérales jusqu'à leur maturité sexuelle (Grime, 2006). Au contraire, l'interception de la lumière et des ressources du sol par les arbres qui dominent le couvert des forêts montagnardes constraint les PEN à ajuster leur stratégie de conservation des ressources pour se maintenir (Wright *et al.*, 2004). Lorsque le stress induit par l'environnement est trop intense, la croissance est généralement ralentie pour favoriser les stratégies plus conservatrices des ressources (Craine, 2009). Par exemple, certaines espèces tolèrent les conditions de stress par des ajustements phénotypiques tels que l'augmentation de la surface spécifique foliaire (SLA) en cas de manque de lumière (Hodgson *et al.*, 2011; Godoy *et al.*, 2011; Kichenin *et al.*, 2013). Les facteurs stressants comme un fort ombrage ou l'épaisseur du sol organique peuvent être variables à l'échelle micro-environnementale comme c'est par exemple le cas lorsque des sentiers sont aménagés dans un milieu forestier (Parendes et Jones, 2000; Pauchard et Alaback, 2004). De plus, la colonisation progressive des habitats en haute altitude expose les PEN à des conditions climatiques de plus en plus hostiles auxquelles certaines espèces peuvent s'ajuster par un recours accru aux modes de propagation végétative aux dépens de la production de fruits (Galera *et al.*, 2015).

La capacité de propagation végétative est reconnue comme un caractère répandu chez les espèces de plantes les plus aptes à coloniser de nouveaux milieux (Pyšek et Richardson, 2007; Reichard et Hamilton, 1997). Ce mode de propagation, qui est aussi une stratégie de survie, favorise l'occupation de l'espace et peut contribuer au succès des premiers individus issus de propagules qui immigreront à la suite d'événements de dispersion à longue distance (Baker, 1965; French, 2021). Dans de tels cas, la persistance de la colonie est assurée même sans aucun investissement dans la reproduction par graines; ensuite ces individus déjà en place peuvent amorcer la floraison si les conditions s'avèrent favorables. La reproduction par graines de ces plantes serait assujettie au mécanisme éco-évolutif du tri spatial prédisant que les individus affichant une plus grande capacité de dispersion ont une plus forte probabilité de se trouver au front de colonisation (Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024; Shine *et al.*, 2011). Ce mécanisme peut cependant s'opérer au détriment des fonctions optimisant la survie des individus (Shine *et al.*, 2011), ce qui pourrait s'avérer néfaste le long d'un gradient

d'altitude où les conditions de croissance deviennent rapidement plus exigeantes. En altitude, les plantes ont effectivement tendance à produire des fruits avec davantage de tissus nutritifs et donc une plus grande masse, ce qui favorise la survie au détriment de la capacité de dispersion (Qi *et al.*, 2015).

Pour une espèce donnée, l'ajustement des fonctions de survie, de reproduction et de dispersion à des conditions environnementales contrastées s'exprime au travers de la variabilité de certains de ses traits phénotypiques (Canessa *et al.*, 2018; Jung *et al.*, 2010). Le sens de l'ajustement des traits phénotypiques d'une plante en fonction de variations environnementales peut être examiné à l'aide d'approches corrélatives (Garnier *et al.*, 2016), mais une telle approche devient rapidement limitée lorsque l'ajustement implique l'interaction entre plusieurs traits fonctionnels (Shipley, 2010). Dans de telles situations, l'analyse de pistes (AP, Shipley, 2016) s'avère l'approche privilégiée pour modéliser l'effet de certains facteurs environnementaux, seuls ou en interaction, sur un ensemble de traits fonctionnels interdépendants qui régulent le fonctionnement d'une espèce (Ackerly *et al.*, 2000; Kingsolver et Schemske, 1991). L'AP peut également être utilisée pour comparer la réponse de plusieurs espèces face aux mêmes variations environnementales (Grace, 2006). L'étude de la variation intraspécifique des traits fonctionnels chez différentes espèces au sein d'un même genre a permis d'établir des liens causaux entre la lumière, des variables édaphiques, la SLA et la capacité reproductive (Minden et Gorschlüter, 2016). Des ajustements morphologiques qui diffèrent pour un même environnement peuvent sous-tendre différentes stratégies de colonisation (Vile *et al.*, 2006). Par exemple, des différences interspécifiques entre le sens (positif ou négatif) ou la force de la relation entre l'altitude et la SLA suggéreront des capacités acquises contrastées se traduisant, ultimement, dans la quantité de fruits produits qui représentent le potentiel de colonisation (Cassey *et al.*, 2018).

Dans cette étude, nous avons examiné le cas de *Pilosella caespitosa* et *P. officinarum*, deux espèces de plantes considérées invasives dans plusieurs régions montagneuses du monde (Alexander *et al.*, 2016; Cipriotti *et al.*, 2010; Guetling *et al.*, 2023). Malgré leur proximité phylogénétique (Bräutigam et Greuter, 2007; Fehrer *et al.*, 2007; Gaskin et Wilson,

2007) elles diffèrent sur plusieurs aspects morphologiques tels que la taille et le nombre de capitules par inflorescence (Strother, 2006), suggérant des stratégies différentes pour coloniser l'habitat de montagne. En comparant les valeurs de traits fonctionnels d'un nombre d'individus de *P. caespitosa* et de *P. officinarum* dans les sources et le long des sentiers d'accès à la montagne, l'objectif de cette étude est de vérifier s'il y a présence d'une variabilité phénotypique structurée le long du gradient altitudinal et évaluer les répercussions de cette variabilité sur le potentiel de colonisation. Nous examinons l'hypothèse voulant que la variabilité des traits fonctionnels intraspécifiques soit plus prononcée au sein des grandes colonies dans les sources de propagation situées en basses altitudes qu'au sein des colonies dans les habitats suboptimaux du sentier à plus haute altitude. Nous prédisons que (1) la stratégie de survie diffère le long du gradient; (2) la fécondité des individus décroît en sentier et en fonction de l'altitude et (3) la capacité de dispersion s'accroît graduellement en s'éloignant de la source et est maximale au front de colonisation. De plus, cette étude vise à évaluer comment la variabilité du phénotype et des conditions environnementales déterminent le potentiel de colonisation de ces espèces. À cet effet, nous postulons que les liens causaux entre l'environnement et les traits expliquant le processus d'invasion diffèrent entre *P. caespitosa* et *P. officinarum*.

3.4. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.4.1. AIRE D'ÉTUDE

Le parc national de la Gaspésie (PNG; 48.9°N, 66.1°W) s'étend sur une superficie de 800 km² entre 200 et 1 268 m a.s.l. dans la péninsule gaspésienne à l'est du Canada (Figure 1). Le PNG comprend plusieurs assises géologiques incluant la formation méta-sédimentaire des Chic-Chocs à l'ouest, le complexe ultramafique du Mont Albert au centre et le batholite de roches granitiques dans les McGerrigle à l'est. Le gradient altitudinal détermine un étagement de la végétation qui va de la forêt tempérée jusqu'à la toundra alpine au-delà de la limite des arbres (1 100 m a.s.l.) où se déploient des milieux alpins sommitaux sur c. 80 km²

(Capers *et al.*, 2013). Ce parc est aménagé depuis 1937 et offre maintenant 205 km de sentiers pédestres qui créent les conditions propices pour la propagation de plusieurs dizaines d'espèces de PEN (St-Jean *et al.*, 2024).

3.4.2. ESPÈCES À L'ÉTUDE

Deux espèces d'épervières appartenant à des embranchements distincts à l'intérieur de la phylogénie du sous-genre *Pilosella* (Gaskin et Wilson, 2007) sont à l'étude. Plusieurs différences morphologiques les distinguent; par exemple l'inflorescence de *P. officinarum* compte un ou deux capitules par scape alors que celui de *P. caespitosa* peut en porter plus de 25 (Strother, 2006). *P. officinarum* atteint une hauteur totale de 10 à 25 cm comparativement à 20 à 75 cm pour *P. caespitosa* (Strother, 2006). Ces deux espèces hémicryptophytes forment des stolons, mais elles se reproduisent surtout par graines produites principalement par apomixie (Kleinsteuber *et al.*, 1996). Originaires d'Eurasie (Kleinsteuber *et al.*, 1996; Zahn, 1987), ces espèces colonisent les zones ouvertes et perturbées telles que les friches ou les bords de routes (Wilson et Callihan, 1999). Elles sont désormais introduites naturalisées en Amérique du Nord, en Scandinavie ainsi qu'en Nouvelle-Zélande et *P. officinarum* est en plus présente en Australie ainsi qu'en Amérique du Sud (Cortat, 2016; Cortat et Grosskopf, 2016). Leur affinité pour les habitats perturbés est conservée dans toutes les régions où elles ont été introduites (Bishop et Davy, 1994; Wilson et Callihan, 1999). La gamme d'altitude de *P. officinarum* s'étend au-delà de 1 000 m a.s.l. en Norvège et 3 000 m a.s.l. dans les alpes centrales (Meusel et Jäger, 1992) alors que *P. caespitosa* atteint 1 500 m a.s.l. en Pologne et atteint son maximum latitudinal dans le sud-est de la Fennoscandie (Kaplan *et al.*, 2017).

3.4.3. DISPOSITIF D’ÉCHANTILLONNAGE

Les données de l’étude proviennent de trois montagnes réparties d’ouest en est du PNG, soit les monts Logan (500-1 150 m a.s.l.), Albert (200-1 151 m a.s.l.) et Jacques-Cartier (500-1 268 m a.s.l.) (Figure 9, Figure S112). Chacune de ces montagnes est accessible par un sentier à partir d’un stationnement qui représente vraisemblablement la principale source de dispersion des plantes exotiques vers le sentier (ci-après désigné « source »). Toutes les colonies de *Pilosella* ont été exhaustivement répertoriées et géolocalisées dans la source et le sentier de chacune des montagnes (St-Jean *et al.* 2024). Par la suite, nous avons aléatoirement sélectionné un maximum de 20 colonies par source. Nous avons aussi divisé les sentiers en quatre segments d’égale longueur dans lesquels un maximum de cinq colonies était aléatoirement sélectionné, afin de ne pas suréchantillonner les colonies de basses altitudes, lesquelles sont plus nombreuses.

Dans cette étude, une colonie correspond à au moins un individu de l’espèce étudiée dans un site distant ≥ 5 m d’un individu conspécifique (Barros *et al.*, 2018). Un quadrat de 40×40 cm a été centré dans chacune des colonies pour échantillonner les variables environnementales, soit l’épaisseur de l’horizon organique de surface et le recouvrement arborescent. L’épaisseur de l’horizon organique a été évaluée avec une sonde jusqu’au sol minéral; au-delà de 1 000 mm d’épaisseur, la valeur de 1 001 mm était assignée. Le recouvrement arborescent au-dessus du quadrat a été estimé en classes de pourcentage 0 = 0%, 1 = 0–1%, 2 = 2–5%, 3 = 6–25%, 4 = 26–50%, 5 = 51–75%, 6 = 76–95%, 7 = 96–99%, 8 = 99–100%). Les données environnementales de toutes les colonies de *Pilosella* étudiées ont été saisies sur le terrain avec l’application QField (OpenGIS. ch, 2022).

3.4.4. TRAITS PHÉNOTYPIQUES MESURÉS

Nous avons mesuré 22 traits phénotypiques sur un maximum de 10 individus sélectionnés aléatoirement dans chacune des colonies. Les plantes entières ont été récoltées entre le 20 juillet et le 25 août et les individus échantillonnés devaient 1) porter des fruits

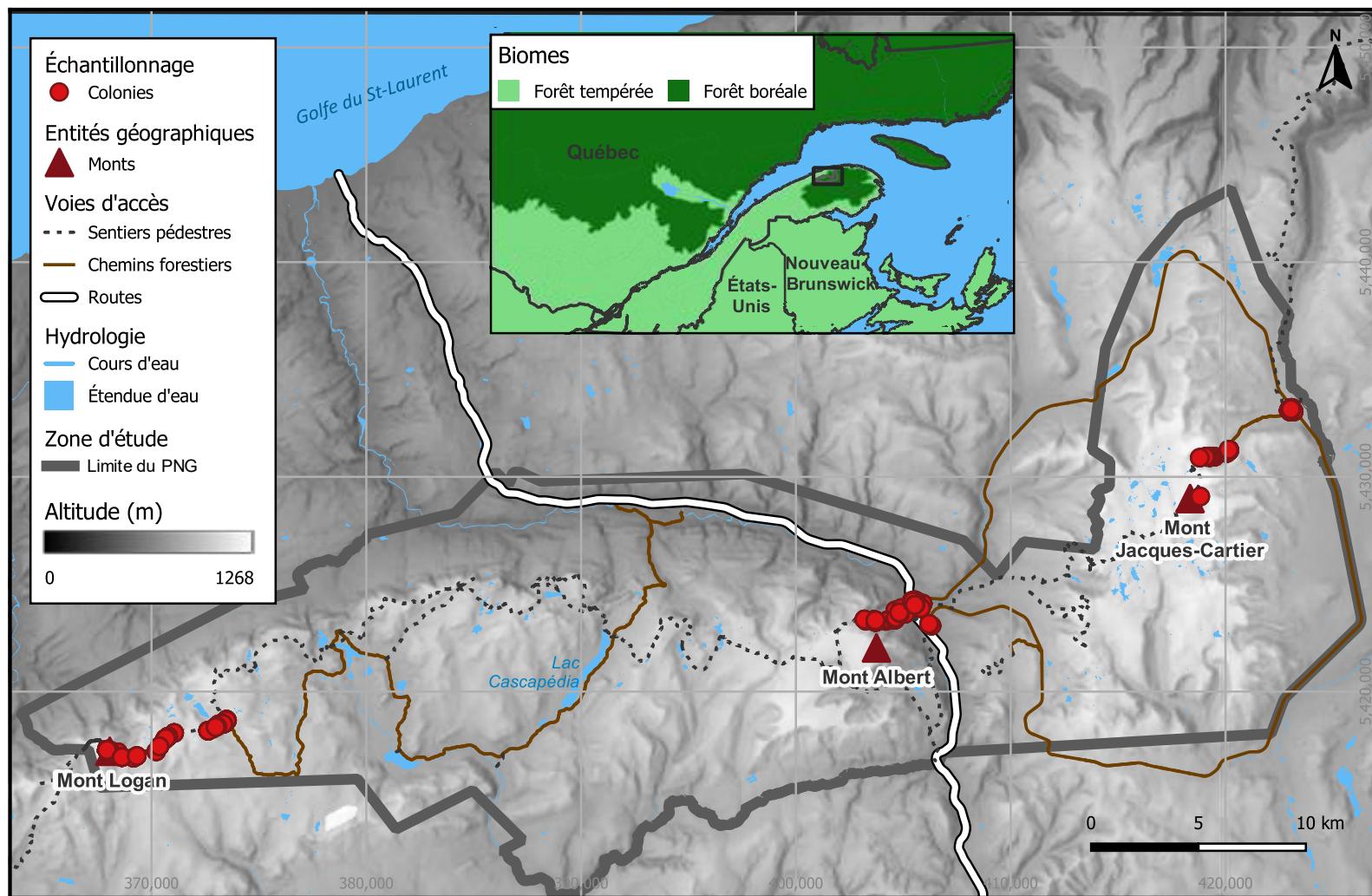


Figure 9. Colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* échantillonnées dans les secteurs et les sentiers dans le parc national de la Gaspésie, Canada.

mûrs et 2) être exempts de signes de dépréciation ou de pathologie. Les 22 traits phénotypiques retenus représentent les fonctions de survie, de reproduction et de dispersion (Tableau 7). Nous avons quantifié les traits phénotypiques sur chaque individu (à l'exception des traits sur les fruits, quantifiés sur un sous-échantillon; Tableau S6 et S7) en ayant recours à des protocoles normalisés (Cornelissen *et al.*, 2003; Kleyer *et al.*, 2005; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

3.4.5. TESTS DE GERMINATION

Les fruits matures des individus collectés ont été soumis à un test de germination. La maturité des fruits a d'abord été évaluée selon des critères phénotypiques : présence d'un tégument noir rigide et d'une graine turgide, i.e. remplissant le fruit dans au moins 90% de son volume (Bear *et al.*, 2012). Nous avons sélectionné un maximum de 30 fruits matures par individu et nous avons rejeté les individus qui en possédaient moins de cinq. Nous avons placé les fruits entre deux papiers filtres humidifiés (Whatman grade 1, diam. 90 mm), dans une boîte de Petri assignée à chaque individu. Nous avons ensuite déposé les boîtes de Petri dans des chambres de croissance (Caron plant growth chamber (PGC), Sanyo versatile environmental test chamber (VETC), MLR 351) réglées à 5°C pendant 76 jours pour une stratification à froid pour lever la dormance des fruits. Durant le test de germination, les fruits ont été soumis à un régime journalier d'alternance de température à 20°C à la noirceur durant 16 h et 30°C à une intensité lumineuse de 300 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ durant 8 h pendant 30 jours. Nous avons effectué le retrait quotidien des fruits germés (i.e. lorsque la radicule avait atteint 1 mm de long). Nous avons utilisé des traits reliés à la vigueur de germination (simple et cumulée) et des traits de qualité de germination (germination totale et coefficient de germination). Les quatre traits de germination ont été calculés selon les formules préconisées par Chiapusio *et al.* (1997).

À l'issue du test de germination, nous avons évalué la viabilité des fruits n'ayant pas germé avec le test au tétrazolium (Lakon, 1949) selon le protocole de Verma et Majee (2013)

Tableau 7. Description des 22 traits fonctionnels mesurés chez *Pilosella caespitosa* et *P. officinarum*.

Fonction	Trait	Description	Structure
Dispersion (Thomson <i>et al.</i> , 2018)	Hauteur totale	Mesure de la hauteur du capitule le plus haut (cm)	Tiges
Survie (Goodwin <i>et al.</i> , 1999; Díaz <i>et al.</i> , 2016; Lloret <i>et al.</i> , 2005; Weiher <i>et al.</i> , 1999)	Hauteur végétative	Mesure de la hauteur maximale des feuilles (cm)	
Reproduction (Larson <i>et al.</i> , 2021; Makepeace, 1985; Stöcklin et Winkler, 2004)	Nombre de stolons	Nombre de ramets de l'individu	
	Nombre de capitules	Nombre de capitules par individu	Fleurs
	Fécondité par capitule	Nombre de fruits par capitules, déterminé par le comptage de cicatrices d'achènes sur le réceptacle (Figure S113)	Fruits
	Fécondité par plante	Nombre de fruits par capitule, multiplié par le nombre de capitules	
	Investissement en capitules	Rapport entre le nombre de capitules et le nombre de stolons	
	Investissement en fruits par plante	Rapport entre la fécondité par plant et le nombre de stolons	
Survie (Goodwin <i>et al.</i> , 1999; Lloret <i>et al.</i> , 2005); Stratégie du syndrome économique foliaire (Reich <i>et al.</i> , 1997; Wright <i>et al.</i> , 2004)	Surface foliaire	Mesure avec ImageJ (Rasband, 2022) des feuilles pleinement développées photographiées avec un numériseur HP Scanjet Pro 2500 dans les 48 h suivant les récoltes des individus (mm^2)	Feuilles
	Masse sèche foliaire	Poids (g) suite à une déshydratation à 70°C durant 72h (e.g. Wu et Bao, 2012)	
	Surface spécifique foliaire (SLA)	Rapport entre la surface foliaire et la masse sèche foliaire ($\text{mm}^2 \text{ mg}^{-1}$)	
	Nombre de feuilles	Nombre de feuilles par individu	

Fonction	Trait	Description	Structure
Reproduction (<i>Olejniczak et al.</i> , 2018; <i>Westoby</i> , 1998); Dispersion (<i>Pijl</i> , 1982)	Massé du fruit	Pesée du fruit (cypsèle) détaché de son pappus sur balance micrométrique Mettler Toledo ($\pm 0,001$ mg)	Fruits
	Surface du pappus	$\pi \times r^2$ $d =$ Mesure par ImageJ (Rasband, 2022) du rayon du pappus gorgé d'eau (mm) (Figure S114)	
	Charge pappale	Massé du fruit/aire du pappus	
Reproduction (Ranal et Santana, 2006; Wang <i>et al.</i> , 2021); Survie (Giménez-Benavides <i>et al.</i> , 2005)	Maturité	Proportion (%) de fruits matures par plante	
	Germination totale	Proportion (%) de graines germées	
	Coefficient de germination (CDG)	$CDG = \frac{[N_1 + N_2 + \dots + N_n]}{(N_1 * T_1) + (N_2 * T_2) + (N_n * T_n)} * 100$ N graines germées au jour T ₁ (N ₁), T ₂ (N ₂), T _n (N _n)	
	Vigueur de germination (VG)	$VG = (N_1 * 1) + (N_2 - N_1) + (N_n - N_{n-1}) * \frac{1}{n}$ Proportion de graines germées au jour 1 (N ₁), 2 (N ₂), n (N _n). (n) nombre de jours total	
	Vigueur de germination cumulée (VGC)	$VGC = \frac{N_1}{(1)} + \frac{N_2}{(2)} \dots + \frac{N_n}{n}$ N cumulé de graines germées au jour 1 (N ₁), 2 (N ₂), n (N _n). (n) nombre de jours total.	
	Dormance (D)	$D = \frac{(N - N_f) * 100}{N}$ (N) nombre de graines total (N _f); nombre de graines germées à la fin de l'expérience	
	Viabilité	Proportion (%) de graines possédant des tissus vivants chez les graines n'ayant pas germé	

avec quelques modifications pour l'ajuster aux fruits d'épervières. Afin d'amollir le tégument, les fruits ont été immersés dans une solution de scarification à base d'hypochlorite de sodium et de Triton X-100, puis agitées pendant 15 minutes à 22°C et 350 rpm avec un Mini Shaker DD Fisher. Ainsi, aucune coupe ne fut nécessaire pour procéder à l'étape de coloration. Les fruits ont ensuite été rincés à l'eau distillée puis trempés dans une solution aqueuse de chlorure de 2,3,5-triphenyl-tetrazolium 1 % à l'obscurité pendant 24 heures à 30°C (Sanyo VETC, MLR 351). Après rinçage à l'eau distillée, les graines ont été séparées du tégument du fruit afin de détecter les tissus colorés. Nous avons considéré les graines présentant une coloration magenta ou rouge comme étant viables.

3.4.6. ANALYSES STATISTIQUES

3.4.6.1. VARIATION DES TRAITS PHÉNOTYPIQUES

Nous avons effectué des tests de Student pour évaluer la différence des valeurs moyennes de chaque trait entre les sources et les sentiers et des tests de Levene pour vérifier l'égalité des variances des traits entre ces mêmes habitats (Mitchell et Bakker, 2014). Nous avons ainsi comparé l'espace occupé par la norme de réaction des traits (Kühn *et al.*, 2021) entre les sources et les sentiers, deux environnements contrastés. Les mêmes tests ont été effectués pour les deux variables environnementales d'intérêt pour comparer i) les espèces entre elles et ii) les sources et les sentiers par espèces. Ces analyses nous permettent de vérifier l'effet du filtre environnemental entre les sources et les sentiers. Nous avons imputé des valeurs des traits quantifiés sur les fruits à l'ensemble des individus avec la fonction *impute_rlm* de la librairie R *simputation* (van der Loo, 2024). Nous avons utilisé des régressions linéaires simples pour mettre en relation les normes de réaction de 22 traits phénotypiques avec (i) la distance depuis la source et (ii) l'altitude dans les sentiers. Nous avons effectué des analyses individuelles pour chaque montagne et en les combinant dans un modèle linéaire mixte avec la montagne comme variable aléatoire. Ces analyses nous permettent de vérifier l'effet du filtre altitudinal.

3.4.6.2. ANALYSE DE PISTE

Nous avons effectué des analyses de pistes issues de modèles d'équations structurelles (Shipley, 2016) pour élucider les mécanismes de colonisation par les deux espèces de *Pilosella*. À cette fin, nous avons défini un modèle théorique *a priori* et nous avons calculé les corrélations entre les variables. Le modèle théorique devait être identique pour les deux espèces à l'étude afin de permettre la comparaison des coefficients de pistes entre les modèles confirmatoires. Nous avons testé les modèles confirmatoires ($P > 0,05$) avec la fonction *psem* (Lefcheck, 2023) pour la méthode de séparation-d et la fonction *sem* (Fox *et al.*, 2022) pour la méthode avec maximum de vraisemblance. Les coefficients de pistes et la valeur d'explication pour chaque variable ont ensuite été ajoutés aux modèles confirmatoires.

Le modèle AP théorique vise à expliquer la production de fruits par plante (Figure 10). Cette mesure directe du nombre de propagules émises constitue une variable étroitement associée au succès de colonisation des plantes exotiques (Cassey *et al.*, 2018; Colautti *et al.*, 2006). Dans ce modèle théorique, les variables environnementales utilisées sont connues pour influencer la physiologie des plantes et les valeurs des traits peuvent varier en réponse aux différents compromis d'allocation selon les espèces (Bu *et al.*, 2019; Dainese et Bragazza, 2012). Nous présumons que l'altitude influence directement chacune des variables du modèle et que le recouvrement arborescent a un lien causal vers l'épaisseur de la couche de matière organique (Fowler, 1988; Van Breugel *et al.*, 2024). Cette dernière serait particulièrement importante dans le processus de colonisation des bordures de sentier par les PEN dans les milieux montagnards boréaux (Chapitre 2). La SLA serait directement influencée par l'ombre induite principalement par le recouvrement arborescent et influence les autres traits du modèle (Díaz *et al.*, 2016; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Nous postulons aussi que le nombre de stolons influence directement le nombre de capitules puisque les structures végétatives peuvent se développer en l'absence de structures reproductrices et que leur apparition précède la maturité des capitules (Bishop et Davy, 1994; French et Watts, 2020).

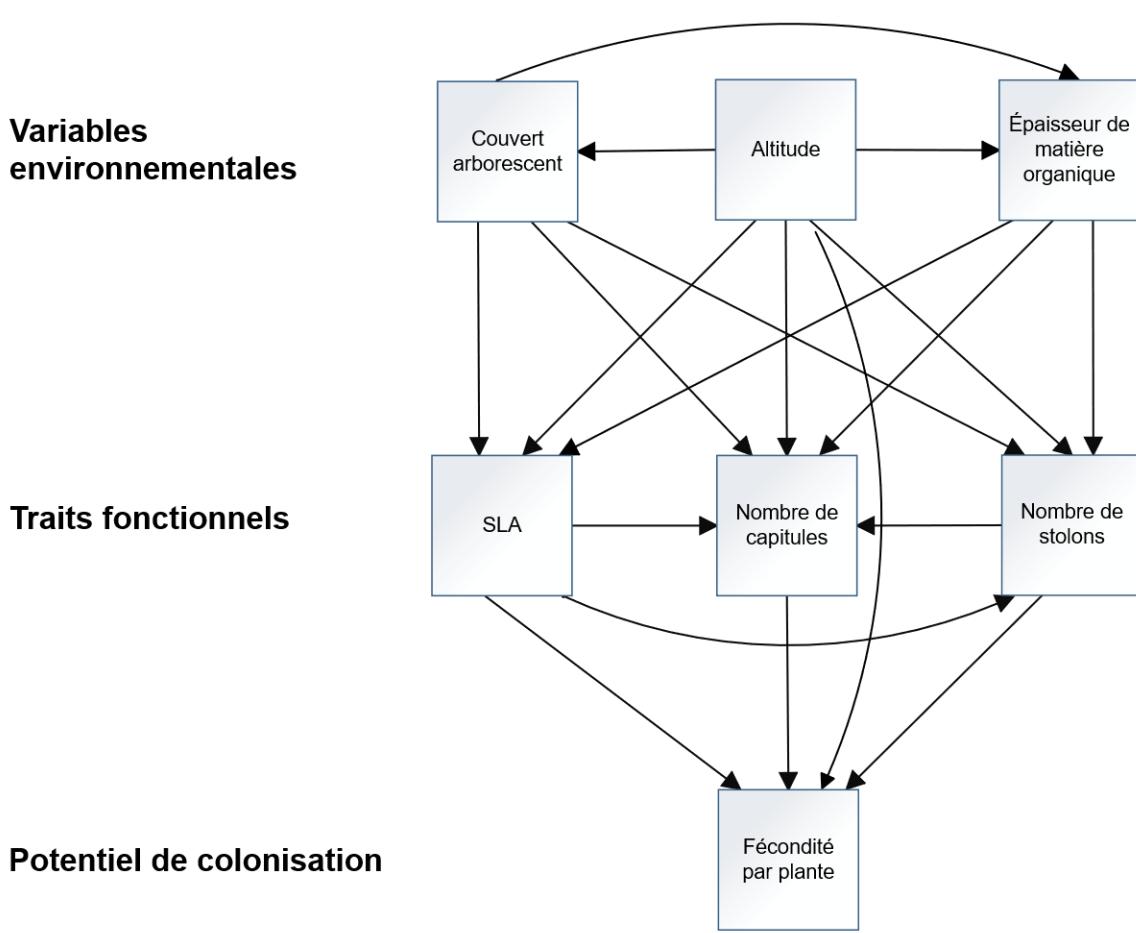


Figure 10. Colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* échantillonnées dans les secteurs et les sentiers dans le parc national de la Gaspésie, Canada.

3.5. RÉSULTATS

L'étude se base sur 22 traits fonctionnels quantifiés sur 565 individus (338 *P. officinarum* et 227 *P. caespitosa*) répartis dans 91 colonies dans les secteurs des monts Logan, Albert et Jacques-Cartier. Les modèles de régressions font ressortir des tendances générales par espèces pour les trois fonctions considérées (survie, reproduction, dispersion ; Tableau 8. Les résultats spécifiques à chaque montagne sont détaillés en matériel supplémentaire (Tableau S8 à S16, Figure S115 à S144).

Tableau 8. Tendances des 22 traits phénotypiques de *P. caespitosa* et de *P. officinarum* entre les sources et les sentiers et en fonction de la distance à la source et de l'altitude le dans le parc national de la Gaspésie, Canada. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source ou bien le sens de la relation linéaire. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$). La variable explicative est précisée pour les relations linéaires significatives : distance à la source (^D), altitude (^A).

Fonction	Espèce	<i>P. caespitosa</i>		<i>P. officinarum</i>	
		Sources vs sentiers	Relation linéaire	Sources vs sentiers	Relation linéaire
		Moy. ¹	Var. ²	Moy.	Var.
Survie	Hauteur végétative	↓	↓	↓ ^{D A}	↓
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓	↗	↓ ^{D A}	↓
	Masse sèche foliaire	↓	↓	↓ ^{D A}	↗
	Surface foliaire	↓	↓	↓ ^{D A}	↗
	Nombre de feuilles	↓	↓	↓ ^A	↗
	Nombre de stolons	↗	↗	↗ ^{D A}	↗
	Nombre de capitules	↓	↗	↓ ^A	↗ ^{D A}
	Investissement en capitule	↓	↗	↓ ^{D A}	↓
	Fécondité par capitule	↓	↗	↓ ^{D A}	↗
	Fécondité par plante	↓	↓	↗	↗ ^{D A}
Reproduction	Investissement en fruits par plante	↓	↓	↓	↗ ^{D A}
	Maturité	↓	↓	↗	↗
	Germination	↓	↗	↓ ^D	↗
	Viabilité	↓	↗	↓ ^D	↗
	Vigueur de germination	↓	↗	↓	↗ ^A
	Vigueur de germination cumulée	↓	↗	↓	↗ ^A
Dispersion	Coefficient de germination	↓	↗	↗ ^A	↓
	Dormance	↗	↗	↓ ^A	↓
	Hauteur reproductive	↓	↓	↓ ^{D A}	↗
	Charge pappale	↗	↗	↗ ^A	↗ ^{D A}
	Masse du fruits	↓	↓	↗	↗ ^{D A}
	Surface du pappus	↗	↗	↗	↓

¹ Moyenne; ² Variabilité

3.5.1. DIFFÉRENCE SOURCE-SENTIER

En considérant les trois montagnes ensemble, la valeur moyenne des traits diffère plus souvent entre les sources et les sentiers chez *P. caespitosa* (*P. caespitosa* 10 traits significativement différents; *P. officinarum* 8 traits), mais la variabilité de ces traits est généralement plus grande chez *P. officinarum* (*P. officinarum* 9 traits significativement plus variables ; *P. caespitosa* 3 traits) (Tableau 8). Ce constat demeure valable en considérant chaque montagne individuellement (moyenne : *P. caespitosa* 30 cas significativement différents au total; *P. officinarum* 18 cas, variance: *P. caespitosa* 22 cas plus variables au total; *P. officinarum* 30 cas; Tableau S8 à S12, Figure S115 à S124). De manière générale par rapport à la situation dans la source, les valeurs moyennes des traits liés à la fonction de survie sont inférieures en sentier chez *P. caespitosa* et supérieures en sentier chez *P. officinarum* (sauf pour la SLA ; Tableau S10 et S11; Figure S115 et S116). À l'exception d'une masse sèche foliaire plus variable en sentier chez *P. officinarum* (Figure 11), la variance des traits associés à la survie n'est pas significativement différente entre les sources et les sentiers pour les deux espèces. La moyenne et la variance des traits fonctionnels de reproduction sont généralement moindres dans les sentiers que dans les sources chez *P. caespitosa*, à l'exception du nombre de stolons plus grand en sentier (Figure 11 ; Tableau S10 et S11 ; Figure S117 à 122). La fécondité par capitule ainsi que par plante sont inférieures dans les sentiers pour *P. caespitosa* et à tendance supérieure non significative pour *P. officinarum* alors que l'investissement en fruits par plante est moindre dans les sentiers chez les deux espèces. Le nombre de stolons est plus variable en sentiers que dans les sources. Enfin, les autres traits de reproduction de *P. officinarum* sont généralement moins variables dans les sentiers. Les valeurs de la moyenne et de la variance des traits fonctionnels de dispersion sont généralement plus élevées dans les sentiers par rapport aux sources pour *P. officinarum* comparativement à des résultats plus variables et généralement non significatif pour *P. caespitosa* (Figure 11 ; Tableau S10 et S11 ; Figure S123 et S124).

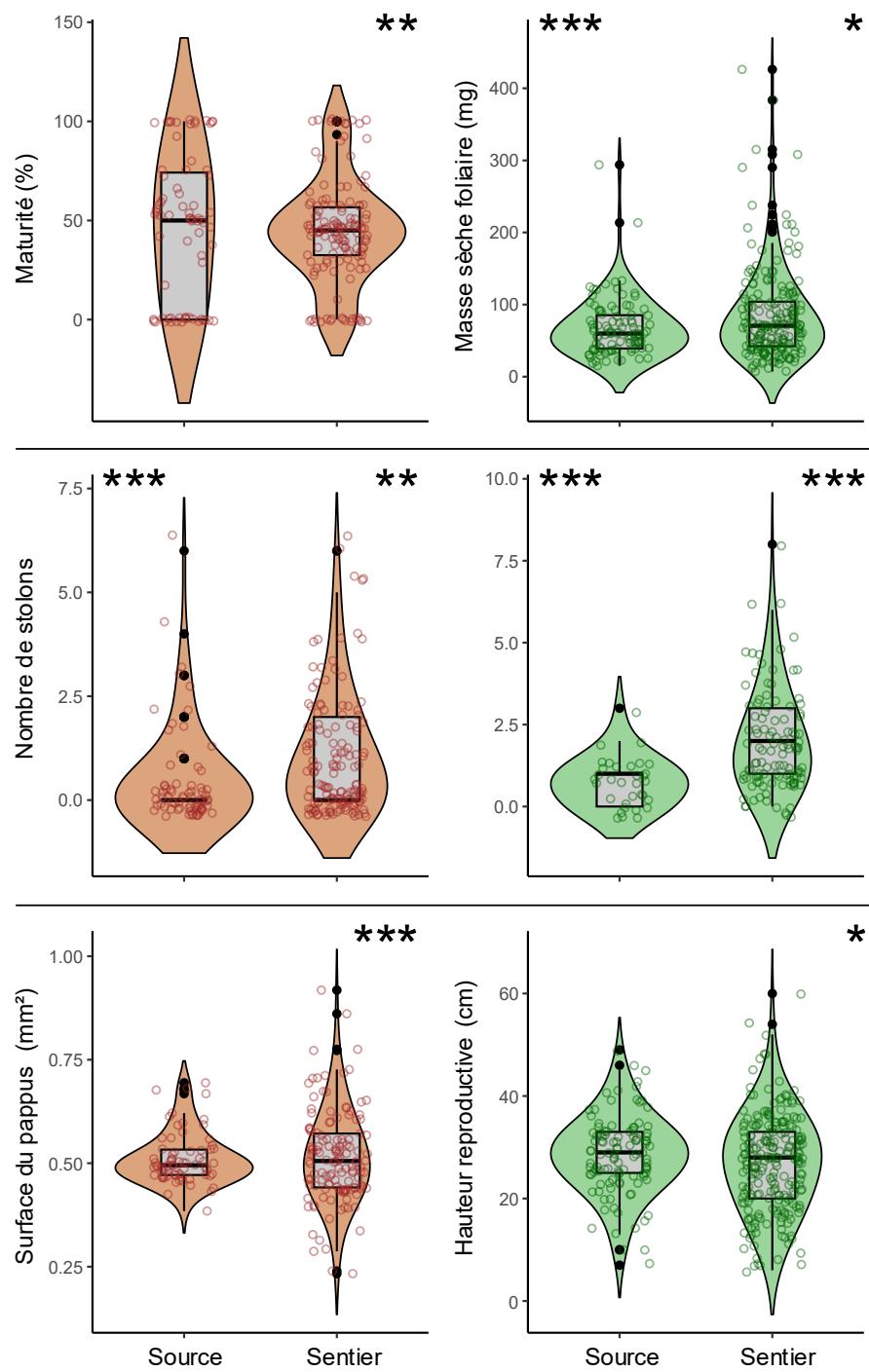


Figure 11. Exemple de tests de comparaisons de moyenne et de variance entre les sources et les sentiers pour les traits de *Pilosella caespitosa* (cercle orange) et de *P. officinarum* (cercle vert). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

3.5.2. GRADIENT D'ALTITUDE EN SENTIER

En considérant l'ensemble du système à l'étude, plusieurs traits varient significativement le long du gradient d'élévation chez les deux espèces (*P. caespitosa* 15 traits ; *P. officinarum* 13 traits; Tableau 8). Parmi les 66 cas individuels étudiés (22 traits \times 3 montagnes), *P. officinarum* compte plus de cas statistiquement significatifs ($n = 34$ cas) que *P. caespitosa* ($n = 21$ cas) (Tableau S13 à S16, Figure S125 à S144). De manière générale, la valeur des traits liés à la fonction de survie décroît en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (Figure 12 ; Tableau S15 et S16 ; Figure S125 à S128). À l'inverse, la valeur des traits de survie s'accroît chez *P. officinarum* sauf pour la SLA qui diminue en altitude le long des sentiers, ce qui augmente la survie. Les valeurs des traits fonctionnels de reproduction diminuent le long des sentiers chez *P. caespitosa*, à l'exception du nombre de stolons et du coefficient de germination qui augmentent le long du gradient (Tableau S15 et S16 ; Figure S129 à S140). Au contraire de *P. caespitosa*, les valeurs des traits associés à la reproduction augmentent en altitude le long des sentiers pour *P. officinarum* sauf pour l'investissement en capitules qui diminue. Les valeurs des traits fonctionnels associés à la dispersion augmentent avec le gradient d'élévation en sentier chez les deux espèces sauf pour la hauteur reproductive qui diminue en progressant le long du sentier (Tableau S15 et S16 ; Figure S141 à S144).

3.5.3. ANALYSE DE PISTE

La structure des données empiriques n'est pas significativement différente de celle proposée dans les modèles AP théoriques pour les deux espèces de *Pilosella* (*P. caespitosa* : $P = 0,147$; *P. officinarum* : $P = 0,796$; Figure 13). Un ensemble de 153 individus de *P. caespitosa* et de 229 individus de *P. officinarum* (27 et 41 colonies) ont été utilisés pour les AP. Le modèle de *P. caespitosa* indique que le nombre de fruits par plante est fortement et négativement influencé par l'altitude alors que celui de *P. officinarum* est plutôt influencé de façon indirecte par l'altitude via deux variables environnementales (recouvrement

arborescent, épaisseur de matière organique). Les modèles confirmatoires incluent huit et neuf relations significatives pour *P. caespitosa* et *P. officinarum*, respectivement, dont cinq communes pour les deux espèces. Les deux espèces exhibent des relations positives entre le nombre de stolons et le nombre de capitules puis entre le nombre de capitules et le nombre de fruits par plantes. Les traits de *P. caespitosa* sont directement affectés par l'altitude qui réduit le nombre de capitules et la SLA. Par ailleurs, chez *P. officinarum*, l'altitude a un effet négatif deux fois plus faible sur le nombre de capitules et influence indirectement la SLA selon le recouvrement arborescent et le nombre de capitules selon l'épaisseur de matière organique. Enfin, une relation négative entre la SLA et le nombre de stolons est présente chez *P. officinarum*, mais pas chez *P. caespitosa*.

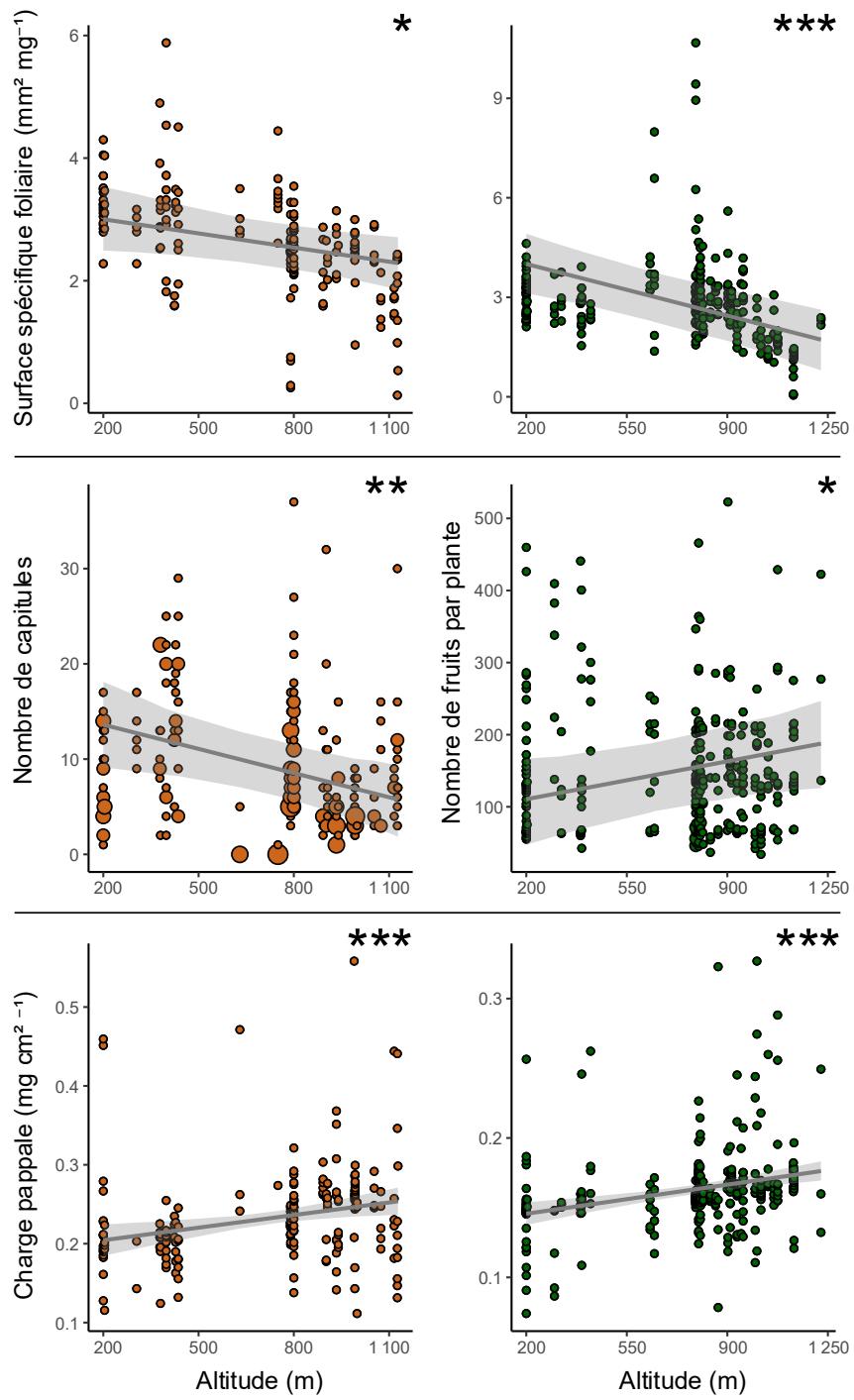
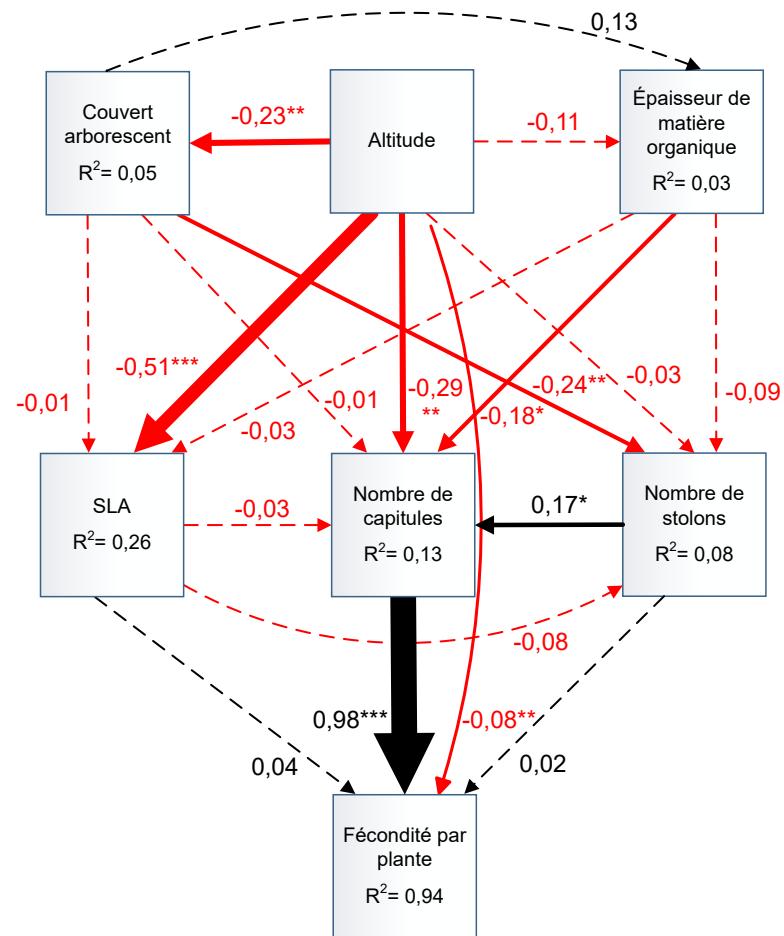


Figure 12. Exemple de tendances linéaires pour les traits de *Pilosella caespitosa* (cercle orange) et de *P. officinarum* (cercle vert) en fonction de l'altitude. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

Pilosella caespitosa



Pilosella officinarum

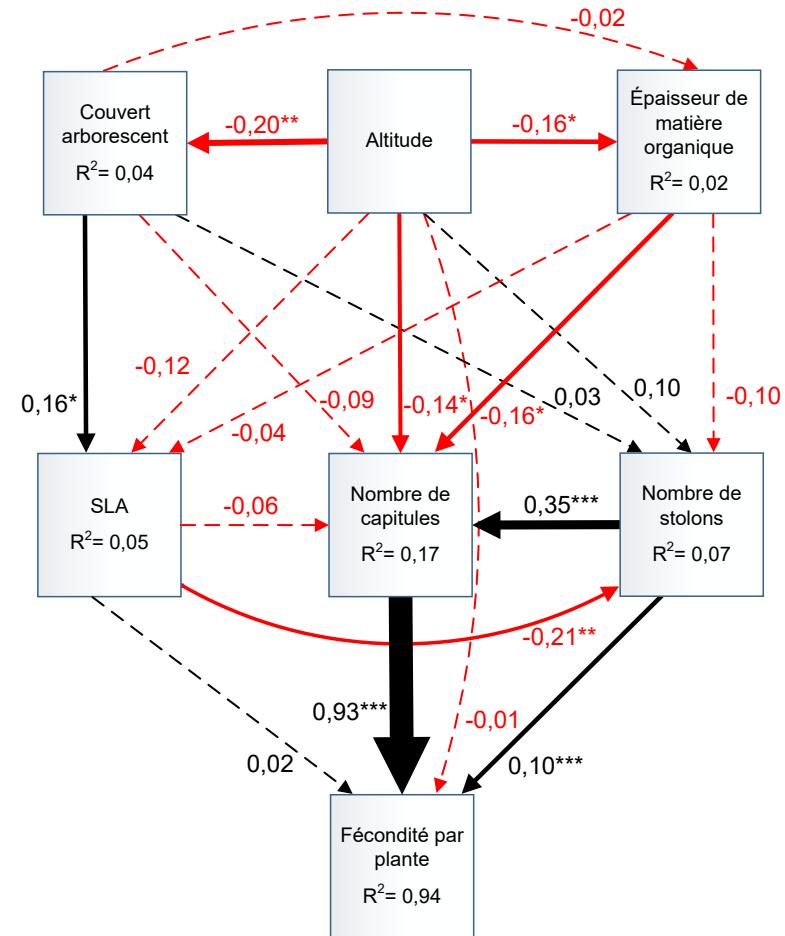


Figure 13. Graphiques acycliques dirigés et coefficients de piste standardisés pour les variables environnementales et les traits de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* le long du gradient d'altitude du parc national de la Gaspésie. Les lignes pleines représentent des relations significatives et les lignes pointillées des relations non significatives ($P = 0,05$)

3.6. DISCUSSION

Cette étude met en lumière la réponse contrastée des deux espèces apparentées de plantes exotiques rudérales qui colonisent un nouveau territoire sous les conditions suboptimales d'un environnement montagneux. Nous avons mesuré des traits associés aux fonctions de survie, de reproduction et de dispersion chez deux espèces de *Pilosella* pour comprendre comment s'exprime, sur leur phénotype, le passage de l'environnement très perturbé avec moins de compétition des sources, vers l'environnement suboptimal des sentiers forestiers qui atteignent des altitudes de plus en plus élevées jusqu'au-delà de la limite des arbres. Le recours à l'analyse de pistes appuyée par l'analyse de tendances linéaires affichées par les traits fonctionnels permet de démontrer que ces deux espèces optent pour des stratégies contrastées au sein de leurs fonctions vitales pour accomplir le processus de colonisation dans un environnement hostile.

3.6.1. SURVIE

La progression en altitude cause une diminution de la température associée à une croissance réduite et un investissement accru en tissus de soutien chez les plantes (Friend et Woodward, 1990; Körner, 2021). Ces tendances sont corroborées par nos régressions puisque la taille totale de la tige et la surface spécifique foliaire (SLA) diminuent significativement en fonction de l'altitude chez les deux espèces. Toutefois, parmi nos traits de survie, seule la SLA fut retenue dans la construction de notre modèle de piste en raison de son lien avec le syndrome économique foliaire (Reich, 2014; Wright *et al.*, 2004). Les modèles AP affichent une réponse de la SLA en fonction de l'altitude qui est contrastée entre nos deux espèces. Une SLA qui diminue en altitude est considérée comme un ajustement du phénotype pour augmenter la tolérance au froid et est l'expression d'un compromis entre la croissance et la résistance à un stress environnemental (Bucher *et al.*, 2019). Il y a bel et bien un lien direct fort entre l'altitude et la diminution de la SLA chez *P. caespitosa*, mais rien de tel n'est apparent chez *P. officinarum*. Au contraire, la SLA de cette espèce augmente directement en

réponse à la compétition accrue pour la lumière créée par la canopée forestière dès que les plantes entrent en sentier. Le contrôle marqué de la couverture de canopée sur la SLA révélée par l'AP représente la réponse phénotypique de cette espèce pour résoudre le compromis entre l'acquisition et la conservation des ressources en fonction des conditions d'ombrage variable du milieu forestier (Reich, 2014; Wright *et al.*, 2004). L'augmentation de la SLA chez *P. officinarum* accentue ainsi le contraste affiché par les deux espèces dès qu'elles occupent un environnement plus ombragé que dans les sources, en l'occurrence le sentier pédestre adjacent. Plusieurs espèces affichent une faible plasticité phénotypique de certains traits clefs comme la SLA lorsque leurs valeurs moyennes assurent un fort potentiel de colonisation dans des conditions suboptimales (Dawson *et al.*, 2012; Murphy *et al.*, 2016). Dans notre système, l'absence de réponse directe de SLA en fonction de l'altitude révélée par notre AP chez *P. officinarum* suggère que cette espèce pourrait être préadaptée à se développer sous une plus grande amplitude de conditions climatiques. De fait, *P. officinarum* est une espèce de plus petite stature que *P. caespitosa* (Tableau S17; Strother, 2006) ce qui la rend moins vulnérable au stress éolien lorsqu'elle est exposée en haute altitude (Steyn *et al.*, 2017). Cette espèce tend à augmenter sa biomasse foliaire répartie en un plus grand nombre de feuilles dans l'environnement ombragé des sentiers. Au contraire, *P. caespitosa* diminue tant son nombre, sa surface que sa masse foliaire avec l'altitude, un patron attendu chez une plante qui subit un stress climatique (Atkin *et al.*, 1996; Körner, 2021). Une SLA élevée chez *P. officinarum* indique un meilleur potentiel de tolérance à l'ombre (Liu *et al.*, 2016) ce qui est considéré par plusieurs auteurs comme une capacité qui accroît la capacité de colonisation (Dawson *et al.*, 2012; Gallagher *et al.*, 2015). Chez *P. caespitosa*, la faible SLA peut représenter un ajustement phénotypique qui augmente la survie par la rétention de nutriments et d'eau (Navarro et Hidalgo-Triana, 2021), bien qu'elle implique un taux de croissance plus faible (Cornelissen *et al.*, 2003; Reich, 2014). Ainsi, la capacité de moduler la SLA chez les deux espèces de *Pilosella* augmente leurs chances de survie lorsque l'adversité des conditions environnementales s'accentue le long du gradient d'altitude.

3.6.2. REPRODUCTION

Une forte proportion des espèces végétales incluant *Pilosella* ont la possibilité de se reproduire par graine et par voie végétative (Klimešová et Klimeš, 2017), ce qui confère à ces plantes une forte versatilité pour accomplir leur cycle vital sous diverses conditions environnementales (Yang et Kim, 2016). Lorsque considérés individuellement par nos analyses de régression, plusieurs traits reproductifs des deux *Pilosella* affichent une réaction significative et souvent contrastée en accédant aux sentiers qui les exposent aux conditions climatiques de plus en plus hostiles des hautes altitudes. Par exemple, en accédant aux sentiers, il y a une diminution du nombre de capitules chez *P. caespitosa* alors que c'est l'inverse chez *P. officinarum* pour laquelle la fécondité augmente en fonction de l'altitude. La maturité des fruits chez *P. caespitosa* tend à décroître dans les sentiers alors que c'est l'inverse chez *P. officinarum*. Cela se répercute sur la viabilité et la germination des graines qui tendent à diminuer le long des sentiers chez *P. caespitosa* alors qu'au contraire la vigueur de germination de *P. officinarum* augmente en fonction de l'altitude. Il faut souligner que ces contrastes fonctionnels sont suggérés sur la base d'une analyse de la régression des mesures de nos traits en fonction de la distance ou de l'altitude en sentier, deux variables qui peuvent être corrélées à plusieurs autres facteurs de l'habitat forestier auxquels la stratégie reproductive des deux *Pilosella* pourrait réagir.

Ce contrôle multifactoriel de la fonction reproductive tant par graines que par stolons est mieux expliqué par notre AP. Nos résultats montrent que l'altitude a pour effet direct de réduire le nombre de capitules deux fois plus rapidement chez *P. caespitosa* que chez *P. officinarum* (coefficient de piste = -0,29 vs coefficient de piste = -0,14), illustrant la meilleure capacité de *P. officinarum* à coloniser les sites les plus élevés. La production florale chez les deux espèces semble indifférente à la compétition engendrée par le recouvrement arborescent, mais demeure sous forte contrainte directement associée à l'épaisseur de la couche organique du sol. Celle-ci réduit l'accès aux nutriments du sol minéral (Hamrick et Lee, 1987) ce qui implique une allocation d'énergie plus importante à la survie au détriment de la capacité à produire des capitules (Obeso, 2002). D'ailleurs plusieurs auteurs ont

remarqué une diminution de la capacité invasive de *Pilosella* dans les sols mal drainés où l'accumulation de la matière organique est importante (Bishop et Davy, 1994; Weigelt *et al.*, 2005). Dans le territoire étudié, il s'agit de la seule variable qui limite significativement la colonisation par les plantes exotiques (Chapitre 2). Les rares individus qui s'établissent sur un sol avec une importante couche d'humus ont donc une production de fruits limitée, ce qui indique qu'il s'agit de la principale barrière écologique qui limite la propagation de *Pilosella* dans l'environnement forestier le long des sentiers.

L'altitude n'a pas d'effet direct sur la production de stolons par les deux espèces de *Pilosella* selon l'AP, contrairement à l'augmentation suggérée par notre analyse de régression. La reproduction végétative présente des tendances variables avec l'altitude (Chen *et al.*, 2006; Klimešová et Doležal, 2011; Weppler et Stöcklin, 2005). Certaines variables environnementales peuvent avoir un effet sur l'ajustement de la reproduction végétative (Jaafry *et al.*, 2016; Klimešová et Doležal, 2011). La production de stolons semble sous le contrôle de facteurs qui diffèrent entre nos deux espèces puisque chez *P. caespitosa* la quantité de stolons est directement limitée par le recouvrement arborescent alors que cet effet chez *P. officinarum* est transmis par une réponse directe de la SLA. Cette relation suggère que cette espèce accroît sa capacité de capture de lumière sous la canopée forestière au détriment de la production de stolons.

Chez les deux espèces de *Pilosella*, notre AP n'indique pas l'existence d'un compromis entre la reproduction par graine et la reproduction par stolon, pourtant mis en évidence chez plusieurs autres espèces (García et Zamora, 2003; Herben *et al.*, 2015). Au contraire, la production de stolons a un effet synergique sur la production de capitule qui est deux fois plus prononcé chez *P. officinarum* que chez *P. caespitosa*. En augmentant le nombre de stolons, il y aurait réduction de la compétition dans la proximité immédiate du plant-mère (Hodgson *et al.*, 1999), ce qui permet d'assurer l'emprise locale du genet en attente de la floraison lorsque les conditions deviendront favorables (Jacobs et Wiese, 2007; Stöcklin et Winkler, 2004). De plus, les stolons peuvent favoriser l'alimentation du plant-mère en eau et en nutriments et améliorer la survie dans des conditions adverses (Hutchings

et de Kroon, 1994; Lake et Leishman, 2004; Wang et al., 2021). Ainsi, l'augmentation du nombre de capitules résultant d'une augmentation du nombre de stolons, révélée chez les deux espèces de *Pilosella* par nos AP, peut être interprétée comme l'augmentation de l'effort reproductif par graines, soutenu par une meilleure capacité à acquérir des nutriments et à occuper l'espace avec les stolons. De plus, l'induction florale chez les plantes monocarpiques comme les *Pilosella* survient lorsqu'elles sont en mesure de compléter leur développement floral sans compromettre leur survie (French et Watts, 2020). On peut concevoir que les stolons favorisent l'initiation de l'unique floraison que produit une rosette de *P. officinarum* qui doit être une réussite puisque le ramet meurt à la fin de la saison de croissance (Jacobs et Wiese, 2007). Dans l'environnement variable du sentier, une stratégie axée sur la floraison de ramets issus de stolons augmente directement la fécondité de *P. officinarum*.

3.6.3. DISPERSION

Plusieurs espèces de plantes en processus de colonisation augmentent la capacité de dispersion de leurs propagules au front de colonisation (Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024; Tabassum et Leishman, 2018; Williams *et al.*, 2016), mais il n'y a aucune évidence en ce sens chez nos *Pilosella* puisque la charge pappale a augmenté en fonction de l'altitude chez les deux espèces. L'accroissement de l'aire de répartition de ces *Pilosella* ne dépend donc pas du tri spatial, mais plutôt du maintien, voire d'une augmentation des chances de survie des plantes, une tendance relevée chez plusieurs autres espèces (Bu *et al.*, 2007; Olejniczak *et al.*, 2018). De fait, une plus grande charge pappale avec l'altitude est associée à une diminution de plusieurs traits de la germination des graines chez *P. caespitosa* alors que c'est plutôt l'inverse chez *P. officinarum* (Tableau 8). La plus grande masse des fruits de *P. officinarum* en haute altitude est ainsi associée à une vigueur accrue de la germination des graines. Le passage plus rapide d'une phénophase à la suivante chez les plantes de hautes altitudes (Inouye et Wielgolaski, 2003) favorise l'accomplissement hâtif du cycle de vie et l'expansion de nouvelles colonies (Gioria et Pyšek, 2017; Tabassum et Leishman, 2018). C'est d'ailleurs *P. officinarum* qui atteint les positions les plus élevées dans la toundra du

territoire étudié (St-Jean et al., 2024). Chez les deux *Pilosella* la dispersion d'individus avantageés pour la survie semble préférable à celle d'individus aptes à se disperser à de plus grandes distances, vers des sites où la rigueur du climat pose une contrainte croissante à la survie des individus (Phillips et Perkins, 2019).

3.7. CONCLUSION

Les deux espèces de *Pilosella* examinées ici manifestent une remarquable capacité invasive à l'échelle globale (Cortat, 2016; Cortat et Grosskopf, 2016) qui souligne leur aptitude à compléter leur cycle vital sous une vaste gamme de conditions environnementales. La présente étude met en relief la meilleure aptitude de *P. officinarum* pour ajuster plusieurs traits de ses principales fonctions vitales vis-à-vis des conditions environnementales de plus en plus hostiles depuis les sources de basse altitude jusqu'au-delà de la limite des arbres. De fait, *P. officinarum* est celle des deux espèces qui atteint les altitudes les plus élevées tant dans le territoire étudié (St-Jean et al., 2024) que dans leur aire de répartition d'origine (Meusel et Jäger, 1992; Kaplan et al., 2017). Le maintien de la capacité invasive de *P. caespitosa* au côté de *P. officinarum* en dépit d'une plasticité phénotypique moins favorable à coloniser les sites les plus élevés est vraisemblablement compensé par la plus grande quantité de fruits qu'elle peut produire.

3.8. REMERCIEMENTS

Nous remercions Juliane Fisette pour son aide sur le terrain et pour les tests de germination. Merci également à Philippe Blier, Lisa Nondier, Samuel Harimanana et Delphine Ruffio pour leur aide sur le terrain. Merci à Clara Martel, Mathieu Renaud, Blake Pan, Ariane Fortin, Maxime Gaillard, Elliot Chartrand et Jérôme Bergeron pour le travail en laboratoire. Ce travail a été financé par le programme MITACS-Accélération en vertu d'un

partenariat entre la Sépaq et l'UQAR. Le projet a bénéficié des facilités de laboratoire offertes à la Station d'études montagnardes des Chic-Chocs (SEM).

3.9. RÉFÉRENCES

- Ackerly, D.D., S.A. Dudley, S.E. Sultan, J. Schmitt, J.S. Coleman, C.R. Linder, D.R. Sandquist, M.A. Geber, A.S. Evans, T.E. Dawson et M.J. Lechowicz, 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. *BioScience*, 50(11), 979. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0979:TEOPET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEOPET]2.0.CO;2).
- Alexander, J.M., C. Kueffer, C.C. Daehler, P.J. Edwards, A. Pauchard, T. Seipel, MIREN Consortium, J. Arévalo, L. Cavieres, H. Dietz, G. Jakobs, K. McDougall, B. Naylor, R. Otto, C.G. Parks, L. Rew et N. Walsh, 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656–661. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013136108>.
- Alexander, J.M., J.J. Lembrechts, L.A. Cavieres, C. Daehler, S. Haider, C. Kueffer, G. Liu, K. McDougall, A. Milbau, A. Pauchard, L.J. Rew et T. Seipel, 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126(2), 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>.
- Atkin, O.K., B. Botman et H. Lambers, 1996. The Causes of Inherently Slow Growth in Alpine Plants: An Analysis Based on the Underlying Carbon Economies of Alpine and Lowland *Poa* Species. *Functional Ecology*, 10(6), 698. <https://doi.org/10.2307/2390504>.
- Baker, H.G., 1965. Characteristics and Modes of Origin of Weeds. Dans : Baker, H.G. et G.L. Stebbins (édit). The genetics of colonizing species: proceedings of the First International Union of Biological Sciences Symposia on General Biology, Asilomar, Californie, p. 147–172.
- Barros, A., A. Pauchard, J. Lembrechts et L. Rew, 2018. MIREN trail survey protocols. Institute of Integrative Biology, Zurich, 13 p.
- Bear, J.L., K.M. Giljohann, R.D. Cousens et N.S.G. Williams, 2012. The seed ecology of two invasive *Hieracium* (*Asteraceae*) species. *Australian Journal of Botany*, 60(7), 615. <https://doi.org/10.1071/BT12058>.
- Bishop, G.F. et A.J. Davy, 1994. *Hieracium Pilosella* L. (*Pilosella Officinarum* F. Schultz & Schultz-Bip.). *The Journal of Ecology*, 82(1), 195. <https://doi.org/10.2307/2261400>.
- Bräutigam, S. et W. Greuter, 2007. A new treatment of *Pilosella* for the Euro-Mediterranean flora. *Willdenowia*, 37(1), 123. <https://doi.org/10.3372/wi.37.37106>.

- Bu, H., X. Chen, X. Xu, K. Liu, P. Jia et G. Du, 2007. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai–Tibet plateau. *Plant Ecology*, 191(1), 127–149. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9221-5>.
- Bu, H.-Y., Y.-M. Zhang, D. Zhao, S.-Y. Wang, P. Jia, W. Qi, K. Liu, D.-H. Xu, W.-J. Ge et X.-J. Wang, 2019. The evolutionary correlation associated with seed mass and altitude on nutrient allocation of seeds. *Seed Science Research*, 29(1), 38–43. <https://doi.org/10.1017/S0960258518000387>.
- Bucher, S.F., R. Feiler, O. Buchner, G. Neuner, S. Rosbakh, M. Leiterer et C. Römermann, 2019. Temporal and spatial trade-offs between resistance and performance traits in herbaceous plant species. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 187–196. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.015>.
- Canessa, R., A. Saldaña, R.S. Ríos et E. Gianoli, 2018. Functional trait variation predicts distribution of alien plant species across the light gradient in a temperate rainforest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 32, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.002>.
- Capers, R.S., K.D. Kimball, K.P. McFarland, M.T. Jones, A.H. Lloyd, J.S. Munroe, G. Fortin, C. Mattrick, J. Goren, D.D. Sperduto et R. Paradis, 2013. Establishing Alpine Research Priorities in Northeastern North America. *Northeastern Naturalist*, 20(4), 559. <https://doi.org/10.1656/045.020.0406>.
- Cassey, P., S. Delean, J.L. Lockwood, J.S. Sadowski et T.M. Blackburn, 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology*, 16(4), e2005987. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005987>.
- Chen, J.-S., N.-F. Lei, D. Yu et M. Dong, 2006. Differential effects of clonal integration on performance in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*, as growing at two sites with different altitude. *Plant Ecology*, 183(1), 147–156. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9013-3>.
- Chiapusio, G., A.M. Sánchez, M.J. Reigosa, L. González et F. Pellissier, 1997. Do Germination Indices Adequately Reflect Allelochemical Effects on the Germination Process? *Journal of Chemical Ecology*, 23(11), 2445–2453. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006658.27633.15>.
- Cipriotti, P. A., R. B. Rauber, M.B. Collantes, K. Braun et C. Escartín, 2010. *Hieracium pilosella* invasion in the Tierra del Fuego steppe, Southern Patagonia. *Biological Invasions*, 12(8), 2523–2535. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9661-7>.

- Colautti, R.I., I.A. Grigorovich et H.J. MacIsaac, 2006. Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden., J.G. Pausas et H. Poorter, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>.
- Cortat, G., 2016. *Pilosella caespitosa* (yellow hawkweed). Disponible en ligne à : <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.1079/cabicompendium.27161>. [Visité le 2022-02-25].
- Cortat, G. et G. Grosskopf, 2016. *Pilosella officinarum* (mouse-ear hawkweed). Disponible en ligne à : <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.1079/cabicompendium.27162>. [Visité le 2022-02-25].
- Craine, J.M., 2009. Resource strategies of wild plants. Princeton University Press, Princeton, 344 p.
- Dainese, M., S. Aikio, P.E. Hulme, A. Bertolli, F. Prosser et L. Marini, 2017. Human disturbance and upward expansion of plants in a warming climate. *Nature Climate Change*, 7(8), 577–580. <https://doi.org/10.1038/nclimate3337>.
- Dainese, M. et L. Bragazza, 2012. Plant traits across different habitats of the Italian Alps: A comparative analysis between native and alien species. *Alpine Botany*, 122(1), 11–21. <https://doi.org/10.1007/s00035-012-0101-4>.
- Dawson, W., R.P. Rohr, M. Van Kleunen et M. Fischer, 2012. Alien plant species with a wider global distribution are better able to capitalize on increased resource availability. *New Phytologist*, 194(3), 859–867. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04104.x>.
- di Castri, F., 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. Dans : Drake, J.A., F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek et M. Williamson (édit.). *Biological invasions: A global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment, Paris et Wiley, New Jersey, p. 1-30.
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I.J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. Colin Prentice, E. Garnier, G. Bönisch, M. Westoby, H. Poorter, P.B. Reich, A.T. Moles, J. Dickie, A.N. Gillison, A.E. Zanne, ... et L.D. Gorné, 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.

- Fehrer, J., Gemeinholzer, B., Chrtek, J., & Bräutigam, S., 2007. Incongruent plastid and nuclear DNA phylogenies reveal ancient intergeneric hybridization in *Pilosella* hawkweeds (*Hieracium*, *Cichorieae*, *Asteraceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(2), 347–361. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.07.004>.
- Fowler, N.L., 1988. What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects. *Ecology*, 69(4), 947–961. <https://doi.org/10.2307/1941250>.
- Fox, J., Z. Nie, J. Byrnes, M. Culbertson, S. DebRoy, M. Friendly, B. Goodrich, R.H. Jones, A, Kramer, G. Monette et F. Novomestky, 2022. sem: Structural Equation Models (version 3.1-15). Disponible en ligne à : <https://cran.r-project.org/web/packages/sem/index.html>. [Visité le 2022-03-10].
- French, K., 2021. Invasion by hawkweeds. *Biological Invasions*, 23(12), 3641–3652. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02604-6>.
- French, K. et E. Watts, 2020. Differences in vegetative growth of two invasive hawkweeds at temperatures simulating invaded habitats at two altitudes. *Scientific Reports*, 10(1), 2180. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58914-7>.
- Friend, A.D. et F.I. Woodward, 1990. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. Dans: Begon, M., A.H. Fitter et A. Macfadyen (édit.). *Advances in ecological research* Vol. 20, Elsevier, Amsterdam, p. 59–124.
- Futuyma, D.J. et G. Moreno, 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 207–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- Galera, H., K.J. Chwedorzewska et M. Wódkiewicz, 2015. Response of *Poa annua* to extreme conditions: Comparison of morphological traits between populations from cold and temperate climate conditions. *Polar Biology*, 38(10), 1657–1666. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1731-y>.
- Gallagher, R.V., R.P. Randall et M.R. Leishman, 2015. Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conservation Biology*, 29(2), 360–369. <https://doi.org/10.1111/cobi.12399>.
- García, D. et R. Zamora, 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 921–926. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02227.x>.
- Garnier, E., M.-L. Navas et K. Grigulis, 2016. Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press, Oxford, 231 p.

- Gaskin, J. F. et L.M. Wilson, 2007. Phylogenetic Relationships Among Native and Naturalized *Hieracium* (Asteraceae) in Canada and the United States Based on Plastid DNA Sequences. *Systematic Botany*, 32(2), 478–485. <https://doi.org/10.1600/036364407781179752>.
- Giménez-Benavides, L., A. Escudero et F. Pérez-García, 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species: Altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research*, 20(4), 433–444. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0059-4>.
- Gioria, M. et P. Pyšek, 2017. Early bird catches the worm: Germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19(4), 1055–1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>.
- Godoy, O., A. Saldaña, N. Fuentes, F. Valladares et E. Gianoli, 2011. Forests are not immune to plant invasions: Phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, 13(7), 1615–1625. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9919-0>.
- Goodwin, B.J., A.J. McAllister et L. Fahrig, 1999. Predicting Invasiveness of Plant Species Based on Biological Information. *Conservation Biology*, 13(2), 422–426. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002422.x>.
- Grace, J.B., 2006. Structural equation modeling and natural systems. Cambridge University Press, Cambridge, 378 p.
- Grime, J.P., 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties (2^e édition). Wiley, Oxford, 464 p.
- Guetling, C.H., L.C. Jones, E.K. Strand, D.W. Morishita, J. Piaskowski et T.S. Prather, 2023. Two invasive *Hieracium* species' potential distributions within the Greater Yellowstone Ecosystem were defined using invasion susceptibility models and habitat typing. *Biological Invasions*, 25(7), 2231–2248. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03037-z>.
- Hamrick, J.L. et J.M. Lee, 1987. Effect of Soil Surface Topography and Litter Cover on the Germination, Survival, and Growth of Musk Thistle (*Carduus nutans*).
- Herben, T., B. Šerá et J. Klimešová, 2015. Clonal growth and sexual reproduction: Tradeoffs and environmental constraints. *Oikos*, 124(4), 469–476. <https://doi.org/10.1111/oik.01692>.
- Hodgson, J.G., P.J. Wilson, R. Hunt, J.P. Grime et K. Thompson, 1999. Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos*, 85(2), 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>.

Hodgson, J.G., G. Montserrat-Martí, M. Charles, G. Jones, P. Wilson, B. Shipley, M. Sharafí, B.E.L. Cerabolini, J.H.C. Cornelissen, S.R. Band, A. Bogard, P. Castro-Díez, J. Guerrero-Campo, C. Palmer, M.C. Pérez-Rontomé, G. Carter, A. Hynd, A. Romo-Díez, L. De Torres Espuny et F. Royo Pla, 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>.

Hutchings, M.J. et H. de Kroon, 1994. Foraging in Plants: The Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. Dans : Begon, M. et A.H. Fitter (édit.). *Advances in Ecological Research* Vol. 25, Elsevier, Amsterdam, p. 159–238. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60215-9).

Inouye, D.W. et F.E. Wielgolaski, 2003. High Altitude Climates. Dans : Schwartz, M.D. (édit.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*, Springer, Berlin, p. 195–214. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3_13.

Jaafry, W.H., D. Li, S.A. Fatima et M. Hassan, 2016. Role of Clonal Integration among Different Environmental Conditions (A Review). *Natural Science*, 08(11), 475–486. <https://doi.org/10.4236/ns.2016.811049>.

Jacobs, J. et Wiese, J., 2007. Ecology and Management of Invasive Hawkweeds [*Hieracium* spp]. United States Department of Agriculture, Washington D.C., 10 p.

Meusel. H.D. et E.J. Jäger, 1992. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Band III*, Gustav Fischer Verlag, Jena, 688 p.

Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann et S. Muller, 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>.

Kaplan, Z., J. Danihelka, K. Šumberová, J. Chrtek, O. Rotreklová, L. Ekrt, J. Štěpánková, V. Taraška, B. Trávníček, J. Prančl, M. Ducháček, M. Hroneš, L. Kobrlová, D. Horák et J. Wild, 2017. Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 5. *Preslia*, 89(4), 333–439. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.333>.

Kichenin, E., D.A. Wardle, D.A. Peltzer, C.W. Morse and G.T. Freschet, 2013. Contrasting effects of plant inter- and intra-specific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27(5), 1254–1261. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12116>.

Kingsolver, J. G. et D.W. Schemske, 1991. Path analyses of selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(9), 276–280. [10.1016/0169-5347\(91\)90004-H](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90004-H).

Kleinsteuber, A., G. Gottschlich, N. Böhling et H. Baumann, 1996. *Hieracium*. Dans : Sebald, O., S. Seybold, G. Philippi, and A. Wörz (édit.). *Die Farn- und*

Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 6: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae, Teil 4: Familien *Campanulaceae* bis *Asteraceae*), Eugen Ulmer, Stuttgart, p. 465-485

Klimešová, J. et J. Doležal, 2011. Are clonal plants more frequent in cold environments than elsewhere? *Plant Ecology & Diversity*, 4(4), 373–378. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.586734>.

Klimešová, J. et L. Klimeš, 2017. Clo-Pla3 – database of clonal growth of plants from Central Europe. Disponible en ligne à : <https://clopla.butbn.cas.cz/>. [Visité le 2022-01-05].

Kleyer, M. I.C. Knevel, R.M. Bekker, D. Kunzmann, M. Stadler et K. Thompson, 2005. The LEDA traitbase. LEDA Data Standards. Disponible en ligne à : <https://uol.de/en/landeco/research/leda/standards> [Visité le 2022-10-05].

Körner, C., 2021. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems (3^e édition), Springer, Berlin, 500 p.

Kühn, P., A. Ratier Backes, C. Römermann, H. Bruelheide et S. Haider, 2021. Contrasting patterns of intraspecific trait variability in native and non-native plant species along an elevational gradient on Tenerife, Canary Islands. *Annals of Botany*, 127(4), 565–576. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa067>.

Lake, J.C. et M.R. Leishman, 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117(2), 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5).

Lakon, G., 1949. The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. *Plant Physiology*, 24(3), 389–394. <https://doi.org/10.1104/pp.24.3.389>.

Larson, C.D., F. W. Pollnac, K. Schmitz et L.J. Rew, 2021. Climate change and micro-topography are facilitating the mountain invasion by a non-native perennial plant species. *NeoBiota*, 65, 23–45. <https://doi.org/10.3897/neobiota.65.61673>.

Lefcheck, J., 2023. psem: Fitting piecewise structural equation models (version 2.3). Disponible en ligne à : <https://cran.r-project.org/web/packages/piecewiseSEM/index.html>. [Visité le 2023-03-10].

Liu, Y., W. Dawson, D. Prati, E. Haeuser, Y. Feng et M. van Kleunen, 2016. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany*, 118(7), 1329–1336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>.

Lloret, F., F. Medail, G. Brundu, I. Camarda, E. Moragues, J. Rita, P. Lambdon et P.E. Hulme, 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on

- Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, 93(3), 512–520. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x>.
- Makepeace, W., 1985. Growth, reproduction, and production biology of mouse-ear and king devil hawkweed in eastern South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 23(1), 65–78. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1985.10425309>.
- McDougall, K.L., J. Lembrechts, L.J. Rew, S. Haider, L.A. Cavieres, C. Kueffer, A. Milbau, B.J. Naylor, M.A. Nuñez, A. Pauchard, T. Seipel, K.L. Speziale, G.T. Wright et J.M. Alexander, 2018. Running off the road: Roadside non-native plants invading mountain vegetation. *Biological Invasions*, 20(12), 3461–3473. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1787-z>.
- Minden, V. et J. Gorschlüter, 2016. Comparison of native and non-native *Impatiens* species across experimental light and nutrient gradients. *Plant Ecology and Evolution*, 149(1), 59–72. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2016.1118>
- Mitchell, R.M. et J.D. Bakker, 2014. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: A case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*, 28(1), 258–269. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12167>.
- Murphy, J. E., J.H. Burns, M. Fougère-Danezan et R.E. Drenovsky, 2016. Functional trait values, not trait plasticity, drive the invasiveness of *Rosa* sp. In response to light availability. *American Journal of Botany*, 103(12), 2058–2069. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600235>.
- Navarro, T. et N. Hidalgo-Triana, 2021. Variations in Leaf Traits Modulate Plant Vegetative and Reproductive Phenological Sequencing Across Arid Mediterranean Shrublands. *Frontiers in Plant Science*, 12, 708367. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.708367>.
- Obeso, J.R., 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>.
- Olejniczak, P., M. Czarnoleski, A. Delimat, B.M. Majcher et K. Szczepka, 2018. Seed size in mountain herbaceous plants changes with elevation in a species-specific manner. *PLOS ONE*, 13(6), e0199224. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199224>.
- OpenGIS.ch., 2022. Qfield Mobile Geodata Collection App (version 2.0). Disponible en ligne à : <https://qfield.org>. [Visité le 2021-04-24].
- Parendes, L.A. et J.A. Jones, 2000. Role of Light Availability and Dispersal in Exotic Plant Invasion along Roads and Streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14(1), 64–75. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99089.x>.

- Pauchard, A. et P.B. Alaback, 2004. Influence of Elevation, Land Use, and Landscape Context on Patterns of Alien Plant Invasions along Roadsides in Protected Areas of South-Central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238–248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x>.
- Pauchard, A., C. Kueffer, H. Dietz, C.C. Daehler, J. Alexander, P.J. Edwards, J.R., L.A. Cavieres, A. Guisan, S. Haider, G. Jakobs, K. McDougall, C.I. Millar, B.J. Naylor, C.G. Parks, L.J. Rew et T. Seipel, 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479–486. <https://doi.org/10.1890/080072>.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M.S. Bret-Harte, W.K. Cornwell, J.M. Craine, D.E. Gurvich, C. Urcelay, E.J. Veneklaas, P.B. Reich, L. Poorter, I.J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J.G. Pausas, A.C. de Vos, ... et J.H.C. Cornelissen, 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>.
- Phillips, B.L. et T.A. Perkins, 2019. Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection. *Theoretical Ecology*, 12(2), 155–163. <https://doi.org/10.1007/s12080-019-0412-9>.
- Pijl, L., 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants (3^e édition)*, Springer, Berlin, 218 p.
- Pothier Guerra, L. et G. de Lafontaine, 2024. Eco-evolutionary dynamics at the altitudinal limit of a transcontinental boreal conifer. *Evolutionary Ecology*, 38(6), 905–926. <https://doi.org/10.1007/s10682-024-10317-0>.
- Poskett, J., 2022. *Horizons: The global origins of modern science*, Mariner Books, New-York, 464 p.
- Pothier Guerra, L. et G. de Lafontaine, 2024. Eco-evolutionary dynamics at the altitudinal limit of a transcontinental boreal conifer. *Evolutionary Ecology*, 38(6), 905–926. <https://doi.org/10.1007/s10682-024-10317-0>.
- Pyšek, P. et D.M. Richardson, 2007. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? Dans : Nentwig, W. (édit.). *Biological Invasions*, Springer, Berlin, p. 97–122.
- Qi, W., H. Bu, J.H.C. Cornelissen, C. Zhang, S. Guo, J. Wang, X. Zhou, W. Li et G. Du, 2015. Untangling interacting mechanisms of seed mass variation with elevation: Insights from the comparison of inter-specific and intra-specific studies on eastern Tibetan angiosperm species. *Plant Ecology*, 216(2), 283–292. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0435-7>.

- Ranal, M.A. et D.G. de Santana, 2006. How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1), 1–11. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000100002>.
- Rasband, W.S. 2022. ImageJ (version 1,53t). National Institutes of Health. Disponible en ligne à : <https://imagej.nih.gov/ij/>. [Visité le 2022-08-30].
- Reich, P.B., 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>.
- Reich, P.B., M.B. Walters et D.S. Ellsworth, D. S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>. s
- Reichard, S.H. et C.W. Hamilton, 1997. Predicting Invasions of Woody Plants Introduced into North America. *Conservation Biology*, 11(1), 193–203. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95473.x>.
- Richards, C.L., O. Bossdorf, N.Z. Muth, J. Gurevitch et M. Pigliucci, 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8), 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>.
- Seebens, H., T.M. Blackburn, E.E. Dyer, P. Genovesi, P.E. Hulme, J.M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Van Kleunen, M. Winter, M. Ansong, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, E.G. Brockerhoff, G. Brundu, C. Capinha, C.E. Causton, L. Celesti-Grapow, ... et F. Essl, 2018. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>.
- Seebens, H., T.M. Blackburn, E.E. Dyer, P. Genovesi, P.E. Hulme, J.M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, G. Brundu, C. Capinha, L. Celesti-Grapow, W. Dawson, S.N. Dullinger, H. Fuentes, H. Jäger, ... et F. Essl, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>.
- Shine, R., G.P. Brown et B.L. Phillips, 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14), 5708–5711. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108>.
- Shipley, B., 2010. From plant traits to vegetation structure: Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press, Cambridge, 290 p.

- Shipley, B., 2016. Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference (2^e édition). Cambridge University Press, Cambridge, 332 p.
- Steyn, C., M. Greve, M.P. Robertson, J.M. Kalwij et P.C. le Roux, 2017. Alien plant species that invade high elevations are generalists: Support for the directional ecological filtering hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, 28(2), 337–346. <https://doi.org/10.1111/jvs.12477>.
- St-Jean, A., G. de Lafontaine et L. Sirois, 2024. Atlas des plantes exotiques du parc national de la Gaspésie. *Le Naturaliste Canadien*, 148(2), 58–125. <https://doi.org/10.7202/1115080ar>.
- Stöcklin, J. et E. Winkler, 2004. Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: A simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evolutionary Ecology*, 18(5–6), 563–584. <https://doi.org/10.1007/s10682-004-5144-6>.
- Strother, J.L., 2006. *Hieracium*. Dans : Flora North America editorial committee (édit.). *Flora of North America* Vol. 19, St. Louis, p. 388–402.
- Tabassum, S. et M.R. Leishman, 2018. Have your cake and eat it too: Greater dispersal ability and faster germination towards range edges of an invasive plant species in eastern Australia. *Biological Invasions*, 20(5), 1199–1210. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1620-0>.
- Thomson, F.J., A.D. Letten, R. Tamme, W. Edwards et A.T. Moles, 2018. Can dispersal investment explain why tall plant species achieve longer dispersal distances than short plant species? *New Phytologist*, 217(1), 407–415. <https://doi.org/10.1111/nph.14735>.
- Van Breugel, M., F. Bongers, N. Norden, J.A. Meave, L. Amissah, W. Chanthorn, R. Chazdon, D. Craven, C. Farrior, J.S. Hall, B. Hérault, C. Jakovac, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, R. Muñoz, L. Poorter, N. Rüger, M. Van Der Sande et D.H. Dent, 2024. Feedback loops drive ecological succession: Towards a unified conceptual framework. *Biological Reviews*, 99(3), 928–949. <https://doi.org/10.1111/brv.13051>.
- van der Loo, M., 2024. simputation: An R package for imputation of missing values (version 0.2.9). Disponible en ligne à : <https://cran.r-project.org/web/packages/simputation/index.html> [Visité le 2024-12-27].
- Vazquez, D.P., 2006. Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. Dans : Cadotte, M.W., S.M. McMahon et T. Fukami (édit.). *Conceptual ecology and invasion biology: Reciprocal approaches to nature*. Springer, Berlin, p. 307–322.

- Verma, P. et M. Majee, 2013. Seed Germination and Viability Test in Tetrazolium (TZ) Assay. *BIO-PROTOCOL*, 3(17). <https://doi.org/10.21769/BioProtoc.884>.
- Vile, D., B. Shipley et E. Garnier, 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, 87(2), 504–517. <https://doi.org/10.1890/05-0822>.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel et E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Wang, X., M. Alvarez, K. Donohue, W. Ge, Y. Cao, K. Liu, G. Du et H. Bu, 2021. Elevation filters seed traits and germination strategies in the eastern Tibetan Plateau. *Ecography*, 44(2), 242–254. <https://doi.org/10.1111/ecog.04972>.
- Weigelt, A., Steinlein, T., & Beyschlag, W. 2005. Competition among three dune species: The impact of water availability on below-ground processes. *Plant Ecology*, 176(1), 57–68. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0016-2>.
- Weiher, E., A. Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier et O. Eriksson, 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 609–620. <https://doi.org/10.2307/3237076>.
- Weppler, T. et J. Stöcklin, 2005. Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine *Geum reptans* in contrasting altitudes and successional stages. *Basic and Applied Ecology*, 6(4), 305–316. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.03.002>.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>.
- Williams, J.L., B.E. Kendall et J.M. Levine, 2016. Rapid evolution accelerates plant population spread in fragmented experimental landscapes. *Science*, 353(6298), 482–485. <https://doi.org/10.1126/science.aaf6268>.
- Wilson, L.M. et R.H. Callihan, 1999. Meadow and orange hawkweed. Dans Sheley, R.L. et J.K. Petroff (édit.). *Biology and Management of Noxious Rangeland Weeds*, Oregon State University Press, Corvallis, p. 238–248.
- Wright, I.J. et P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, ... et R. Villar, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>.

Wu, X. et W. Bao, 2012. Statistical Analysis of Leaf Water Use Efficiency and Physiology Traits of Winter Wheat Under Drought Condition. *Journal of Integrative Agriculture*, 11(1), 82–89. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(12\)60785-8](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(12)60785-8).

Yang, Y. Y. et J. G. Kim, 2016. The optimal balance between sexual and asexual reproduction in variable environments: A systematic review. *Journal of Ecology and Environment*, 40(1), 12. <https://doi.org/10.1186/s41610-016-0013-0>.

Zahn, K.H., 1987. *Hieracium* L. Dans : Hegi, G. (édit.). *Illustrierte Flora von Mittel-europa*, Band VI, *Compositae II: Matricaria- Hieracium*, Verlag Paul Parey, Berlin, p. 1182–1351.

3.10. MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE

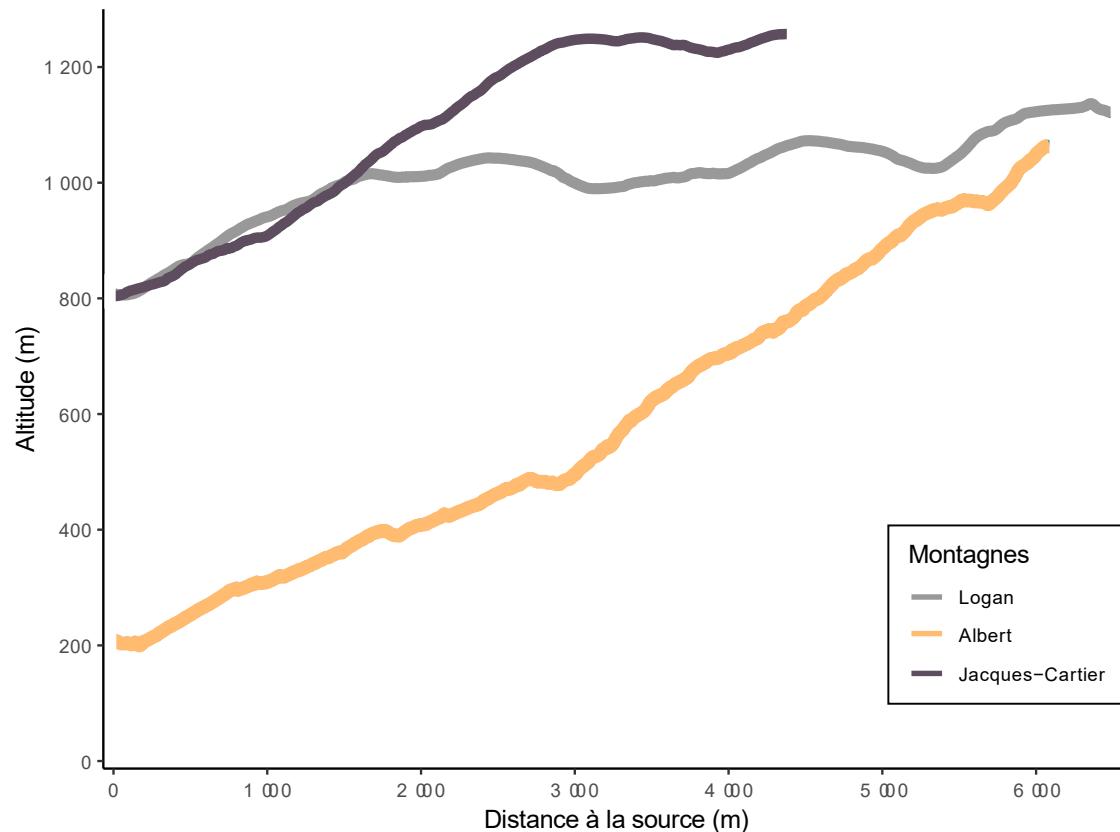


Figure S112. Profils d'altitudes pour trois montagnes étudiées au parc national de la Gaspésie, Canada.

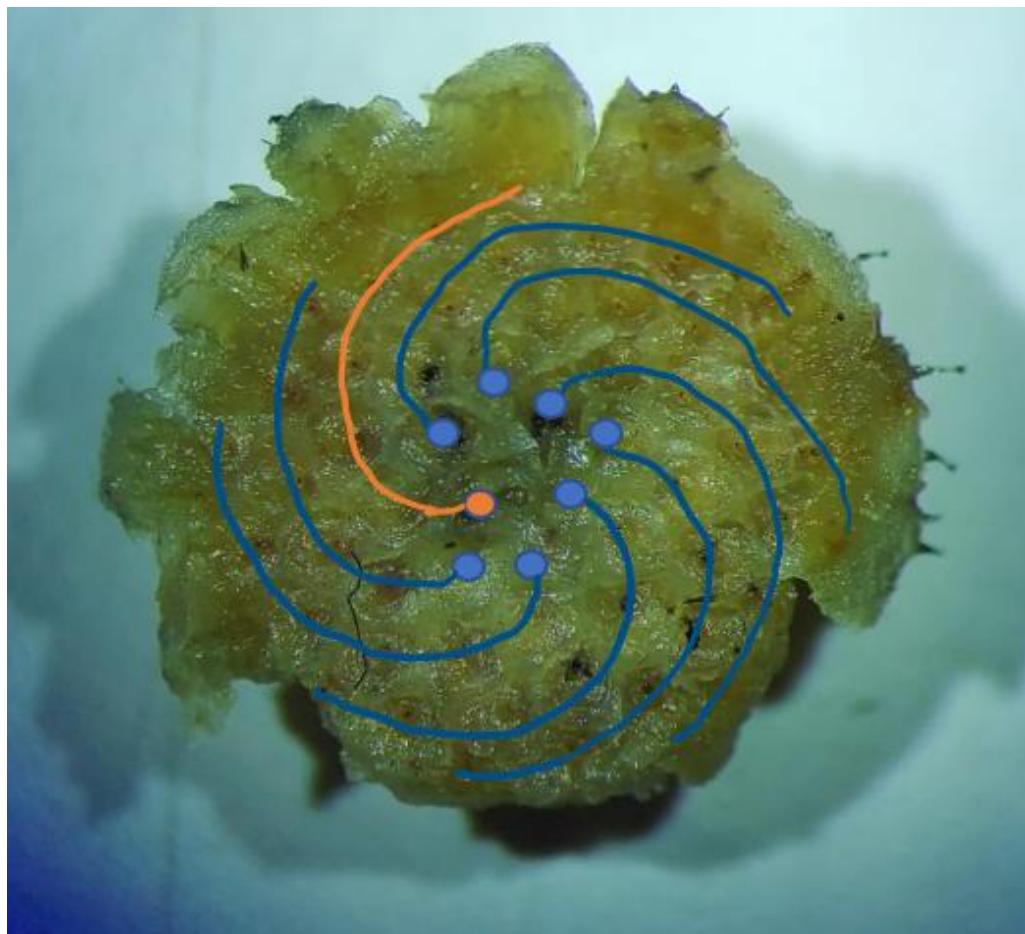


Figure S113. Mesure du nombre de fruits par capitules à l'aide du comptage des cicatrices sur le réceptacle. Ici, la valeur du sillon le mieux préservé (orange) indique sept cicatrices. La valeur totale (7 cicatrices/sillons x 8 sillons) est donc de 56 points d'attache.



Figure S114. Exemple de photo utilisée pour la mesure de la longueur des pappus gorgés d'eau. La longueur est utilisée comme le rayon dans le calcul de l'aire d'un cercle ($\pi \times \text{rayon}^2$).

Tableau S6. Nombre d'individus et de colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* mesurés par structures.

Structure	Espèce /Montagne	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Logan	Albert	Jacques-Cartier	Total	Logan	Albert	Jacques-Cartier	Total
Tige		93 (12)*	83 (15)	51 (8)	227 (35)	144 (24)	89 (17)	105 (15)	338 (56)
Fleur-Fruit		57 (10)	51 (14)	38 (7)	146 (31)	72 (16)	53 (16)	56 (10)	181 (42)
Feuille		47 (7)	76 (15)	33 (5)	156 (27)	111 (20)	79 (17)	83 (14)	273 (51)
Fruit (pappus)		26 (7)	22 (11)	18 (8)	66 (26)	33 (10)	35 (11)	40 (10)	108 (31)
Fruit (maturité)		43 (8)	39 (12)	46 (10)	128 (30)	71 (16)	38 (11)	71 (14)	180 (41)
Fruit (germination)		39 (9)	30 (11)	22 (8)	91 (28)	62 (15)	37 (11)	55 (15)	154 (41)

* : nombre de colonies

Tableau S7. Nombre d'individus et de colonies de *Pilosella caespitosa* et de *P. officinarum* mesurés par structures incluant les valeurs imputées.

Structure	Espèce /Montagne	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Logan	Albert	Jacques-Cartier	Total	Logan	Albert	Jacques-Cartier	Total
Tige		93 (12)*	83 (15)	51 (8)	227 (35)	144 (24)	89 (17)	105 (15)	338 (56)
Fleur-Fruit		93 (12)	83 (15)	51 (8)	227 (35)	144 (24)	89 (17)	105 (15)	338 (56)
Feuille		71 (10)	76 (15)	36 (7)	183 (32)	119 (21)	85 (17)	83 (14)	287 (52)
Fruit (pappus)		86 (8)	67 (13)	50 (10)	203 (29)	143 (11)	83 (12)	93 (11)	319 (32)
Fruit (maturité)		93 (12)	70 (15)	51 (8)	212 (35)	144 (24)	38 (17)	100 (15)	331 (56)
Fruit (germination)		93 (12)	72 (15)	51 (8)	216 (35)	144 (24)	87 (17)	103 (15)	334 (56)

* : nombre de colonies

Tableau S8. Valeur moyenne des traits en sentier par rapport à celles des sources pour les trois montagnes au total chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>				
		Trait	Logan	Albert	J-C	Total	Logan	Albert	J-C	Total
Survie	Hauteur végétative	↓	↗	↗	↗	↓	↓	↓	↗	↓
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↗	↓
	Masse sèche foliaire	↓	↓	↓	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Surface foliaire	↓	↓	↓	↓	↓	↗	↗	↗	↗
	Nombre de feuilles	↗	↓	↓	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Nombre de stolons	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
	Nombre de capitules	↓	↗	↓	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Investissement en capitule	↓	↗	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	Fécondité par capitule	↓	↗	↓	↓	↓	↗	↗	↗	↗
	Fécondité par plante	↓	↗	↓	↓	↗	↗	↗	↗	↗
Reproduction	Investissement en fruits par plante	↓	↗	↓	↓	↓	↓	↓	↗	↓
	Maturité	↓	↓	↗	↗	↓	↗	↗	↗	↗
	Germination	↓	↓	↗	↓	↗	↓	↗	↗	↗
	Viabilité	↓	↓	↗	↓	↗	↓	↗	↗	↗
	Vigueur de germination	↓	↓	↗	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Vigueur de germination cumulée	↓	↓	↗	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Coefficient de germination	↗	↓	↓	↓	↗	↓	↗	↗	↗
	Dormance	↓	↗	↓	↗	↓	↓	↓	↓	↓
	Hauteur reproductive	↓	↗	↗	↓	↓	↗	↗	↗	↗
	Charge pappale	↗	↓	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
Dispersion	Masse du fruits	↗	↓	↗	↓	↗	↗	↗	↗	↗
	Surface du pappus	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗

Tableau S9. Variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources pour les trois montagnes au total chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Logan	Albert	J-C	Total	Logan	Albert	J-C	Total
Survie	Hauteur végétative	↓	↗	↓	↓	↓	↗	↗	↓
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓	↗	↗	↗	↖	↗	↗	↓
	Masse sèche foliaire	↓	↖	↓	↓	↗	↗	↗	↗
	Surface foliaire	↖	↖	↖	↖	↗	↗	↗	↗
	Nombre de feuilles	↗	↖	↖	↖	↗	↗	↗	↗
	Nombre de stolons	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
	Nombre de capitules	↗	↗	↖	↗	↗	↗	↗	↓
	Investissement en capitule	↓	↗	↓	↗	↖	↓	↓	↖
Reproduction	Fécondité par capitule	↗	↗	↗	↗	↖	↓	↓	↓
	Fécondité par plante	↓	↗	↖	↖	↗	↗	↓	↓
	Investissement en fruits par plante	↖	↗	↖	↖	↖	↓	↓	↖
	Maturité	↗	↖	↗	↖	↗	↖	↗	↗
	Germination	↗	↗	↗	↗	↖	↗	↓	↖
	Viabilité	↗	↖	↗	↗	↖	↗	↖	↖
	Vigueur de germination	↗	↗	↗	↗	↖	↗	↗	↖
	Vigueur de germination cumulée	↗	↗	↗	↗	↖	↗	↗	↖
Dispersion	Coefficient de germination	↗	↗	↗	↗	↖	↗	↖	↖
	Dormance	↗	↗	↗	↗	↖	↗	↖	↖
	Hauteur reproductive	↗	↗	↖	↖	↗	↗	↓	↗
	Charge pappale	↗	↖	↗	↗	↗	↓	↗	↗
	Masse du fruits	↗	↖	↗	↖	↗	↗	↗	↗
	Surface du pappus	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗

Tableau S10. Ratio pour la valeur moyenne et la variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources des trois montagnes au total chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Moyenne Variabilité		Moyenne Variabilité		Moyenne Variabilité		Moyenne Variabilité	
		Sens	Total	Sens	Total	Sens	Total	Sens	Total
Survie	Hauteur végétative	↘	0,9	↘	0,9	↘	0,9	↘	0,9
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↘	0,9	↗	1,4	↘	0,8	↘	0,4
	Masse sèche foliaire	↘	0,8	↘	0,8	↗	1,4	↗	2,3
	Surface foliaire	↘	0,8	↘	0,8	↗	1,2	↗	1,8
	Nombre de feuilles	↘	0,9	↘	0,9	↗	1,1	↗	1,2
	Nombre de stolons	↗	2,5	↗	1,9	↗	1,9	↗	3,3
	Nombre de capitules	↘	0,9	↗	1,0	↗	1,1	↘	1,0
	Investissement en capitule	↘	0,7	↗	1,1	↘	0,8	↘	0,6
	Fécondité par capitule	↘	0,9	↗	1,2	↗	1,0	↘	0,9
	Fécondité par plante	↘	0,8	↘	0,8	↗	1,1	↘	0,9
Reproduction	Investissement en fruits par plante	↘	0,6	↘	0,7	↘	0,8	↘	0,6
	Maturité	↘	0,9	↘	0,6	↗	1,1	↗	1,1
	Germination	↘	0,9	↗	1,7	↗	1,0	↘	0,5
	Viabilité	↘	0,9	↗	1,6	↗	1,0	↘	0,6
	Vigueur de germination	↘	1,0	↗	1,5	↗	1,1	↘	0,7
	Vigueur de germination cumulée	↘	1,0	↗	1,4	↗	1,1	↘	0,7
	Coefficient de germination	↘	1,0	↗	21,4	↗	1,0	↘	0,1
	Dormance	↗	2,1	↗	73,2	↘	0,7	↘	0,3
Dispersion	Hauteur reproductive	↘	0,9	↘	0,8	↗	1,0	↗	1,5
	Charge pappale	↗	1,0	↗	1,4	↗	1,0	↗	2,2
	Masse du fruits	↘	1,0	↘	0,3	↗	1,0	↗	1,9
	Surface du pappus	↗	1,0	↗	3,8	↗	1,0	↗	1,8

Tableau S11. Ratio pour la valeur moyenne des traits en sentier par rapport à celles des sources pour chacune des trois montagnes chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>						<i>P. officinarum</i>					
		Logan		Albert		J-C		Logan		Albert		J-C	
Trait		Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio
Survie	Hauteur végétative	↙	0,5	↗	1,1	↗	1,1	↙	0,9	↙	0,9	↗	1,0
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↙	0,9	↘	1,0	↙	1,2	↙	0,6	↙	1,0	↗	1,0
	Masse sèche foliaire	↙	1,7	↘	1,0	↙	3,4	↗	1,2	↗	1,6	↙	1,2
	Surface foliaire	↙	1,6	↘	0,9	↙	4,1	↘	0,8	↗	1,5	↗	1,3
	Nombre de feuilles	↗	0,9	↘	0,8	↙	1,7	↙	1,1	↗	1,1	↘	1,0
	Nombre de stolons	↗	6,1	↗	*	↗	1,3	↗	2,7	↗	3,0	↗	1,2
	Nombre de capitules	↙	0,7	↗	1,5	↙	0,6	↙	1,2	↗	1,1	↗	1,1
Reproduction	Investissement en capitule	↙	0,5	↗	1,1	↙	0,5	↙	0,7	↙	0,7	↘	1,0
	Fécondité par capitule	↙	1,2	↗	1,0	↙	1,1	↘	1,0	↗	1,1	↙	1,1
	Fécondité par plante	↙	1,8	↗	1,5	↙	1,9	↗	1,2	↗	1,2	↗	1,1
	Investissement en fruits par plante	↙	2,4	↗	1,0	↙	2,4	↙	0,7	↙	0,7	↗	1,0
	Maturité	↙	1,3	↘	0,8	↗	0,6	↙	0,9	↗	1,1	↗	1,4
	Germination	↘	1,1	↘	0,9	↗	1,0	↙	1,1	↘	0,9	↗	1,0
	Viabilité	↘	1,1	↘	0,9	↗	1,0	↗	1,1	↘	0,9	↗	1,0
	Vigueur de germination	↙	1,1	↘	0,9	↗	0,8	↗	1,0	↗	1,0	↙	1,2

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>						<i>P. officinarum</i>					
		Logan		Albert		J-C		Logan		Albert		J-C	
Dispersion		Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio
	Vigueur de germination cumulée	↘	1,1	↘	0,8	↗	0,8	↗	1,0	↗	1,0	↗	1,1
	Coefficient du taux de germination	↗	1,0	↘	0,9	↘	1,0	↗	1,0	↘	1,0	↗	1,0
	Dormance	↘	1,5	↗	4,5	↖	1,2	↘	0,5	↘	0,9	↖	0,8
	Hauteur reproductive	↘	0,7	↗	1,2	↘	0,9	↘	0,9	↗	1,0	↗	1,1
	Charge pappale	↗	1,1	↘	0,9	↗	1,0	↗	1,1	↗	1,0	↘	1,0
	Masse du fruits	↗	1,1	↘	0,9	↗	1,0	↗	1,0	↗	1,1	↗	1,0
	Surface du pappus	↗	1,0	↗	1,0	↗	1,0	↖	1,0	↗	1,1	↗	1,0

*La valeur de la source est de 0 pour ce trait; J-C : mont Jacques-Cartier

Tableau S12. Ratio pour la variabilité des traits en sentier par rapport à celles des sources pour chacune des trois montagnes chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en sentier par rapport à celles en source. Les flèches en gras indiquent des différences significatives et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>			<i>P. officinarum</i>								
		Logan	Albert	J-C	Logan	Albert	J-C						
Trait	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens		
Survie	Hauteur végétative	↓	0,7	↗	1,7	↓	0,5	↓	1,0	↗	1,2	↗	1,0
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓	0,8	↗	2,8	↗	1,1	↓	0,1	↗	3,3	↓	0,8
	Masse sèche foliaire	↓	0,6	↓	0,9	↓	0,6	↗	1,9	↗	3,4	↗	2,6
	Surface foliaire	↓	0,4	↓	0,8	↓	0,5	↗	1,0	↗	2,9	↗	2,9
	Nombre de feuilles	↗	1,7	↓	0,6	↓	0,5	↗	2,3	↗	1,0	↗	2,4
	Nombre de stolons	↗	4,4	↗	*	↗	1,0	↗	4,4	↗	9,1	↙	1,7
	Nombre de capitules	↗	1,4	↙	2,1	↓	0,8	↗	1,3	↗	1,2	↗	1,1
Reproduction	Investissement en capitule	↓	0,7	↗	2,0	↓	0,6	↓	0,5	↓	0,7	↓	0,7
	Fécondité par capitule	↗	2,0	↗	1,0	↗	1,1	↓	0,8	↓	1,0	↓	1,0
	Fécondité par plante	↓	0,7	↗	2,0	↓	0,6	↗	1,1	↗	1,3	↓	0,9
	Investissement en fruits par plante	↓	0,4	↗	1,6	↓	0,3	↓	0,5	↓	0,7	↓	0,7
	Maturité	↗	1,0	↓	0,2	↗	1,2	↗	1,2	↙	0,6	↗	2,3
	Germination	↗	1,5	↗	1,1	↗	4,1	↓	0,3	↗	1,1	↓	0,7
	Viabilité	↗	1,6	↓	0,9	↗	4,5	↓	0,3	↗	1,3	↙	0,6
Vigoureux de germination	Vigueur de germination	↗	1,1	↗	1,1	↗	8,1	↓	0,3	↗	1,2	↗	1,6
	cumulée	↗	1,1	↗	1,0	↗	5,7	↓	0,3	↗	1,2	↗	1,3

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>			<i>P. officinarum</i>								
		Logan	Albert	J-C	Logan	Albert	J-C						
Trait	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	Sens	Ratio	
Coefficient de germination	↗	2,1	↗	22,1	↗	3,1	↘	0,4	↗	2,4	↘	0,0	
Dormance	↗	2,3	↗	284,5	↗	1,9	↘	0,1	↗	2,3	↘	0,1	
Dispersion	Hauteur reproductive	↗	2,0	↗	1,1	↘	0,9	↗	1,9	↗	2,0	↘	0,7
	Charge pappale	↗	31,4	↘	0,3	↗	1,1	↗	120,4	↘	0,9	↗	1,5
	Masse du fruits	↗	11,1	↘	0,1	↗	2,1	↗	312,4	↗	1,2	↗	3,3
	Surface du pappus	↗	60,6	↗	2,0	↗	1,9	↗	65,1	↗	1,6	↗	1,2

*La valeur de la source est de 0 pour ce trait; J-C : mont Jacques-Cartier

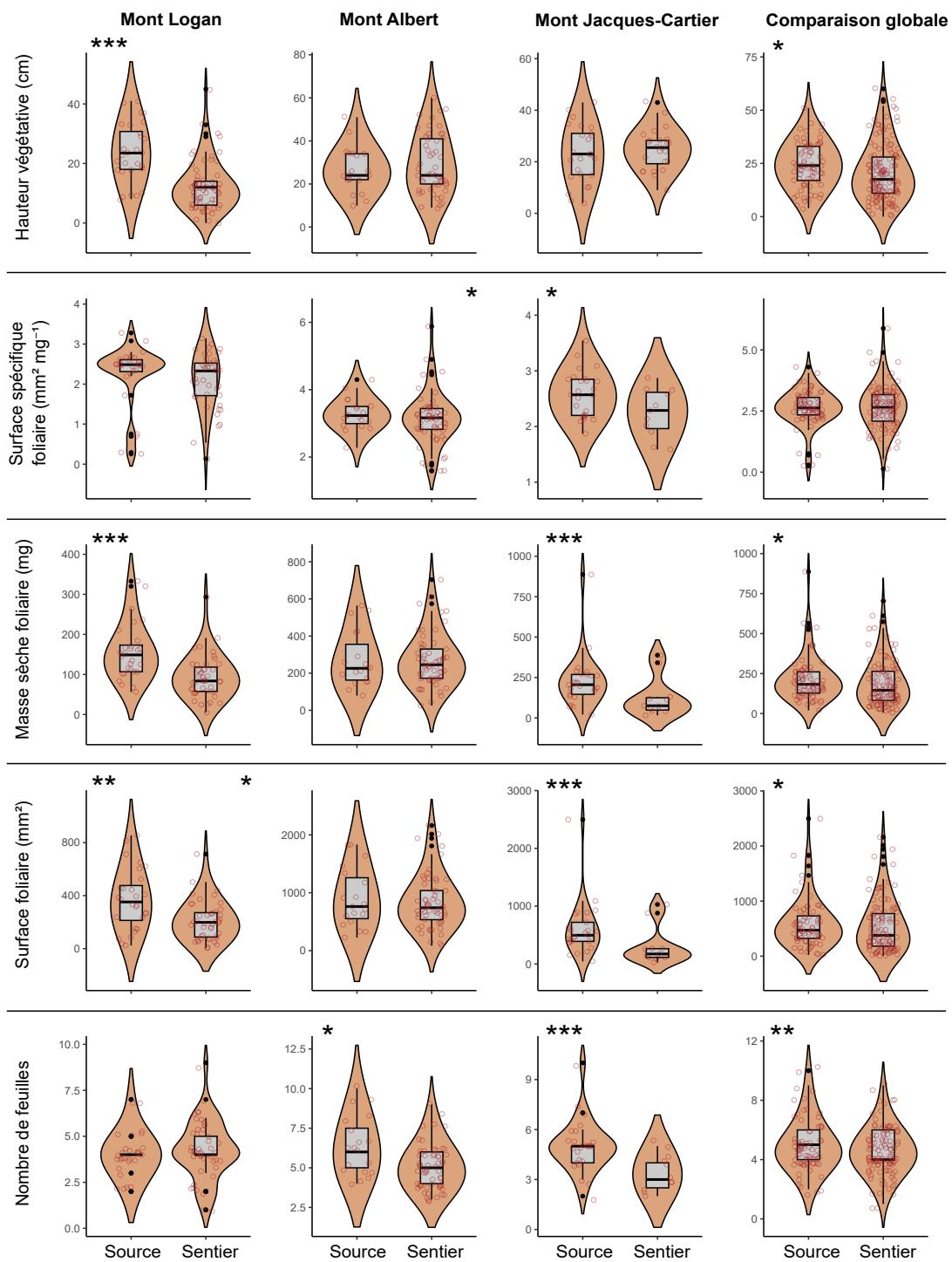


Figure S115. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de survie chez *P. caespitosa*. Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

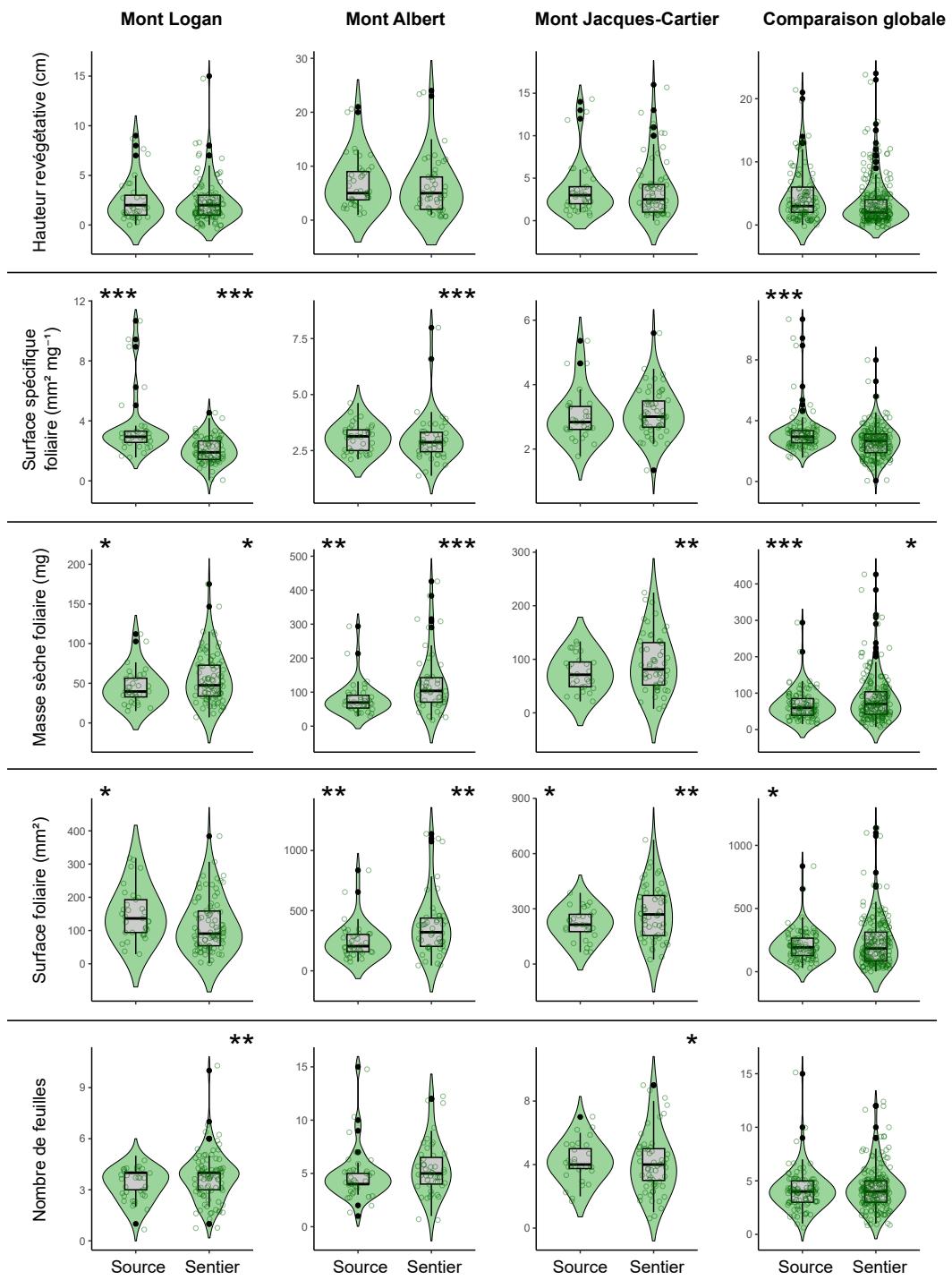


Figure S116. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de survie chez *P. officinarum*. Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

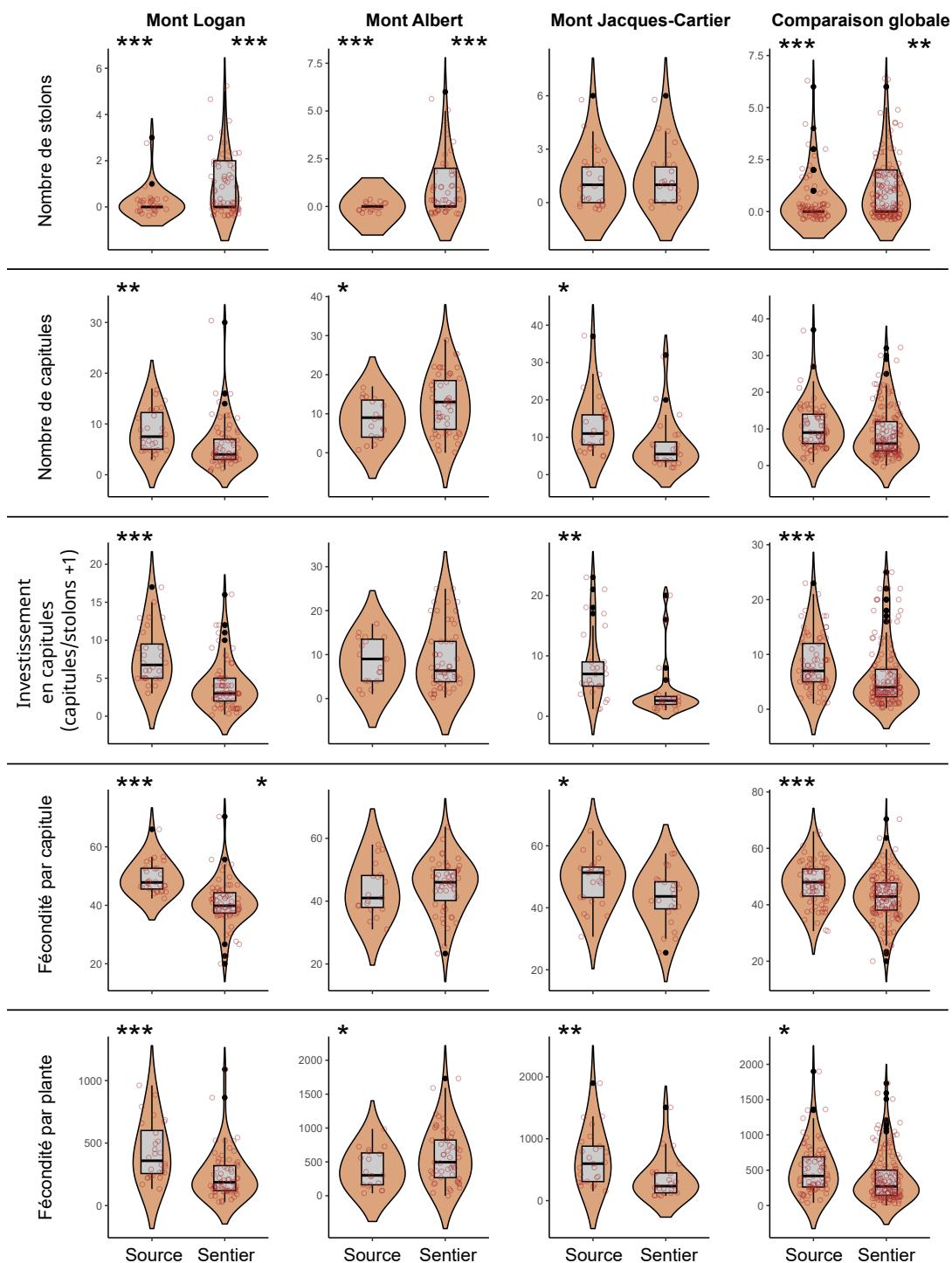


Figure S117. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. caespitosa* (1 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

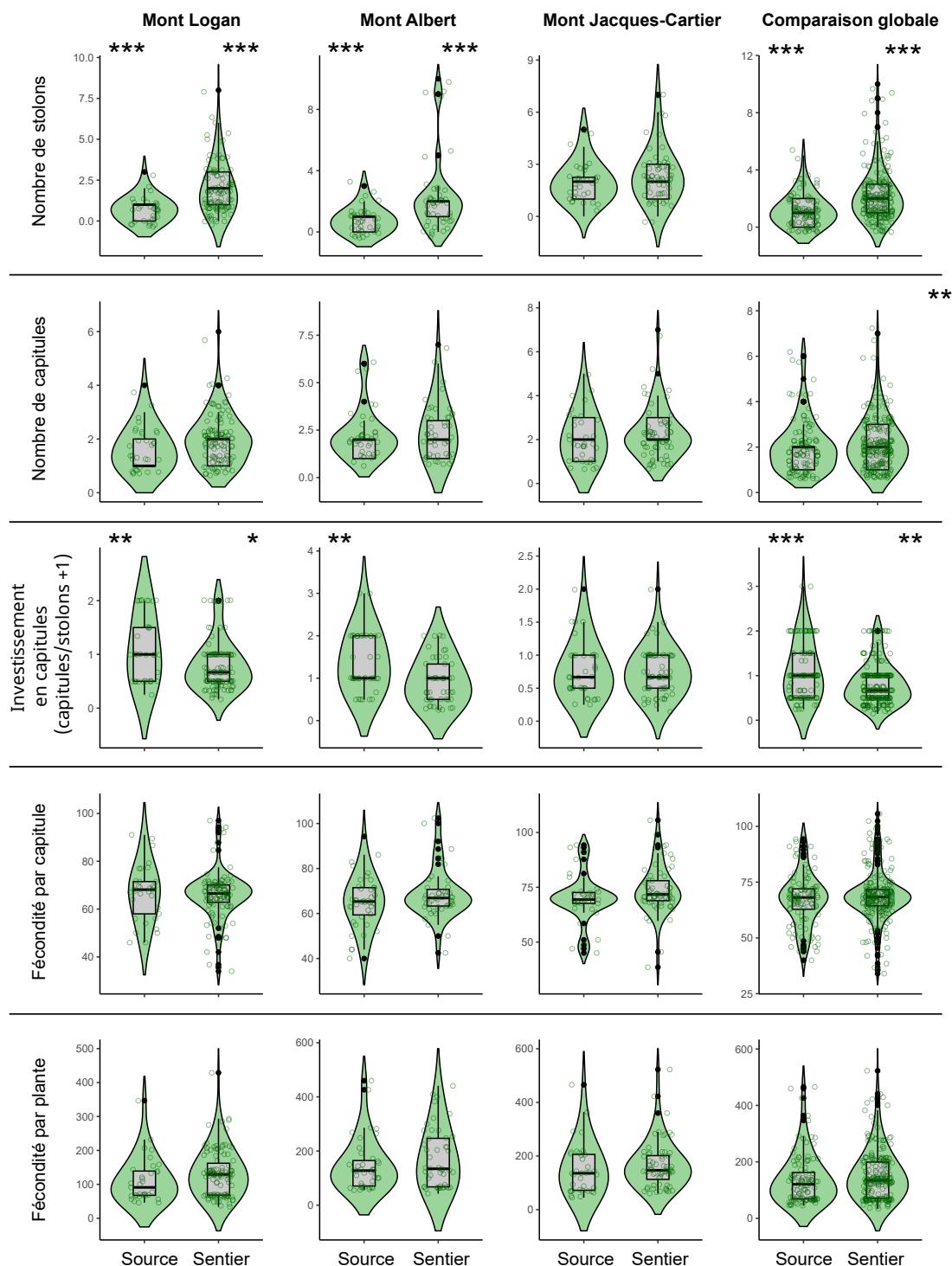


Figure S118. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. officinarum* (1 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

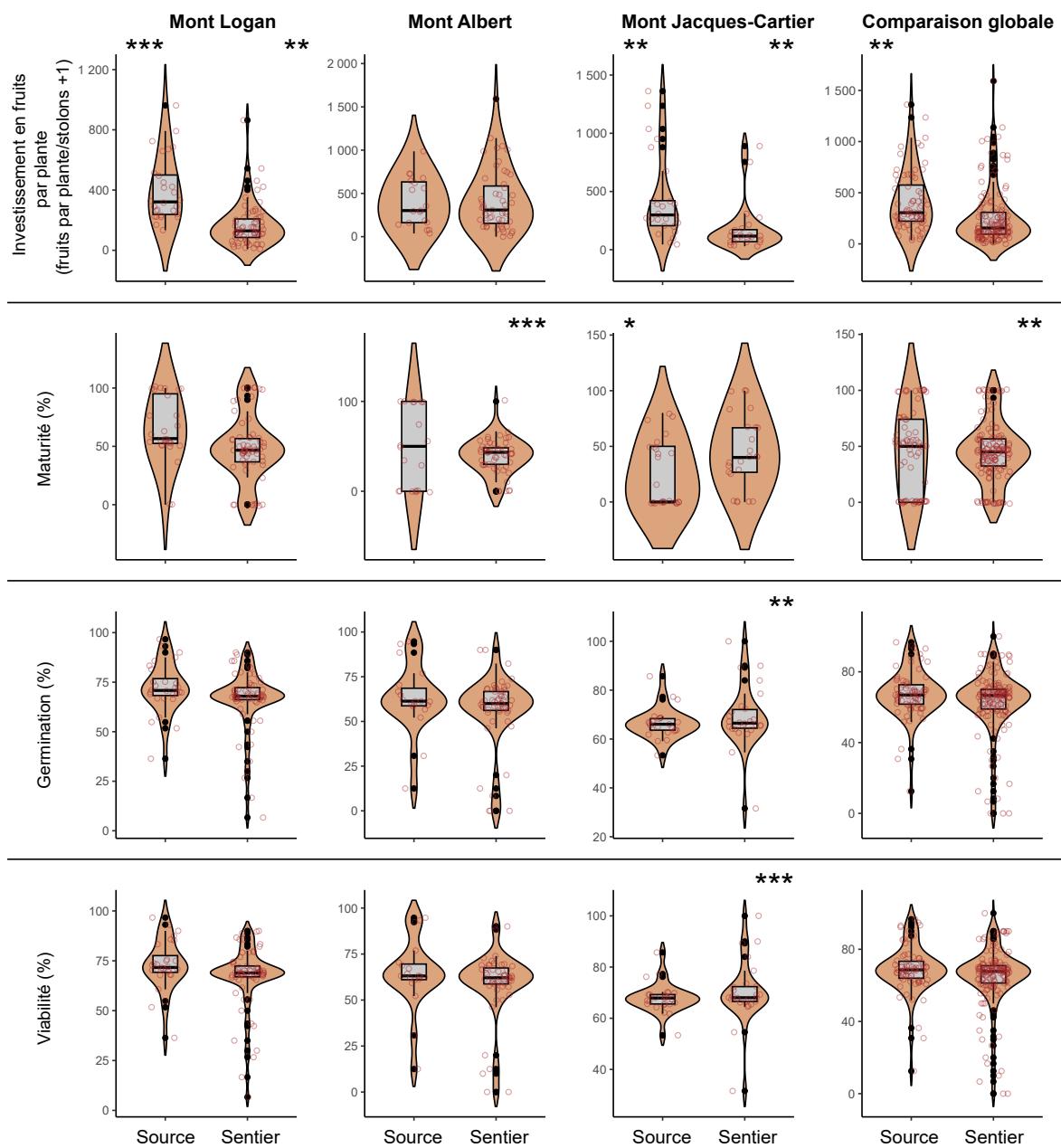


Figure S119. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. caespitosa* (2 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

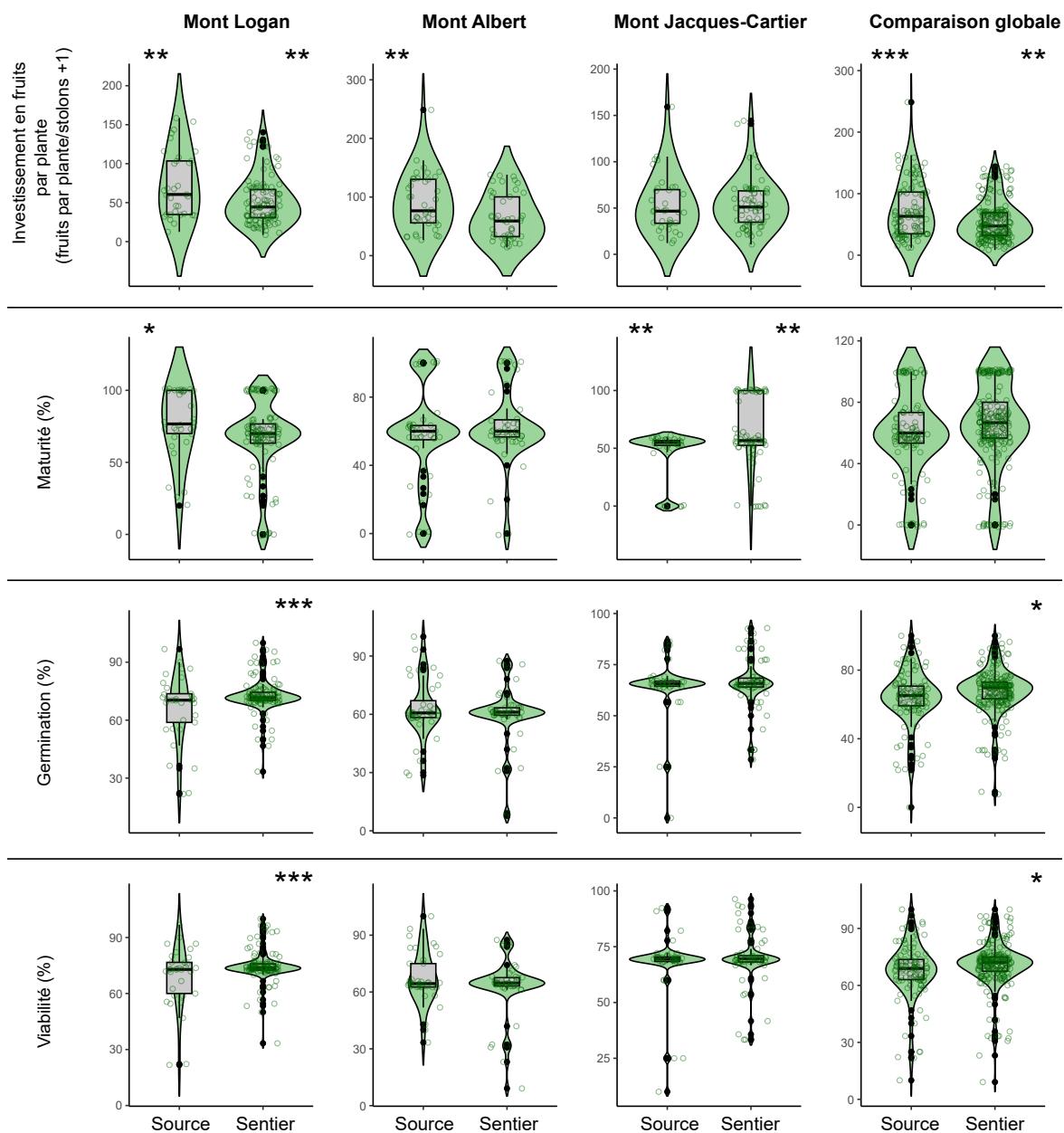


Figure S120. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. officinarum* (2 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

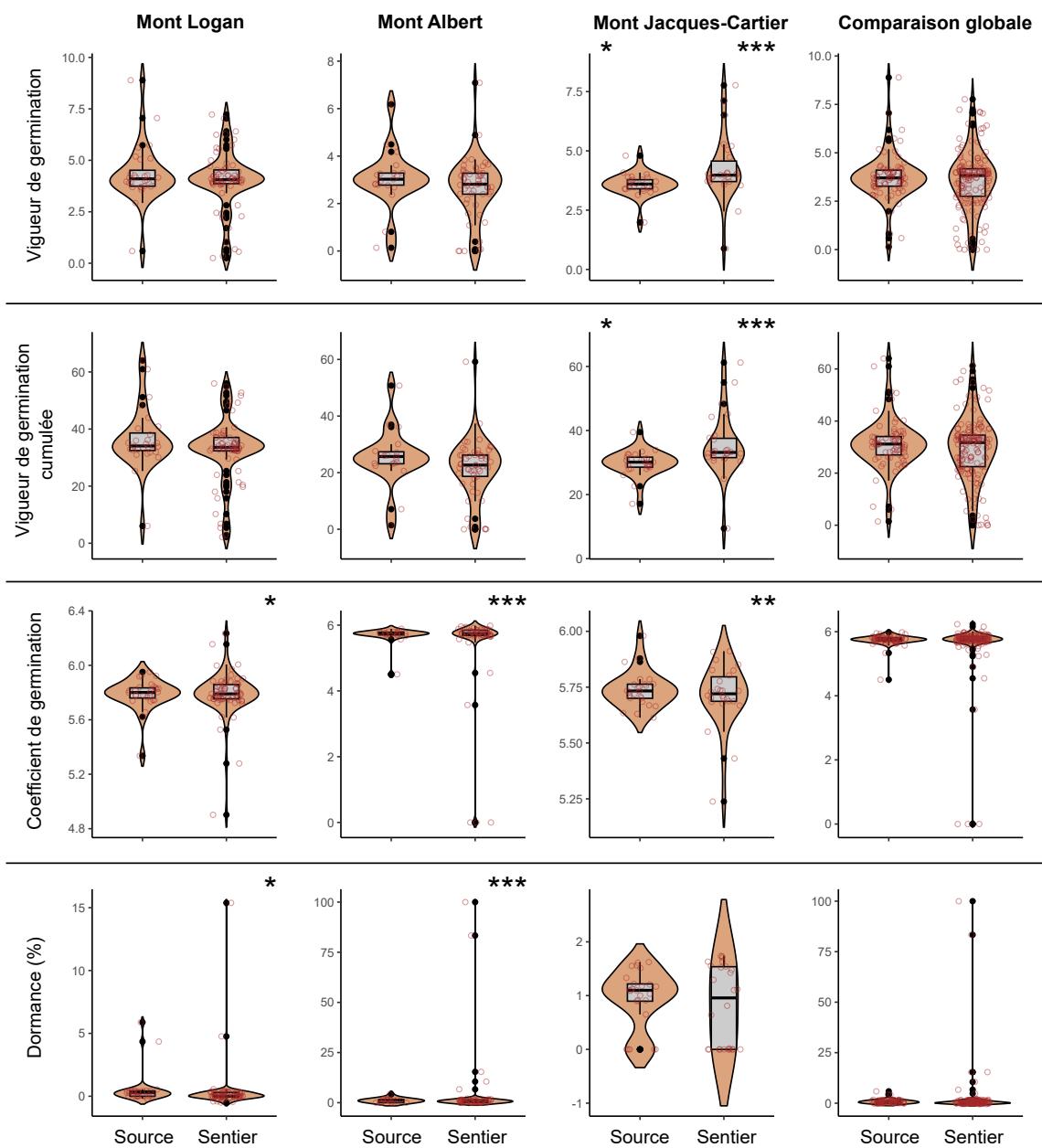


Figure S121. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. caespitosa* (3 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

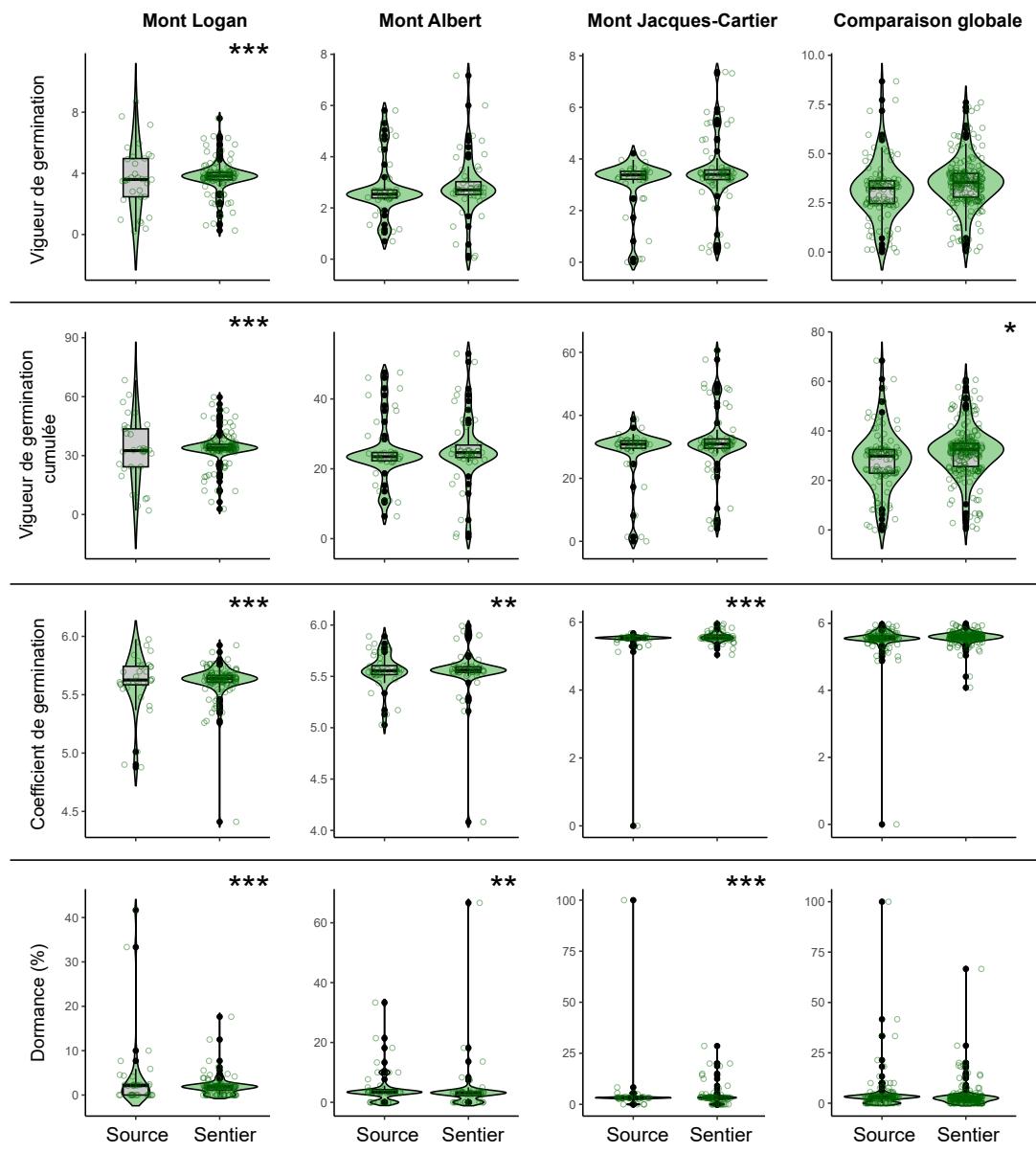


Figure S122. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de reproduction chez *P. officinarum* (3 de 3). Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

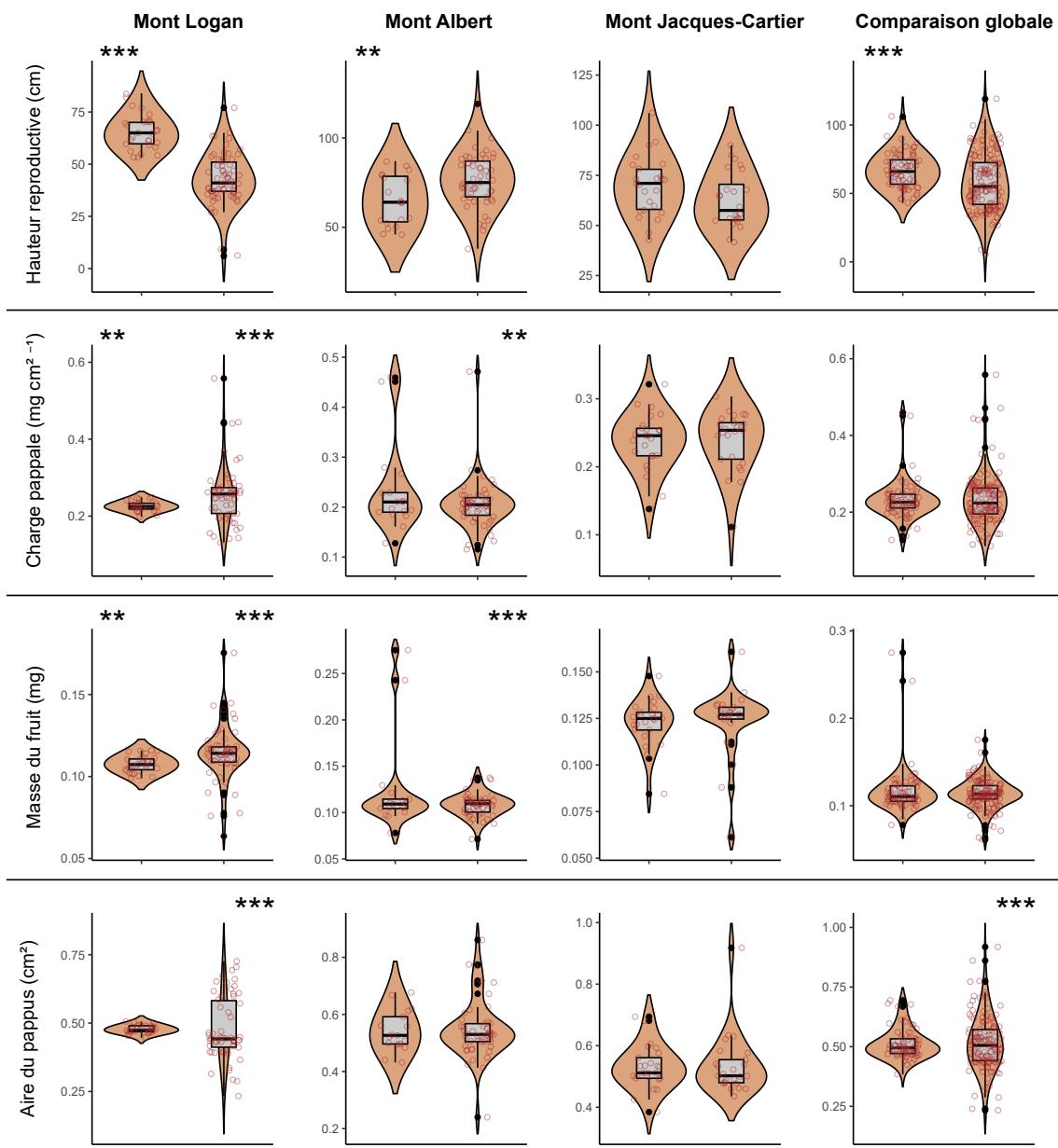


Figure S123. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de dispersion chez *P. caespitosa*. Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

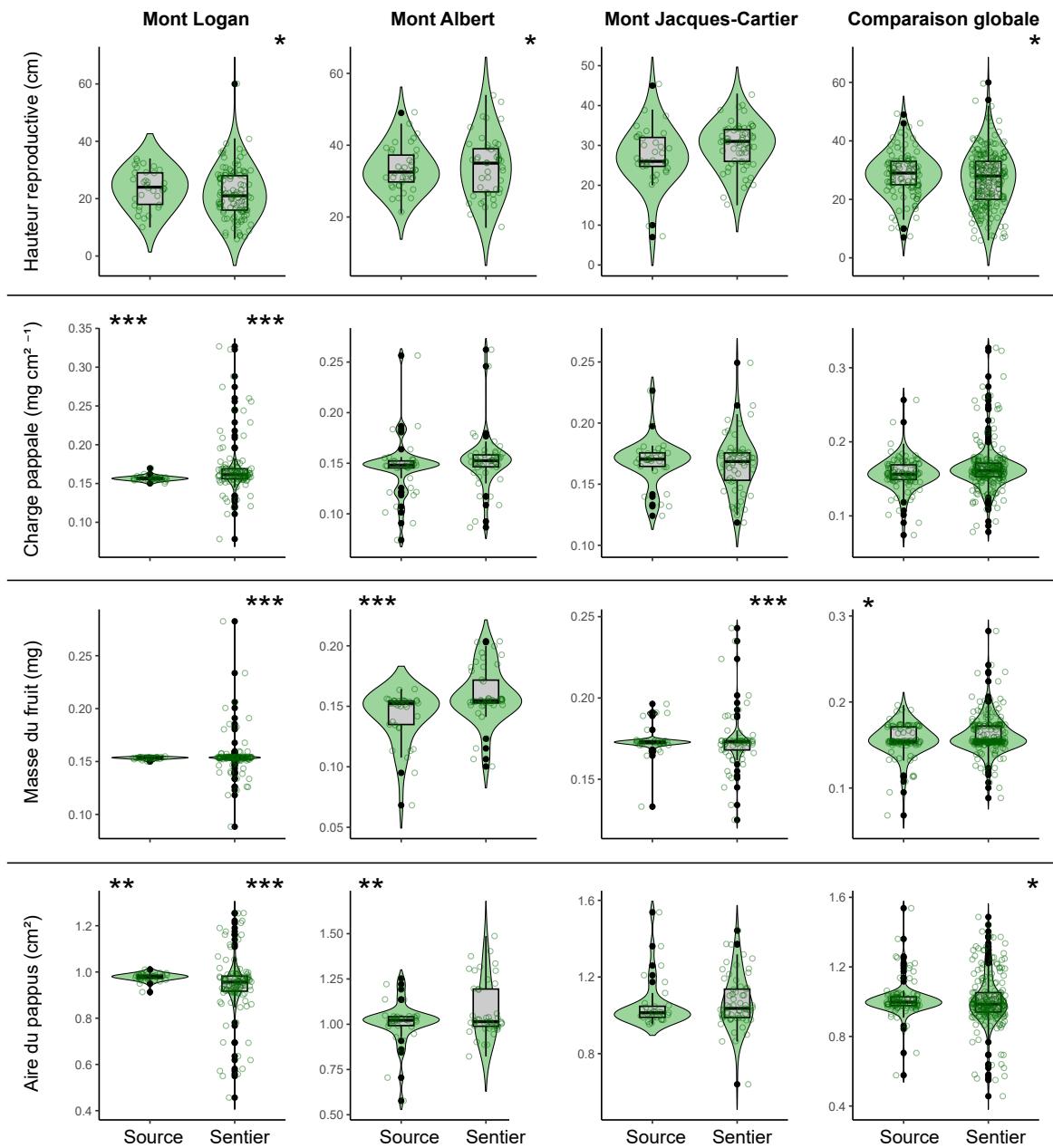


Figure S124. Tests de comparaison de moyennes et de variances entre les sources et les sentiers pour les traits de dispersion chez *P. officinarum*. Les astérisques de gauche et de droite indiquent respectivement les moyennes et les variances significativement différentes (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

Tableau S13. Tendances pour les 3 montagnes au total et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour les deux espèces de *Pilosella*. Les flèches en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Sens	Pente		Sens	Pente			
			Distance	Altitude		Distance	Altitude		
Survie	Trait								
	Hauteur végétative	↓ ^{D A}	-1,3E-3	-1,8E-2	↓	-1,3E-4	-2,6E-3		
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓ ^{D A}	-6,8E-5	-7,7E-4	↓ ^{D A}	-2,5E-4	-2,2E-3		
	Masse sèche foliaire	↓ ^{D A}	-1,2E-2	-2,1E-1	↗ ^D	3,7E-3	4,5E-2		
	Surface foliaire	↓ ^{D A}	-3,7E-2	-7,0E-1	↓	-3,0E-3	-3,4E-3		
	Nombre de feuilles	↓ ^A	-8,9E-5	-2,0E-3	↗ ^D	1,3E-4	9,8E-4		
	Nombre de stolons	↗ ^{D A}	2,0E-4	2,9E-3	↗ ^{D A}	3,4E-4	3,8E-3		
	Nombre de capitules	↓ ^A	-2,6E-4	-8,5E-3	↗ ^{D A}	9,0E-5	9,1E-4		
	Investissement en capitule	↓ ^{D A}	-5,8E-4	-1,1E-2	↓ ^{D A}	-6,0E-5	-6,9E-4		
	Fécondité par capitule	↓ ^{D A}	-1,1E-3	-1,1E-2	↗	1,6E-4	4,1E-3		
Reproduction	Fécondité par plante	↓	-3,5E-3	-2,0E-1	↗ ^{D A}	6,8E-3	7,5E-2		
	Investissement en fruits par plante	↓	-3,5E-3	-2,0E-1	↗ ^{D A}	6,9E-4	8,8E-3		
	Maturité	↓	3,4E-4	-2,7E-3	↗	-2,5E-4	9,6E-3		
	Germination	↖ ^D	-1,8E-3	-1,5E-2	↗	4,7E-4	6,5E-3		
	Viabilité	↖ ^D	-1,8E-3	-1,5E-2	↗	3,1E-4	5,3E-3		
	Vigueur de germination	↓	-3,8E-5	-1,5E-4	↗ ^A	6,9E-5	1,2E-3		
Dispersion	Vigueur de germination cumulée	↓	-7,1E-4	-6,5E-3	↗ ^A	4,8E-4	1,0E-2		
	Coefficient de germination	↗ ^A	1,6E-6	4,5E-4	↗	1,2E-5	1,1E-4		
	Dormance	↓ ^A	3,9E-5	-4,5E-3	↓	-2,8E-4	-1,9E-3		
	Hauteur reproductive	↓ ^{D A}	-2,7E-3	-3,7E-2	↓ ^{D A}	-9,6E-4	-1,3E-2		
	Charge pappale	↗ ^A	3,0E-6	5,3E-5	↗ ^{D A}	2,6E-6	3,0E-5		
	Masse du fruits	↓	-1,8E-7	-5,4E-7	↗ ^{D A}	1,9E-6	2,7E-5		
	Surface du pappus	↓	-4,4E-7	-5,4E-5	↓	-2,3E-6	1,8E-5		

Tableau S14. Tendances par montagnes et au total selon la distance à la source et l'altitude chez deux espèces de *Pilosella*. Les flèches en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Espèce /montagne	<i>P. caespitosa</i>				<i>P. officinarum</i>			
		Logan	Albert	J-C	Total	Logan	Albert	J-C	Total
Survie	Hauteur végétative	↓ ^{D A}	↗	↗	↓ ^{D A}	↙	↙	↙	↙
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓ ^{D A}	↙	↙	↓ ^{D A}	↓ ^{D A}	↗ ^A	↙	↓ ^{D A}
	Masse sèche foliaire	↓ ^{D A}	↙	↙	↓ ^{D A}	↗ ^D	↗	↗ ^{D A}	↗ ^D
	Surface foliaire	↓ ^{D A}	↙	↙	↓ ^{D A}	↓ ^{D A}	↗	↗	↙
	Nombre de feuilles	↙	↙ ^D	↙ ^{D A}	↙ ^A	↗ ^{D A}	↙	↗ ^{D A}	↗ ^D
	Nombre de stolons	↗ ^{D A}	↗ ^{D A}	↗	↗ ^{D A}	↗ ^{D A}	↗ ^D	↗	↗ ^{D A}
	Nombre de capitules	↗	↙ ^{D A}	↙ ^{D A}	↙ ^A	↗ ^{D A}	↗	↗ ^{D A}	↗ ^{D A}
	Investissement en capitule	↙ ^A	↙ ^{D A}	↙ ^{D A}	↙ ^{D A}	↙ ^{D A}	↙ ^D	↗	↙ ^{D A}
Reproduction	Fécondité par capitule	↓ ^{D A}	↗	↙	↓ ^{D A}	↗	↗	↗	↗
	Fécondité par plante	↙	↗	↙ ^{D A}	↙	↗ ^{D A}	↗	↗ ^{D A}	↗ ^{D A}
	Investissement en fruits par plante	↓ ^{D A}	↗	↙ ^{D A}	↙	↙ ^{D A}	↙ ^D	↗ ^{D A}	↗ ^{D A}
	Maturité	↗	↙	↗ ^{D A}	↗	↙ ^{D A}	↗	↗ ^{D A}	↗
	Germination	↓ ^{D A}	↙	↗	↙ ^D	↗ ^A	↙ ^A	↗	↗
	Viabilité	↓ ^{D A}	↗	↗	↙ ^D	↗	↙ ^{D A}	↗	↗
	Vigueur de germination	↙	↙	↗	↙	↗	↙	↗ ^{D A}	↗ ^A
	Vigueur de germination cumulée	↙	↙	↗	↙	↗	↗	↗ ^{D A}	↗ ^A
Dispersion	Coefficient de germination	↗	↙	↙	↗ ^A	↗	↗	↗	↗
	Dormance	↗	↗	↙	↙ ^A	↙ ^A	↗	↙	↙
	Hauteur reproductive	↓ ^{D A}	↗	↙	↓ ^{D A}	↓ ^{D A}	↙	↙	↙ ^{D A}
	Charge pappale	↗	↗	↙	↗ ^A	↗ ^{D A}	↗	↗	↗ ^{D A}
	Masse du fruits	↗	↙	↙	↙	↗ ^D	↗ ^{D A}	↙ ^{D A}	↗ ^{D A}
	Surface du pappus	↗	↙	↗	↙	↙ ^A	↗ ^{D A}	↙ ^D	↙

J-C : mont Jacques-Cartier

Tableau S15. Tendances par montagnes et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour *Pilosella caespitosa*. Les flèches et les coefficients de pente en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Montagne	Logan			Albert			Jacques-Cartier		
		Trait	Sens	Pente	Sens	Pente	Sens	Pente		
			Distance	Altitude	Distance	Altitude	Distance	Altitude		
Survie	Hauteur végétative	↓ ^{D A}	-1,7E-3	-3,9E-2	↗	1,5E-4	-2,8E-3	↗	1,9E-3	1,6E-2
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↓ ^{D A}	-8,0E-5	-1,3E-3	↓	-1,7E-5	-4,0E-5	↓	-3,5E-4	-3,0E-3
	Masse sèche foliaire	↓ ^{D A}	-1,0E-2	-2,1E-1	↓	-1,5E-2	-1,4E-1	↓	-9,7E-2	-8,3E-1
	Surface foliaire	↓ ^{D A}	-3,0E-2	-6,0E-1	↓	-5,1E-2	-4,6E-1	↓	-2,9E-1	-2,5
	Nombre de feuilles	↓	-1,3E-5	3,7E-5	↓ ^D	-2,7E-4	-2,0E-3	↓ ^{D A}	-1,7E-3	-1,4E-2
	Nombre de stolons	↗ ^{D A}	1,5E-4	3,2E-3	↗ ^{D A}	4,3E-4	3,4E-3	↗	1,2E-4	5,9E-4
	Nombre de capitules	↗	2,1E-4	-7,6E-4	↓ ^{D A}	-1,2E-3	-1,3E-2	↓ ^{D A}	-5,3E-3	-4,3E-2
	Investissement en capitule	↓ ^A	-2,1E-4	-8,4E-3	↓ ^{D A}	-1,5E-3	-1,4E-2	↓ ^{D A}	-4,2E-3	-3,4E-2
	Fécondité par capitule	↓ ^{D A}	-1,5E-3	-3,3E-2	↗	1,5E-3	1,1E-2	↓	-4,3E-3	-3,5E-2
	Fécondité par plante	↓	-5,1E-3	-3,5E-1	↗	7,6E-2	5,3E-1	↓ ^{D A}	-3,0E-1	-2,5
Reproduction	Investissement en fruits par plante		-2,0E-2	-6,1E-1	↗	1,8E-3	-4,1E-2		-2,4E-1	-1,9
	Maturité		↑	1,0E-4	-7,7E-3	↓	-4,3E-3	-4,0E-2	↗ ^{D A}	3,7E-3
	Germination		↓ ^{D A}	-2,1E-3	-4,3E-2	↓	-3,5E-5	-3,6E-3	↗	2,1E-2
	Viabilité		↓ ^{D A}	-2,1E-3	-4,3E-2	↗	9,2E-5	-2,4E-3	↗	1,1E-3
	Vigueur de germination		↓	-4,2E-5	-9,6E-4	↓	-7,2E-5	-8,5E-4	↗	6,7E-4
	Vigueur de germination cumulée		↓	-7,8E-4	-1,7E-2	↓	-8,2E-4	-8,7E-3	↗	4,6E-4

Fonction	Montagne	Logan			Albert			Jacques-Cartier			
		Trait	Sens	Pente		Sens	Pente		Sens	Pente	
			—	Distance	Altitude	—	Distance	Altitude	—	Distance	Altitude
Dispersion	Coefficient de germination	↗	5,3E-6	1,4E-4	↘	-3,3E-5	-3,7E-4	↘	4,0E-3	-4,6E-4	
	Dormance	↗	1,2E-5	1,8E-4	↗	4,9E-4	4,7E-3	↘	-4,7E-5	-1,9E-3	
	Hauteur reproductive	↘ ^{D A}	-3,2E-3	-7,6E-2	↗	1,9E-3	1,3E-2	↘	-2,0E-4	-5,0E-2	
	Charge pappale	↗	3,3E-6	7,9E-5	↗	3,6E-6	5,1E-5	↘	-6,0E-3	-6,2E-5	
	Masse du fruits	↗	7,4E-7	1,8E-5	↘	-4,1E-6	-3,4E-5	↘	-5,4E-6	-1,7E-5	
	Surface du pappus	↗	1,6E-6	3,1E-5	↘	-1,3E-5	-1,4E-4	↗	-1,2E-6	1,4E-4	

Tableau S16. Tendances par montagnes et coefficient de pente des traits selon la distance à la source et l'altitude pour *Pilosella officinarum*. Les flèches et les coefficients de pente en gras indiquent des différences significatives par variables (identifiées selon ^A : altitude, ^D : distance à la source) et celles soulignées indiquent des différences marginalement significatives ($0,1 < P \leq 0,5$).

Fonction	Montagne	Logan			Albert			Jacques-Cartier			
		Trait	Sens	Pente		Sens	Pente		Sens	Pente	
			—	Distance	Altitude	—	Distance	Altitude	—	Distance	Altitude
Survie	Hauteur végétative	↘	-1,2E-4	-2,5E-3	↗	-6,6E-5	3,3E-5	↘	-3,9E-4	-3,6E-3	
	Surface spécifique foliaire (SLA)	↘ ^{D A}	-3,1E-4	-6,5E-3	↗ ^A	1,3E-4	6,3E-4	↘	-2,0E-4	-1,7E-3	
	Masse sèche foliaire	↗ ^D	2,5E-3	3,4E-2	↗	5,6E-3	3,7E-2	↗ ^{D A}	1,9E-2	1,5E-1	
	Surface foliaire	↘ ^{D A}	-1,0E-2	-2,3E-1	↗	2,3E-2	1,8E-1	↗	3,4E-2	2,7E-1	

Fonction	Montagne	Logan			Albert			Jacques-Cartier			
		Trait	Sens	Pente		Sens	Pente		Sens	Pente	
				Distance	Altitude		Distance	Altitude		Distance	Altitude
		Nombre de feuilles	$\nearrow^D A$	1,3E-4	2,2E-3	\searrow	-8,0E-5	-1,0E-3	$\nearrow^D A$	7,1E-4	5,9E-3
		Nombre de stolons	$\nearrow^D A$	3,5E-4	6,5E-3	\nearrow^D	3,4E-4	2,4E-3	\nearrow	1,9E-4	1,5E-3
		Nombre de capitules	$\nearrow^D A$	9,2E-5	1,5E-3	\nearrow	1,8E-5	1,1E-4	$\nearrow^D A$	3,7E-4	3,1E-3
		Investissement en capitule	$\searrow^D A$	-6,2E-5	-1,3E-3	\searrow^D	-1,1E-4	-8,6E-4	\nearrow	9,1E-5	7,6E-4
		Fécondité par capitule	\nearrow	1,2E-5	4,4E-4	\nearrow	8,5E-4	6,8E-3	\nearrow	1,4E-3	1,1E-2
		Fécondité par plante	$\nearrow^D A$	6,2E-3	1,0E-1	\nearrow	3,4E-3	2,4E-2	$\nearrow^D A$	3,2E-2	2,7E-1
Reproduction		Investissement en fruits par plante	$\searrow^D A$	-4,1E-3	-8,6E-2	\searrow^D	-7,4E-3	-5,4E-2	$\nearrow^D A$	9,5E-3	7,9E-2
		Maturité	$\searrow^D A$	-2,1E-3	-4,2E-2	\nearrow	3,2E-3	2,7E-2	$\nearrow^D A$	1,4E-2	1,2E-1
		Germination	\nearrow^A	7,6E-4	1,8E-2	\searrow^A	-2,4E-3	-2,2E-2	\nearrow	3,0E-3	2,5E-2
		Viabilité	\nearrow	5,8E-4	1,4E-2	$\searrow^D A$	-2,4E-3	-2,2E-2	\nearrow	2,7E-3	2,2E-2
		Vigueur de germination	\nearrow	4,7E-5	8,3E-4	\searrow	-3,8E-6	-1,0E-4	$\nearrow^D A$	5,1E-4	4,4E-3
		Vigueur de germination cumulée	\nearrow	2,9E-4	6,2E-3	\nearrow	4,2E-5	-1,4E-4	$\nearrow^D A$	4,0E-3	3,5E-2
Dispersion		Coefficient de germination	\nearrow	1,3E-6	3,1E-5	\nearrow	5,5E-6	2,2E-5	\nearrow	1,2E-4	1,0E-3
		Dormance	\searrow^A	-3,3E-4	-7,0E-3	\nearrow	7,0E-4	7,0E-3	\searrow	-6,5E-4	-5,5E-3
		Hauteur reproductive	$\searrow^D A$	-1,1E-3	-2,2E-2	\searrow	-3,7E-4	-2,5E-3	\searrow	-8,5E-4	-7,8E-3
		Charge pappale	$\nearrow^D A$	2,7E-6	5,6E-5	\nearrow	2,8E-6	1,8E-5	\nearrow	6,9E-7	5,4E-6
		Masse du fruits	\nearrow^D	1,3E-6	1,8E-5	$\nearrow^D A$	8,7E-6	7,2E-5	$\searrow^D A$	-6,7E-6	-5,7E-5
		Surface du pappus	\searrow^A	-7,5E-6	-1,8E-4	$\nearrow^D A$	4,3E-5	3,9E-4	\searrow^D	-3,6E-5	-3,0E-4

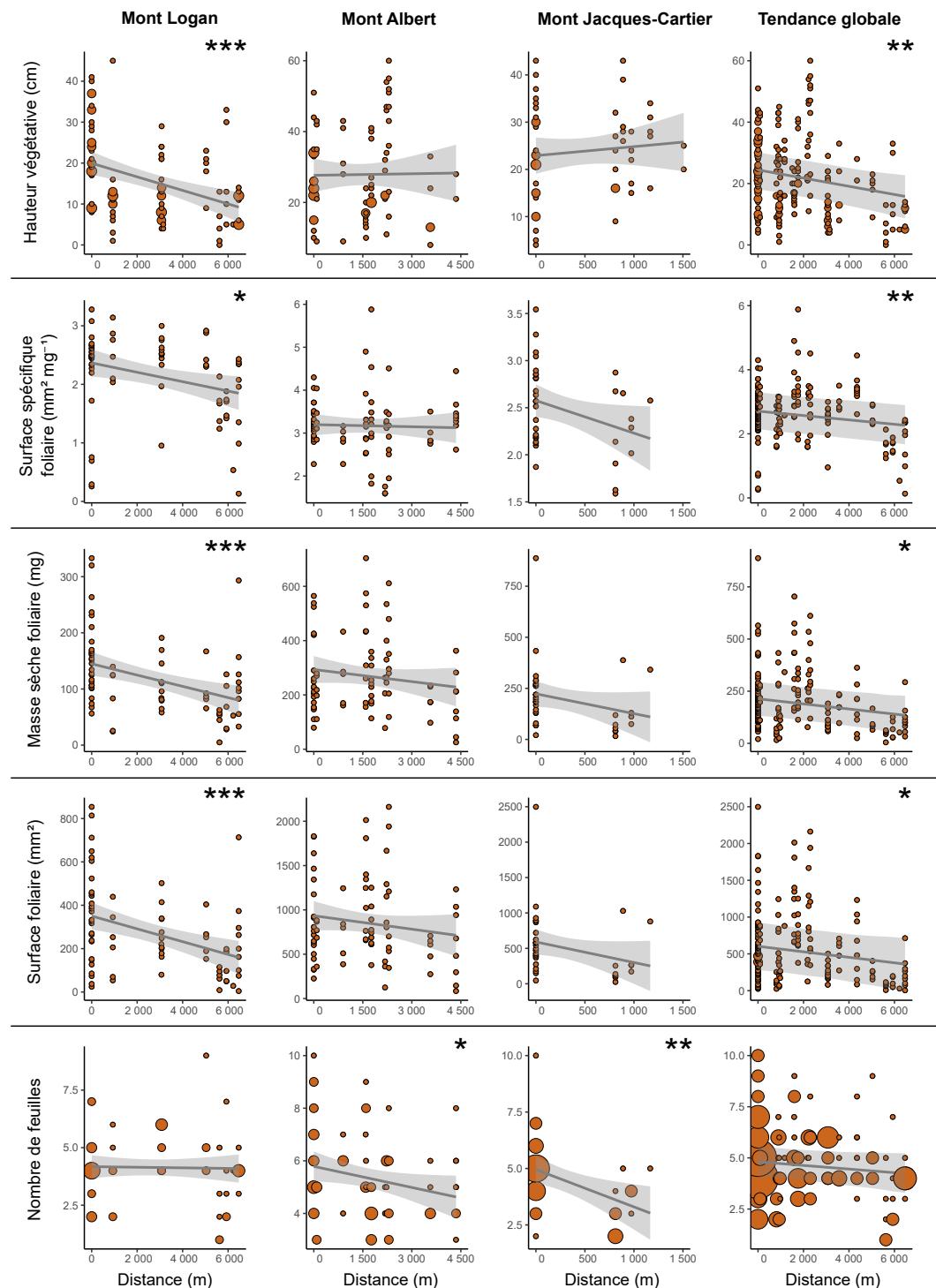


Figure S125. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs

(* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

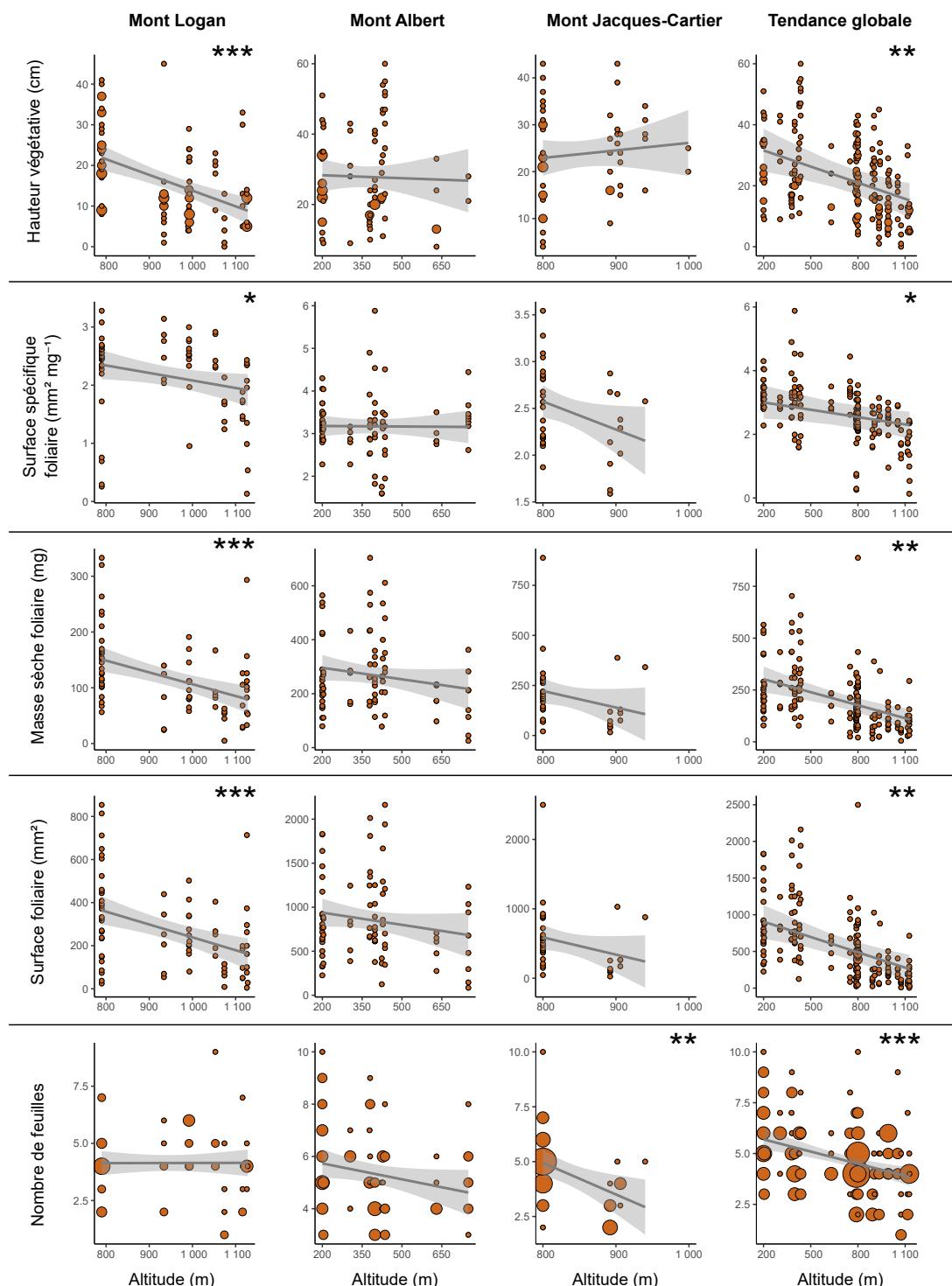


Figure S126. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs.

Les astérisques indiquent les modèles significatifs

(* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

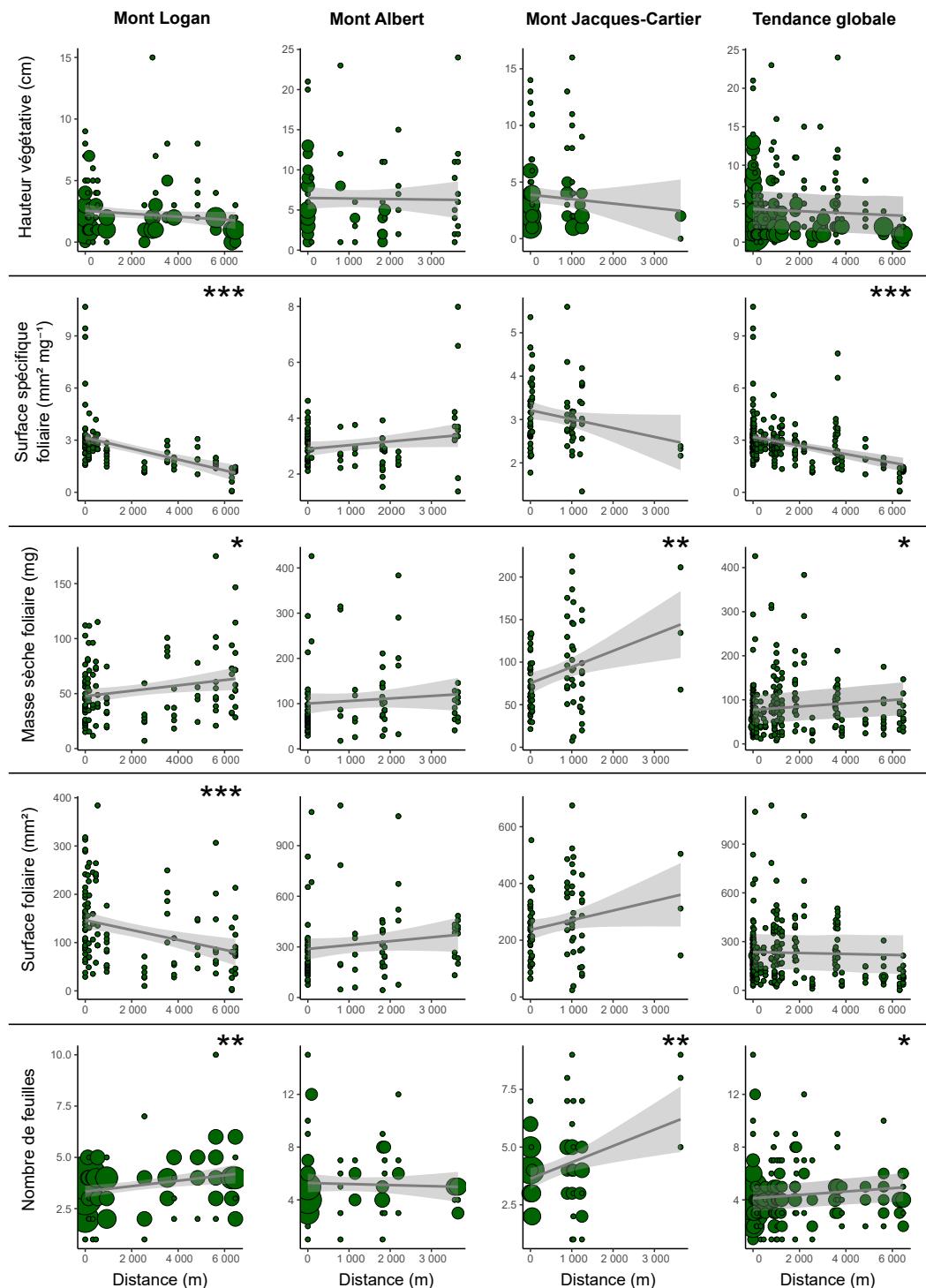


Figure S127. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

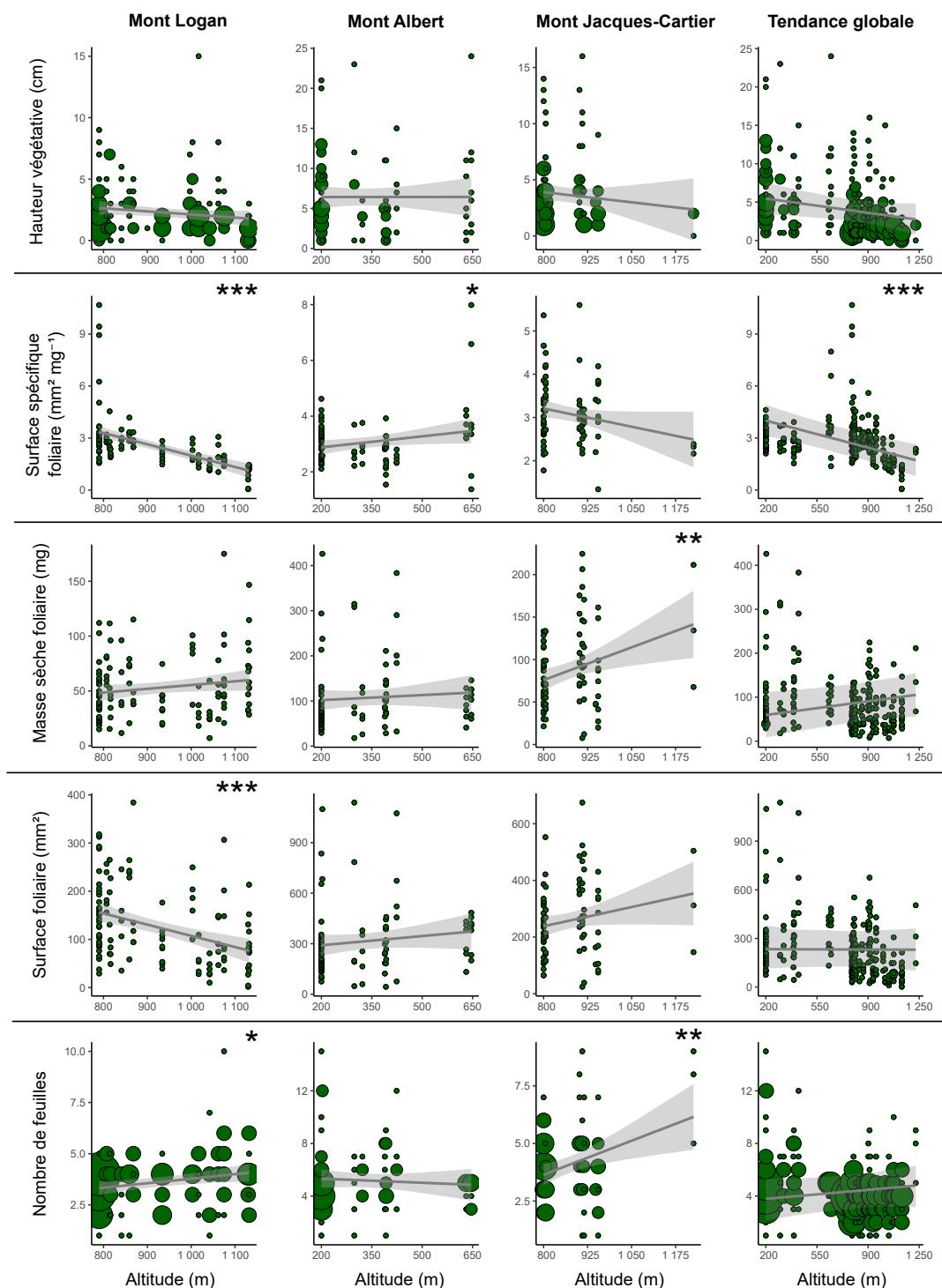


Figure S128. Régressions linéaires des traits de survie en fonction de l'altitude chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs ($* : P < 0,05$; $** : P < 0,01$; $*** : P < 0,001$).

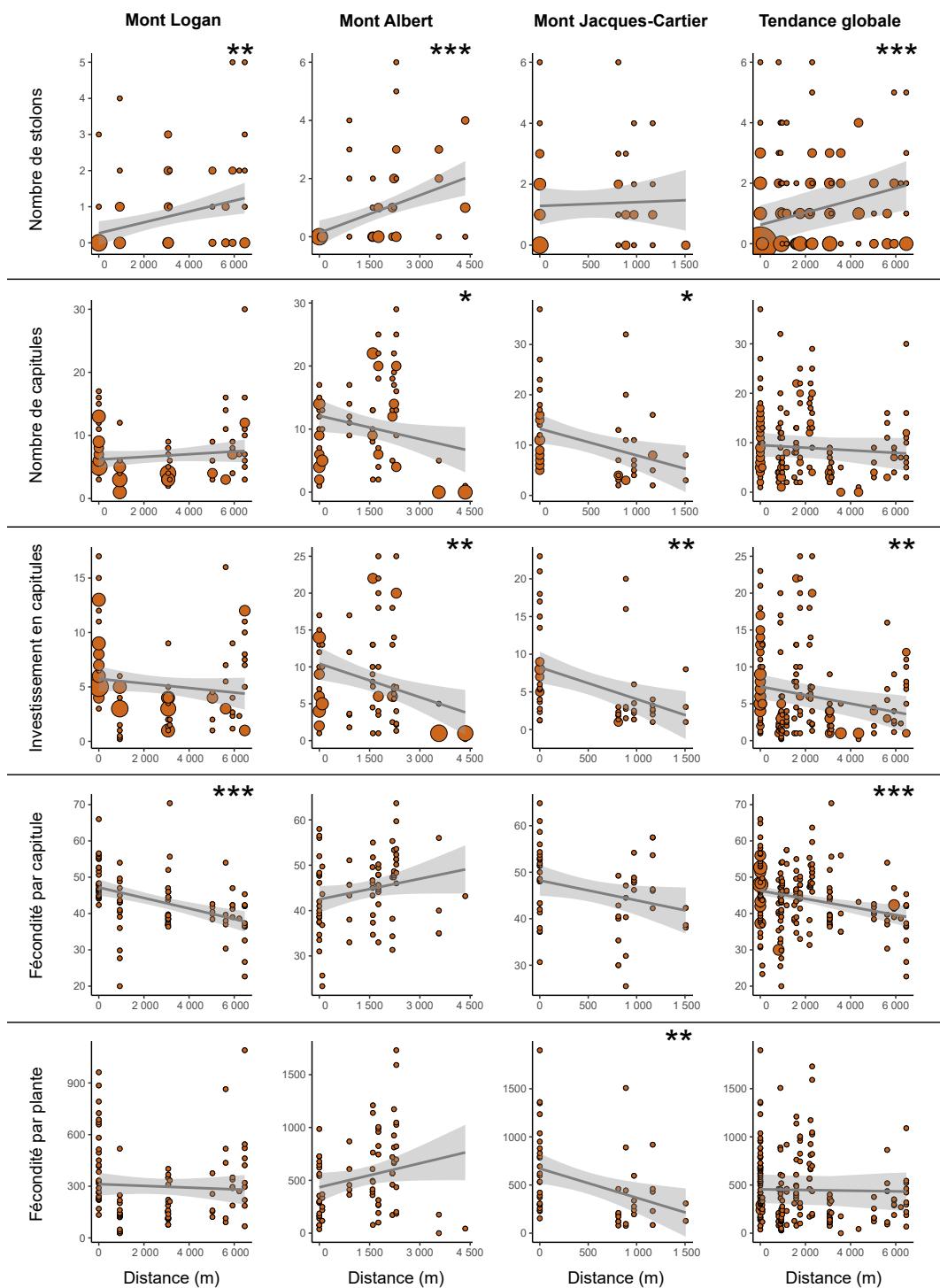


Figure S129. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs
 (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

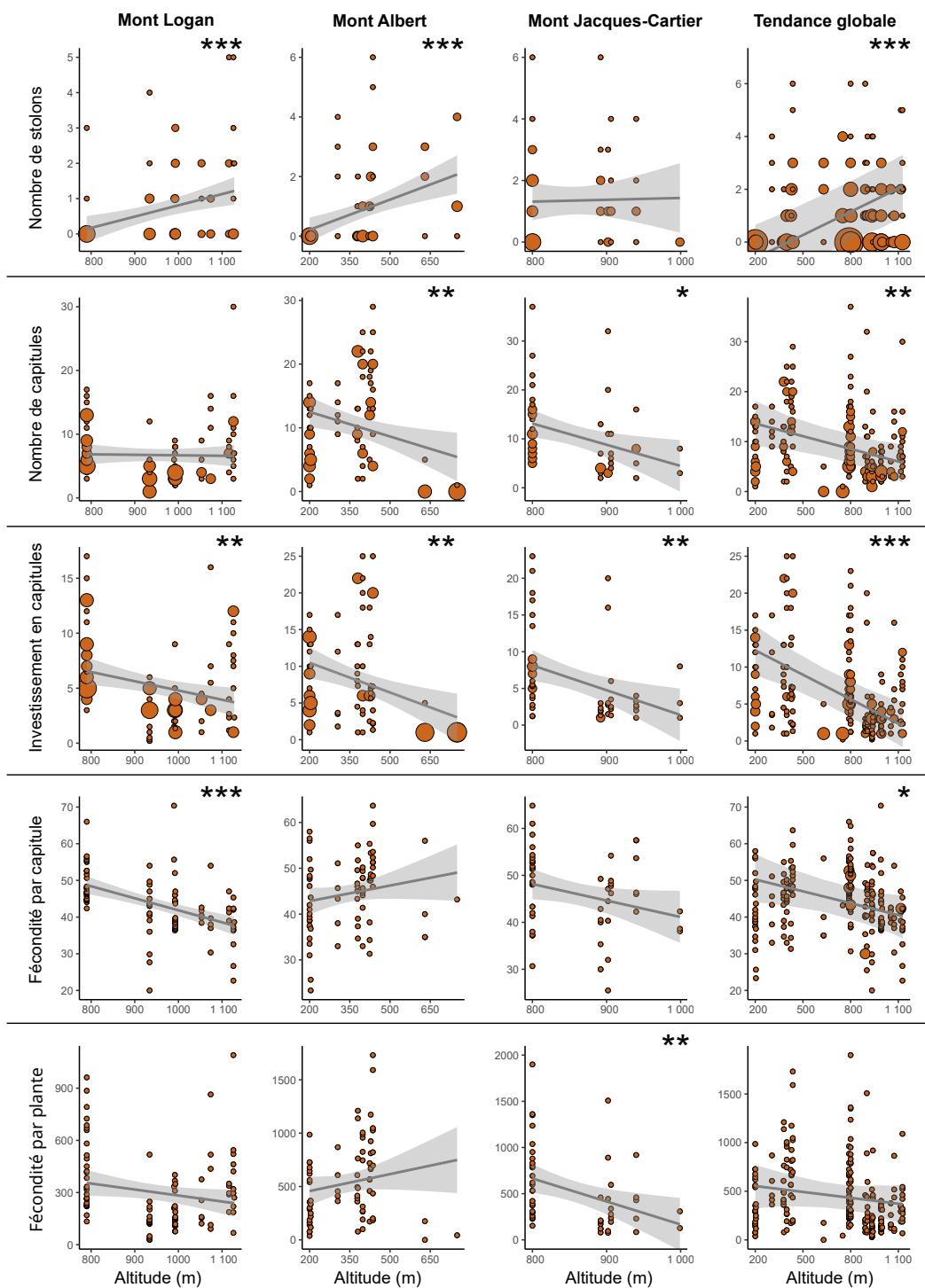


Figure S130. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

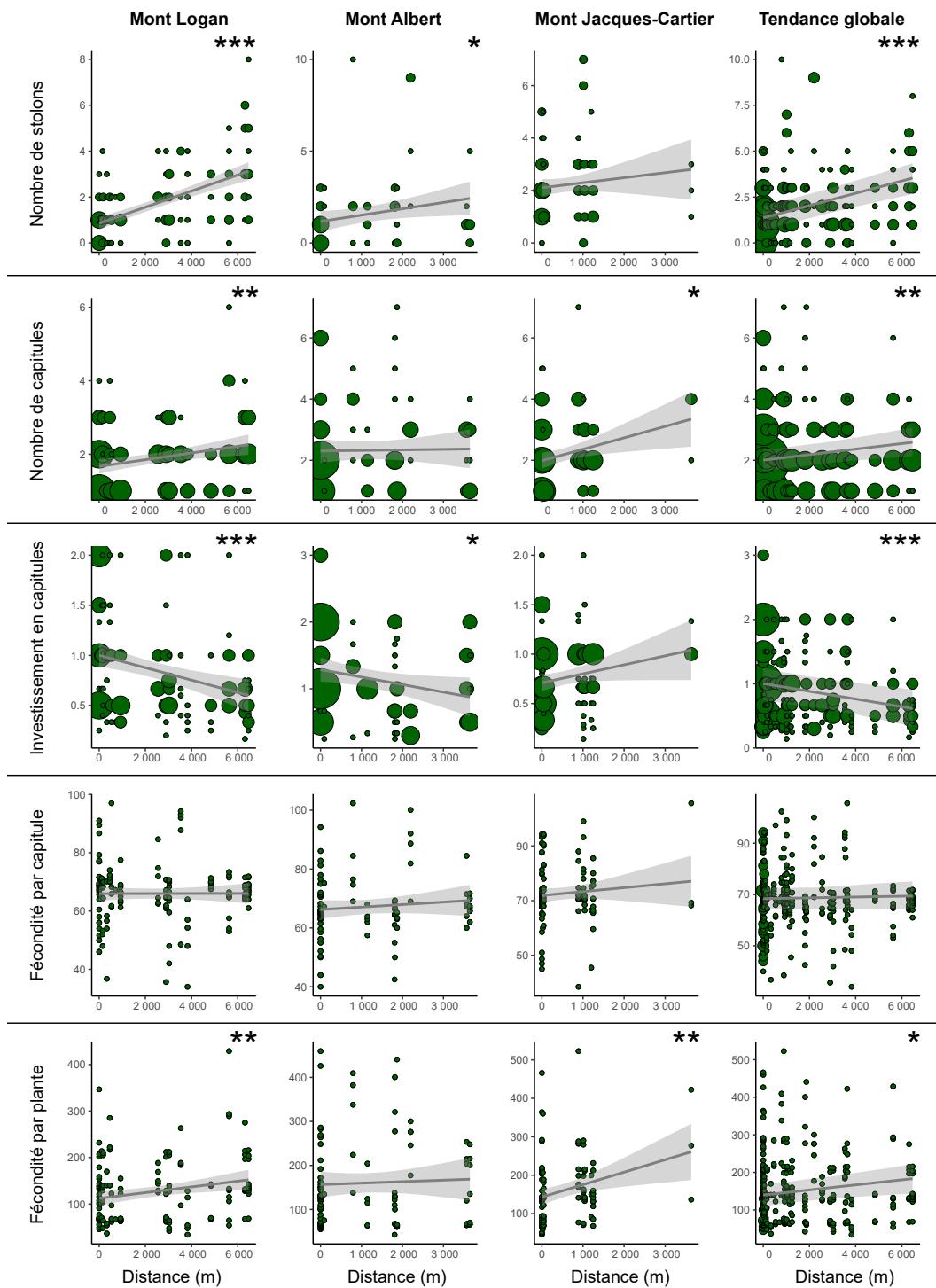


Figure S131. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (1 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

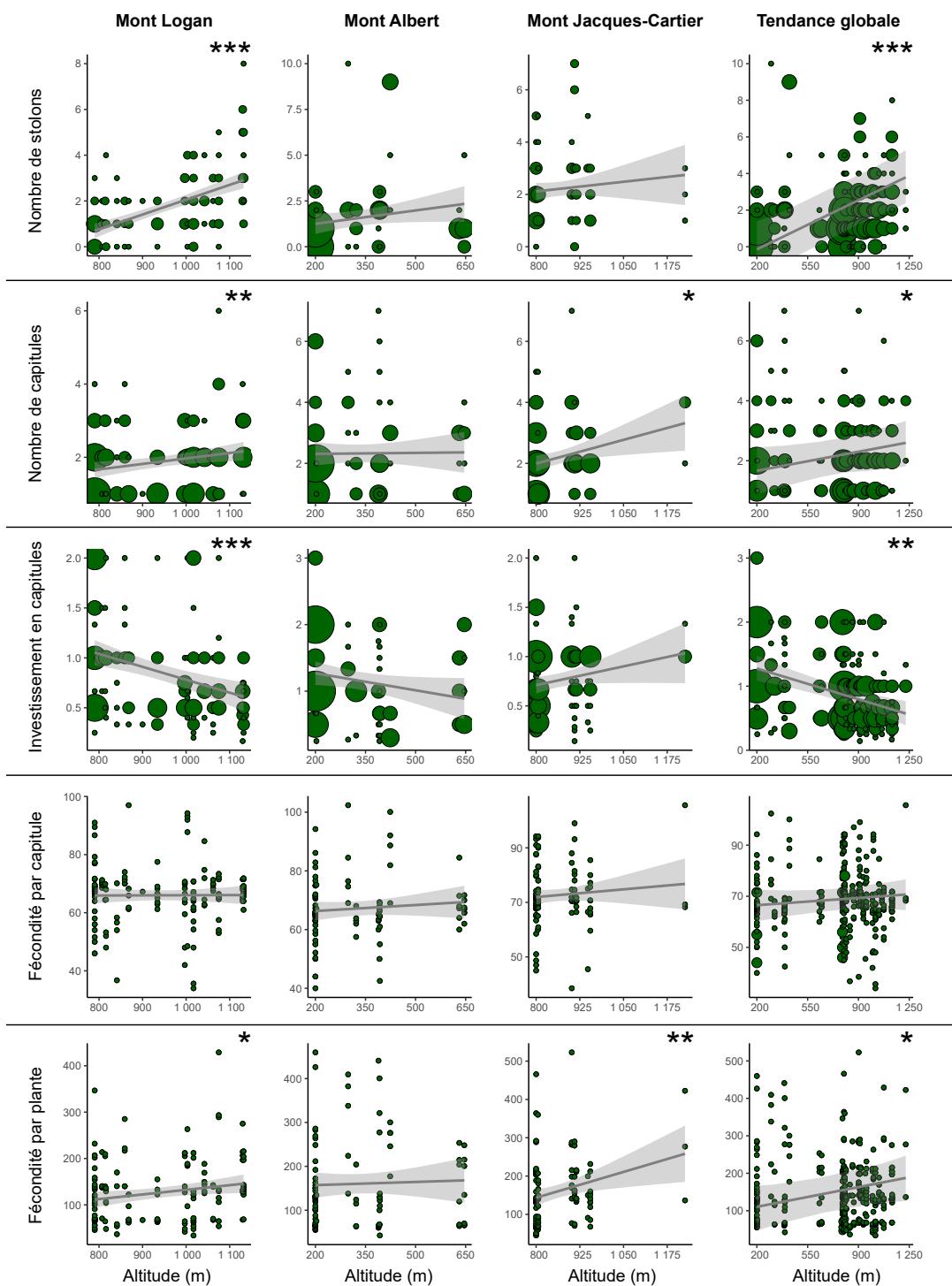


Figure S132. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs.

Les astérisques indiquent les modèles significatifs

(* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

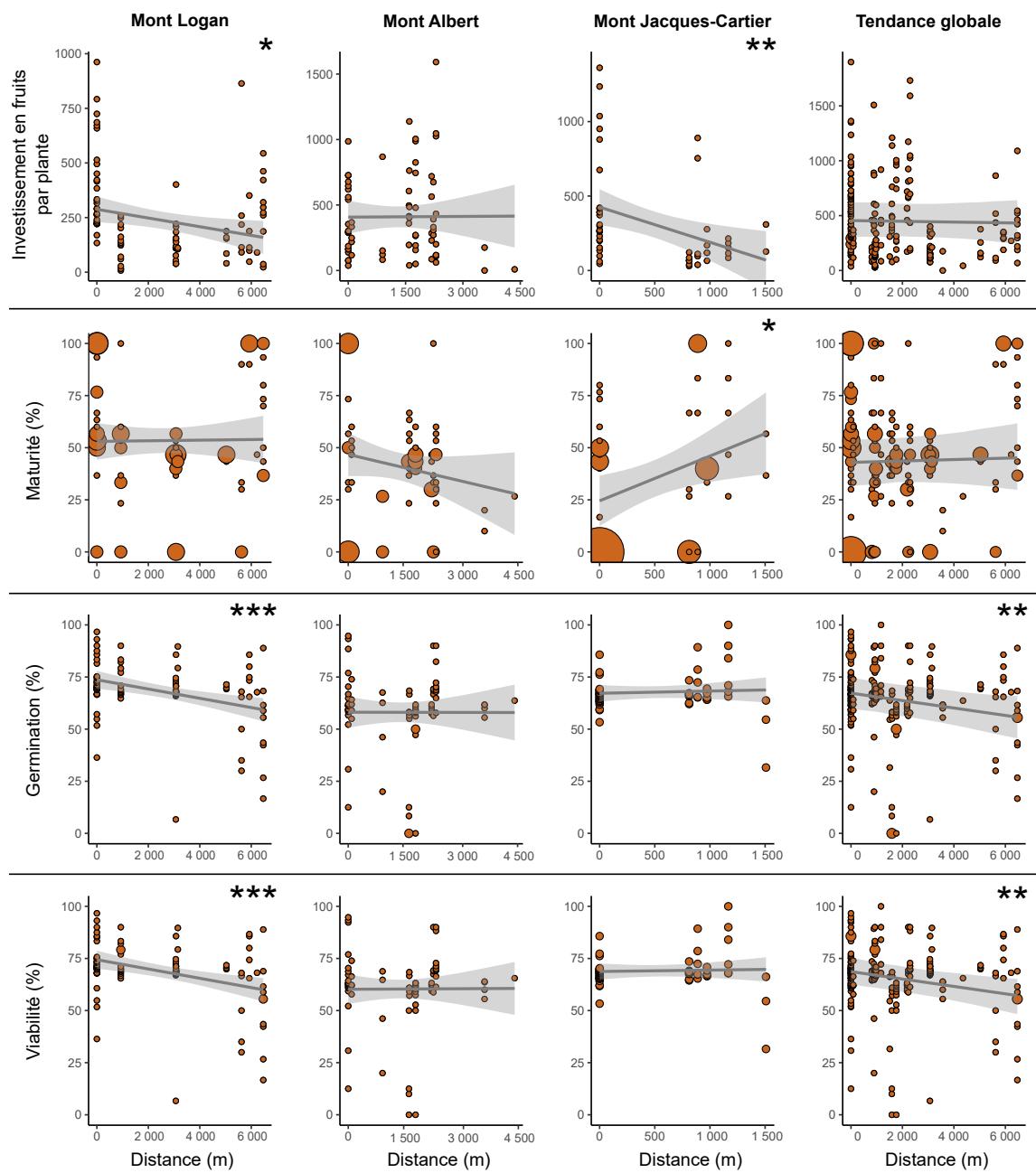


Figure S133. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

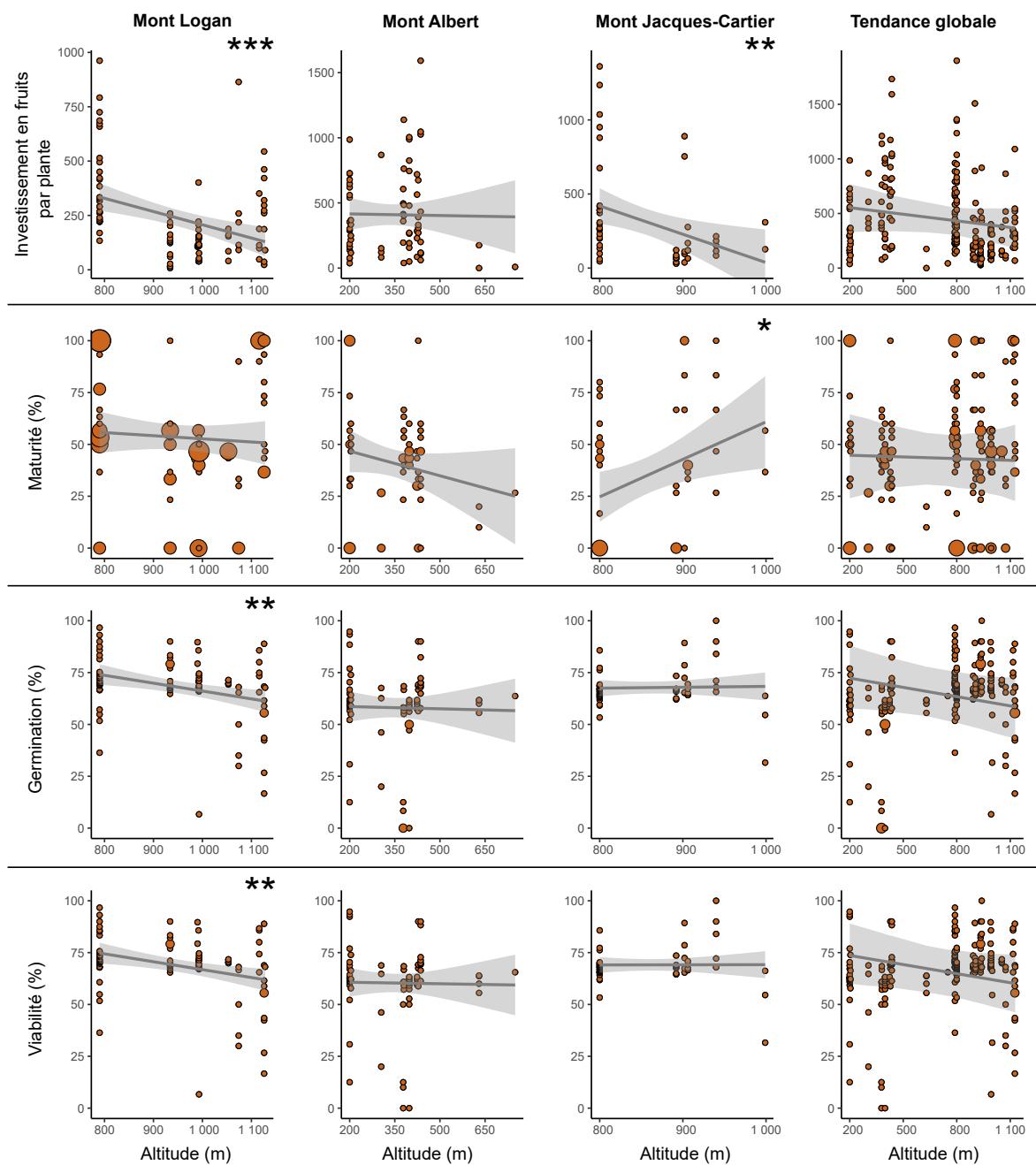


Figure S134. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

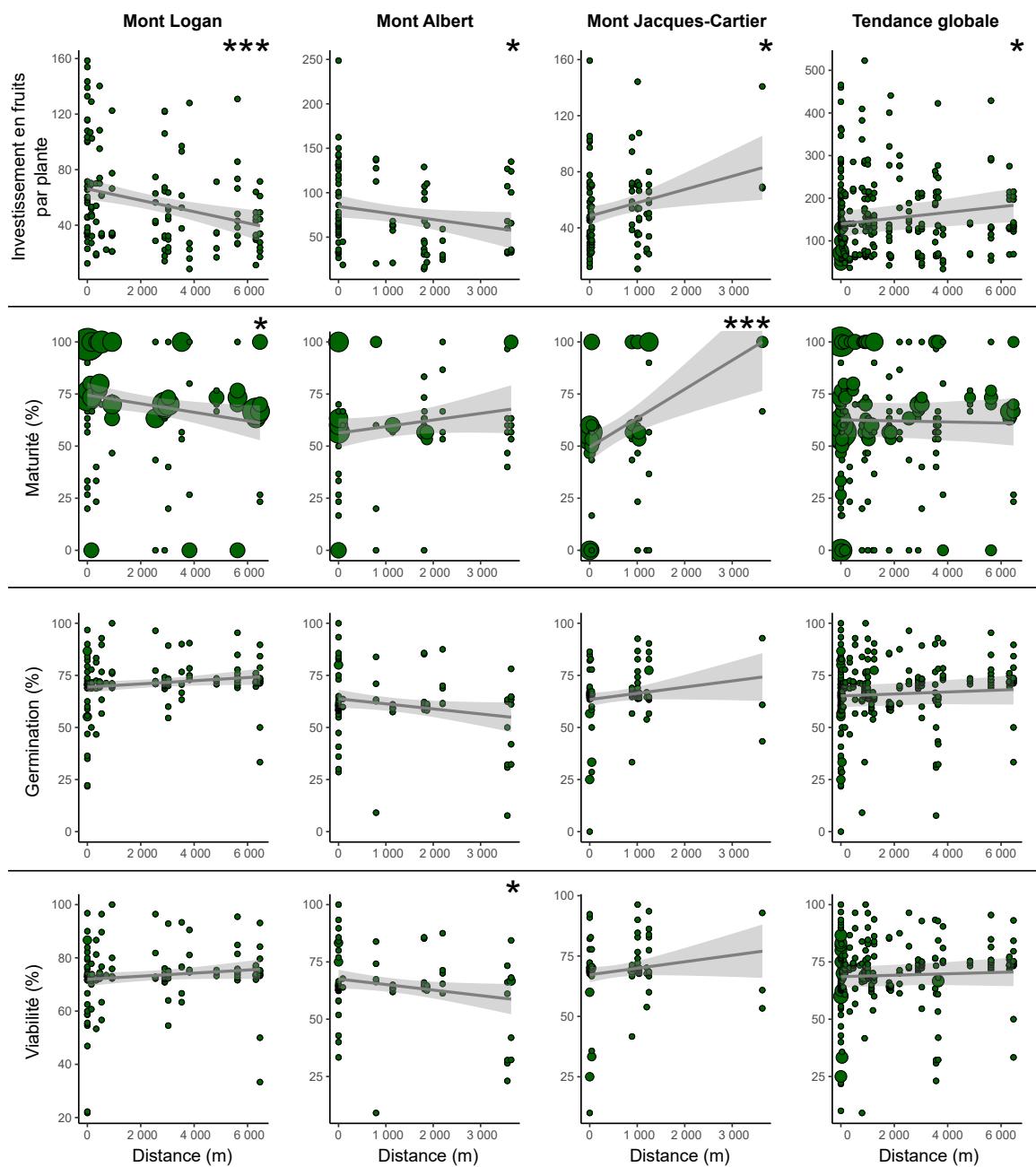


Figure S135. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

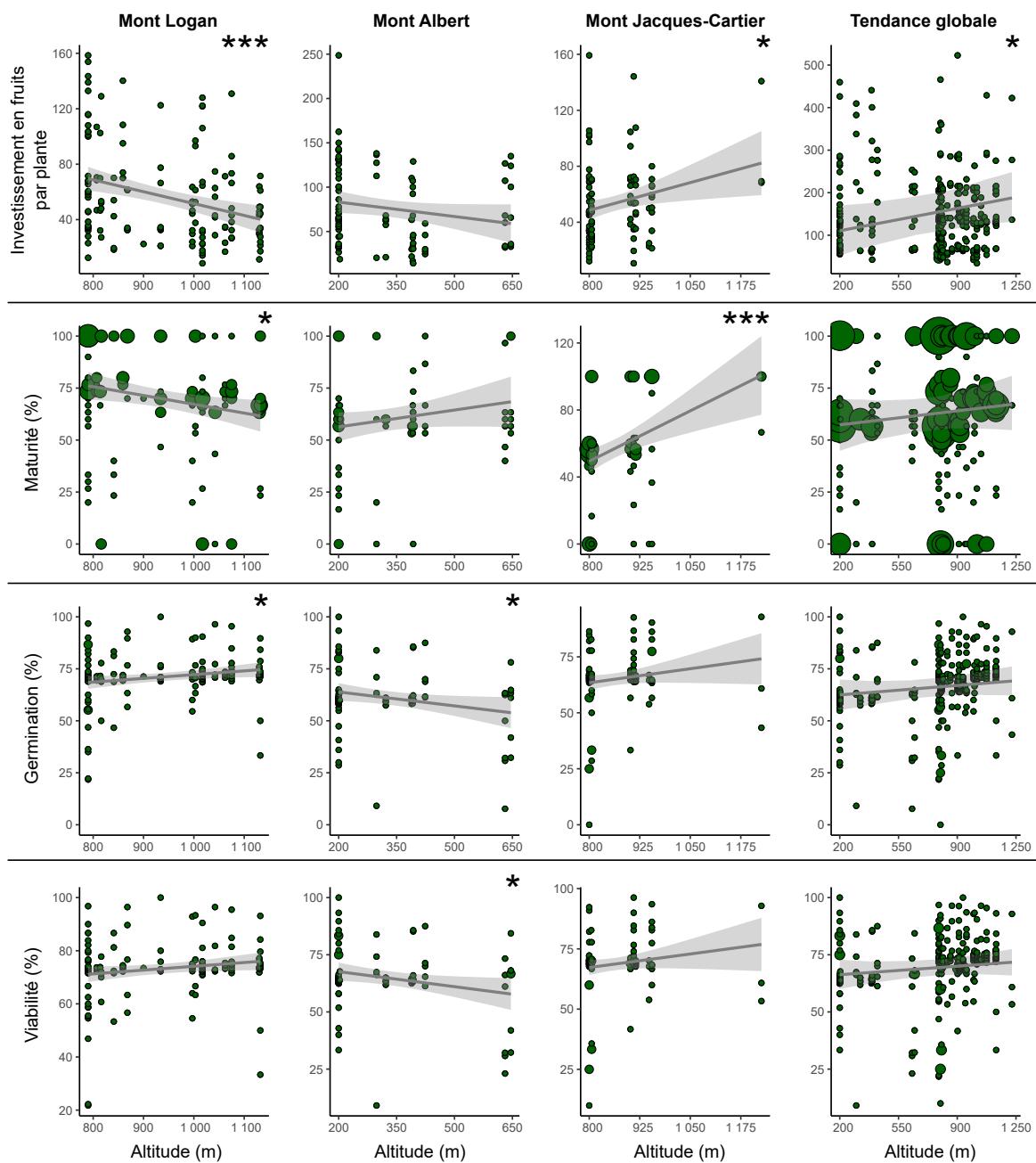


Figure S136. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (2 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

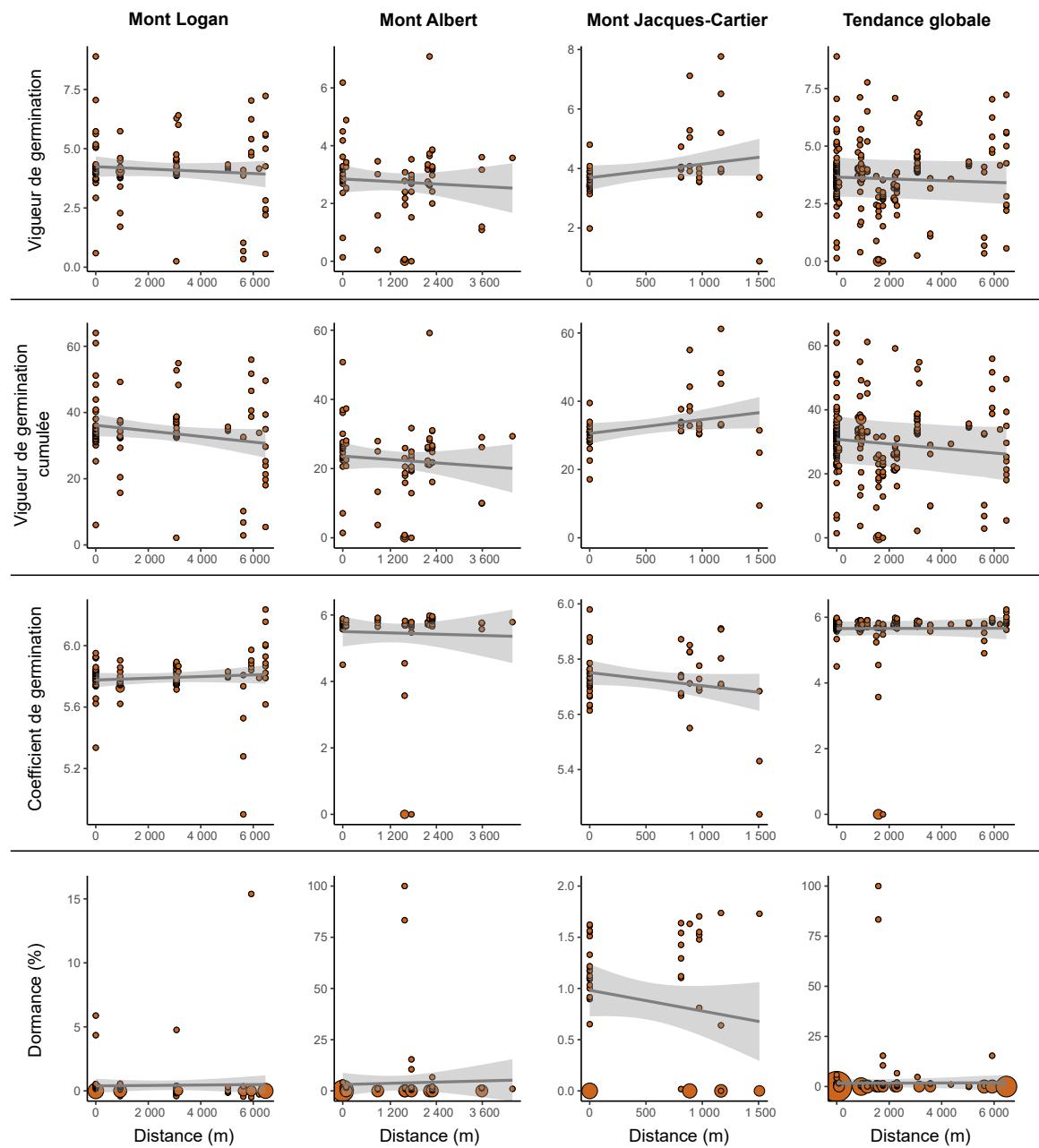


Figure S137. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

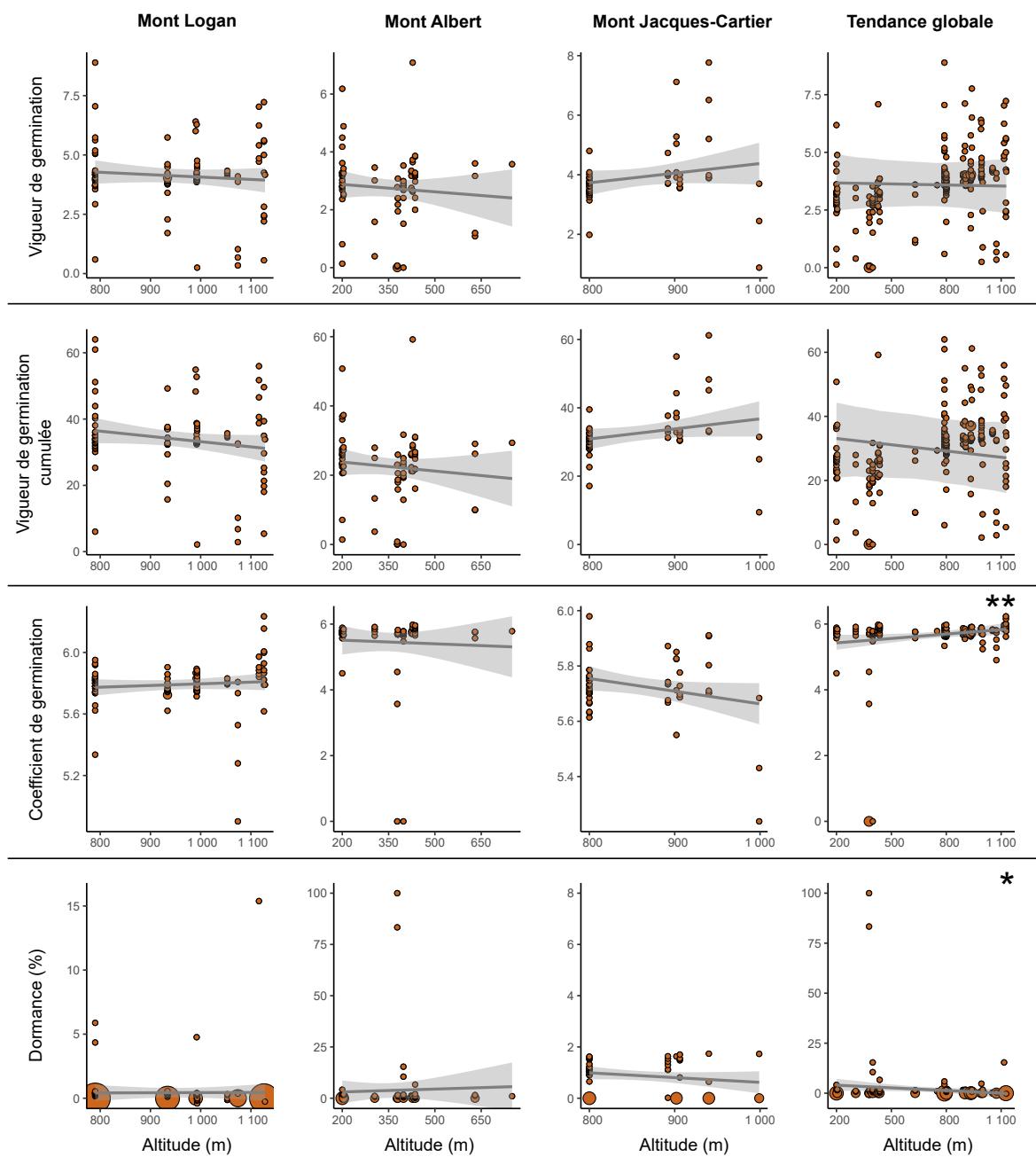


Figure S138. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

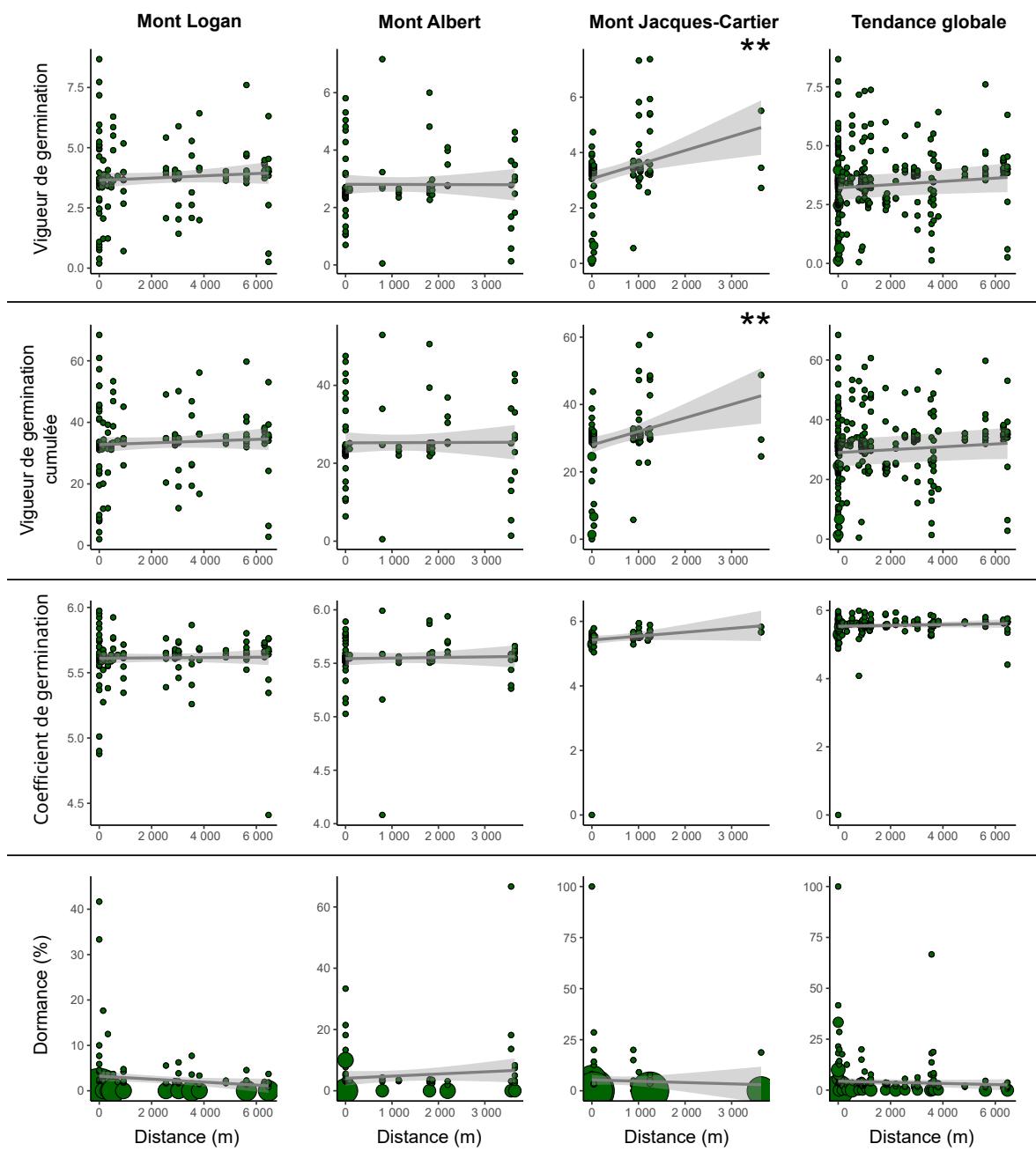


Figure S139. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

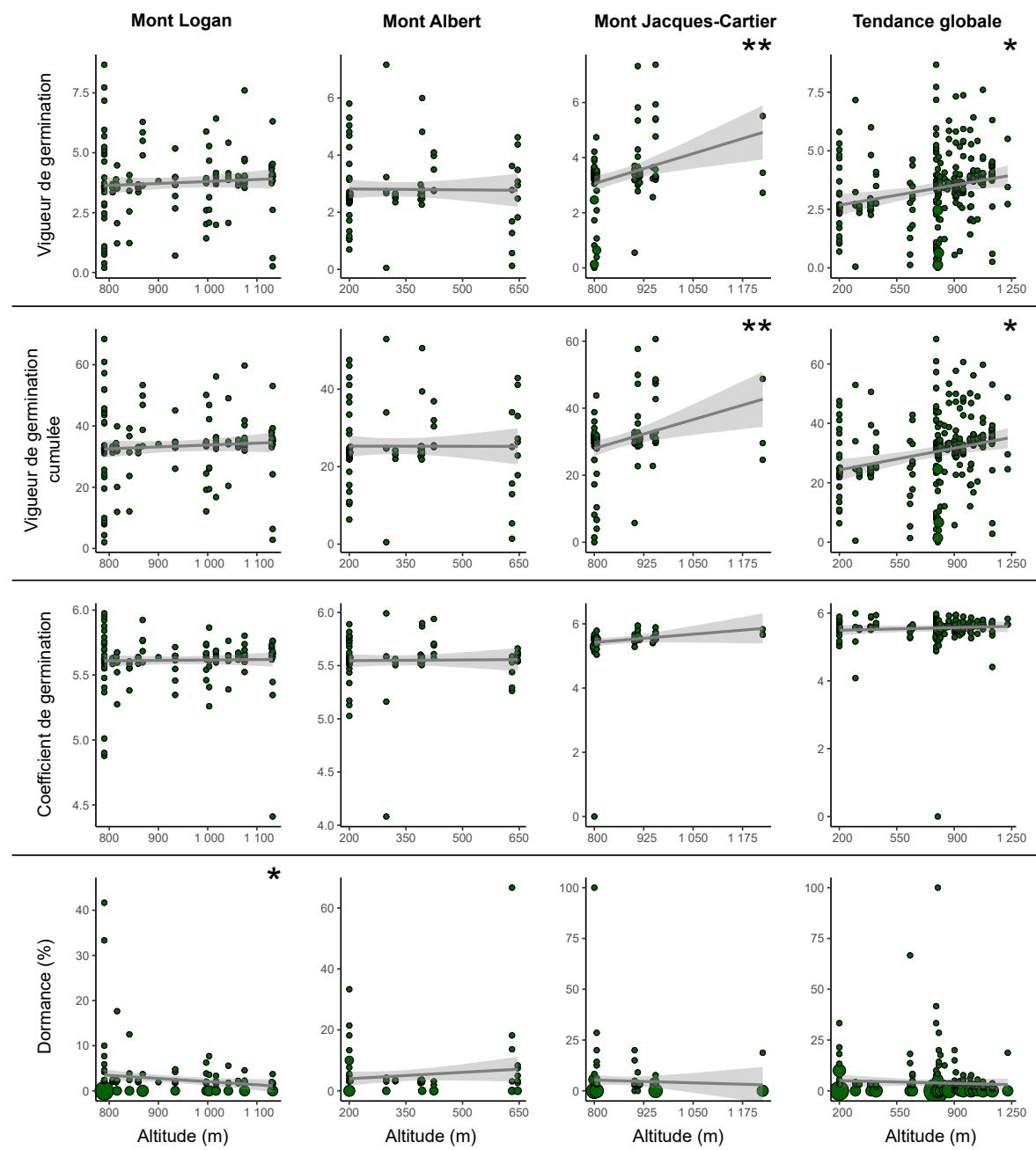


Figure S140. Régressions linéaires des traits de reproduction en fonction de l'altitude chez *P. officinarum* (3 de 3). La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

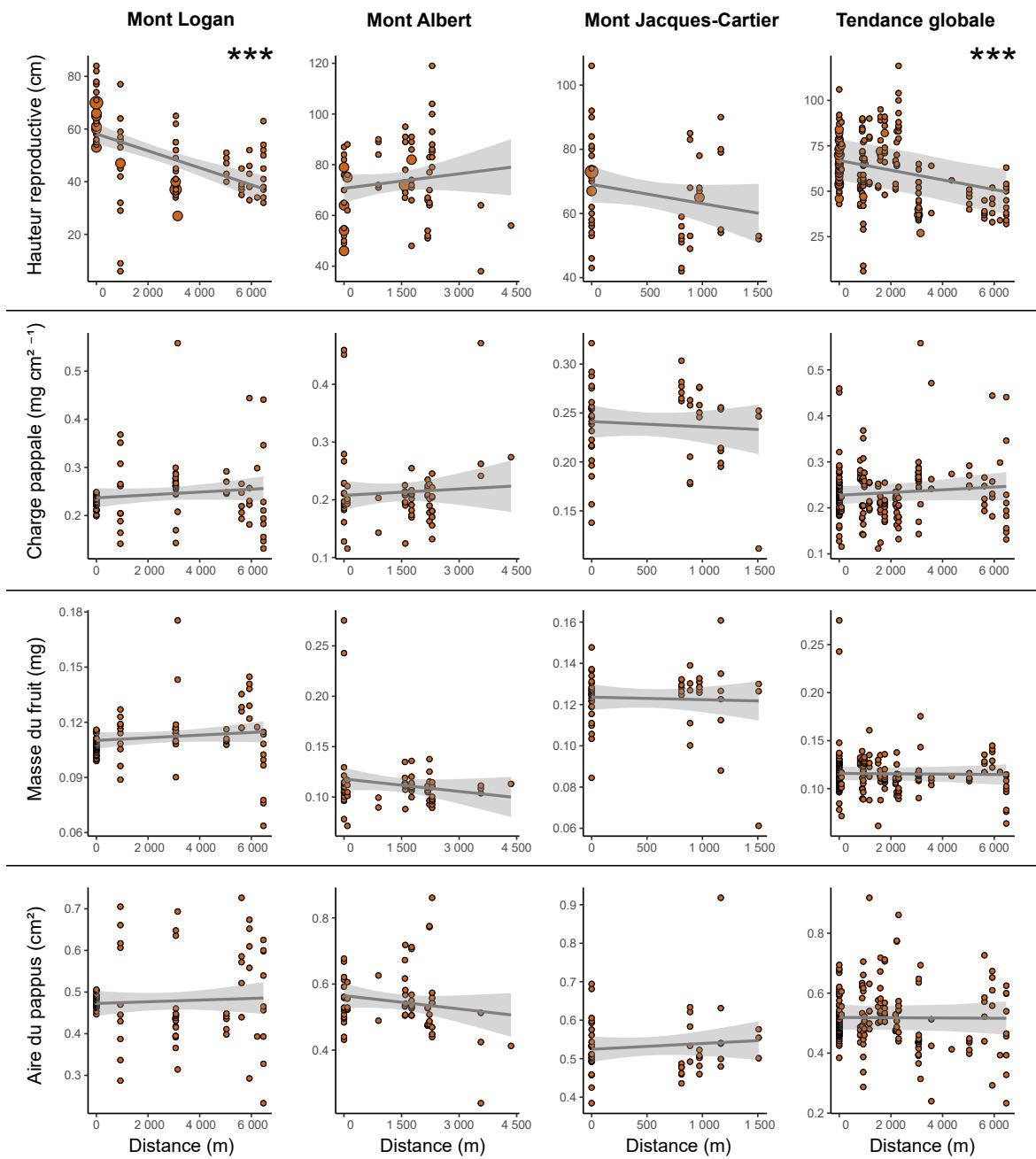


Figure S141. Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de la distance à la source chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

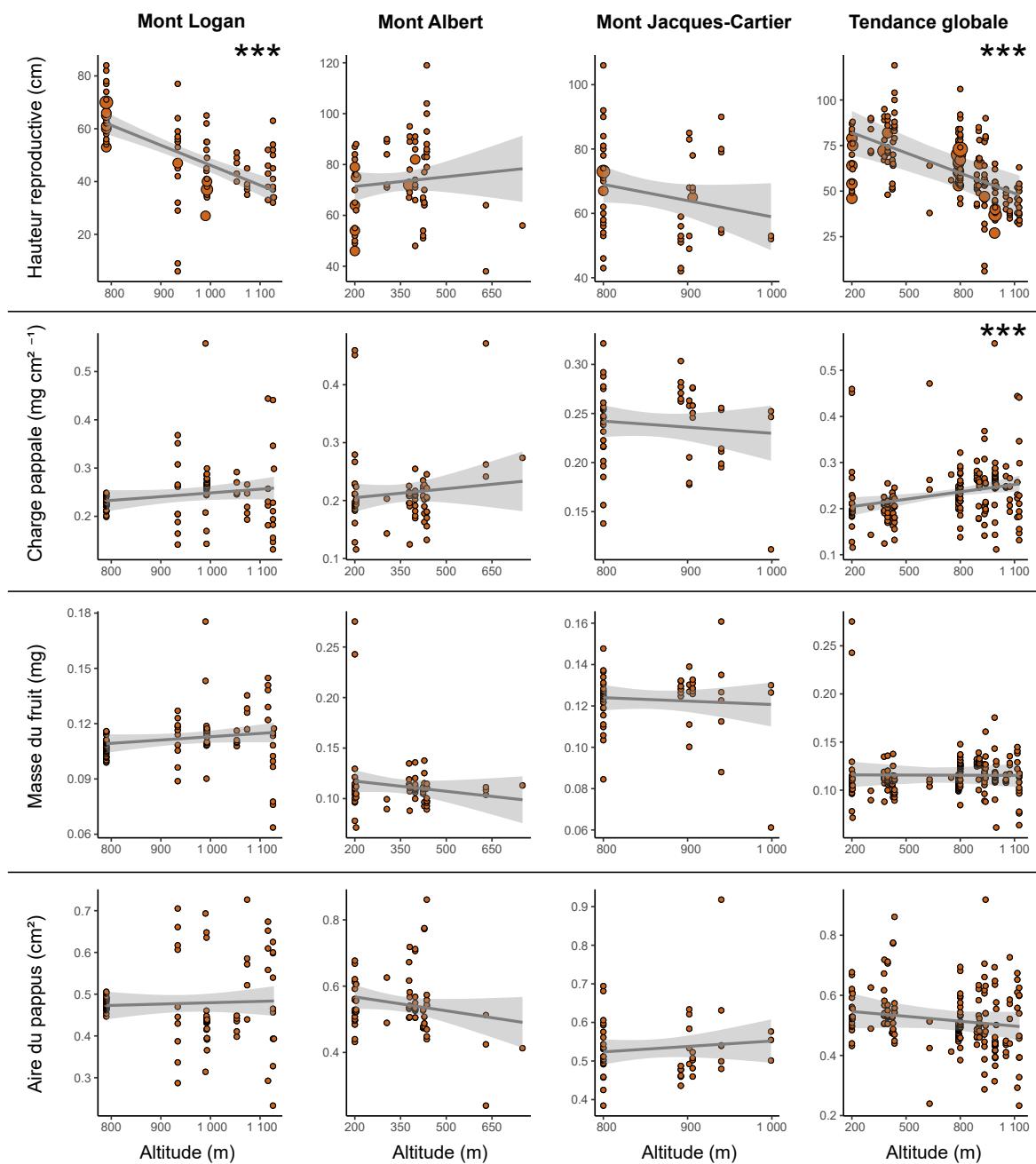


Figure S142. Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de l'altitude chez *P. caespitosa*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

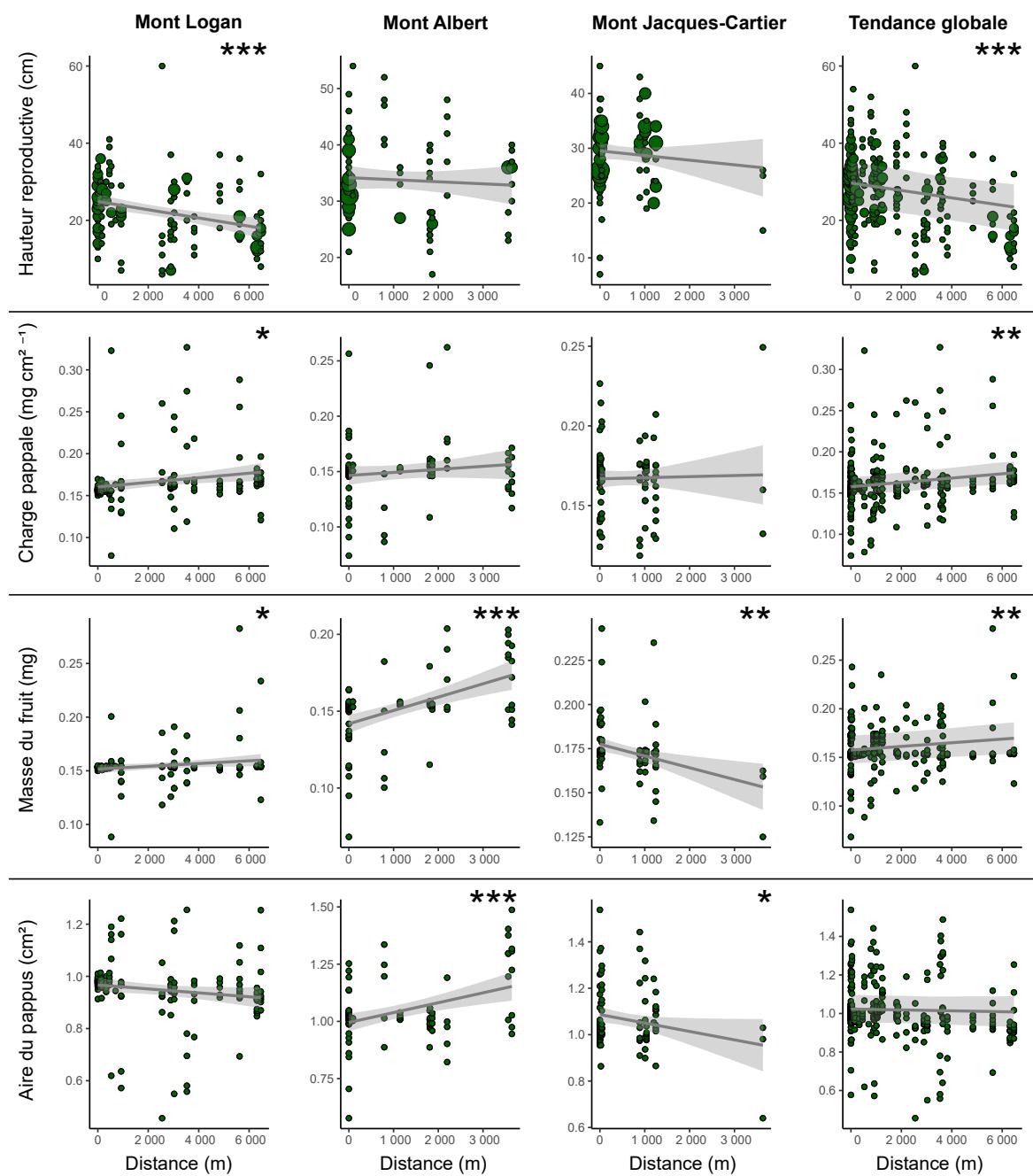


Figure S143. Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

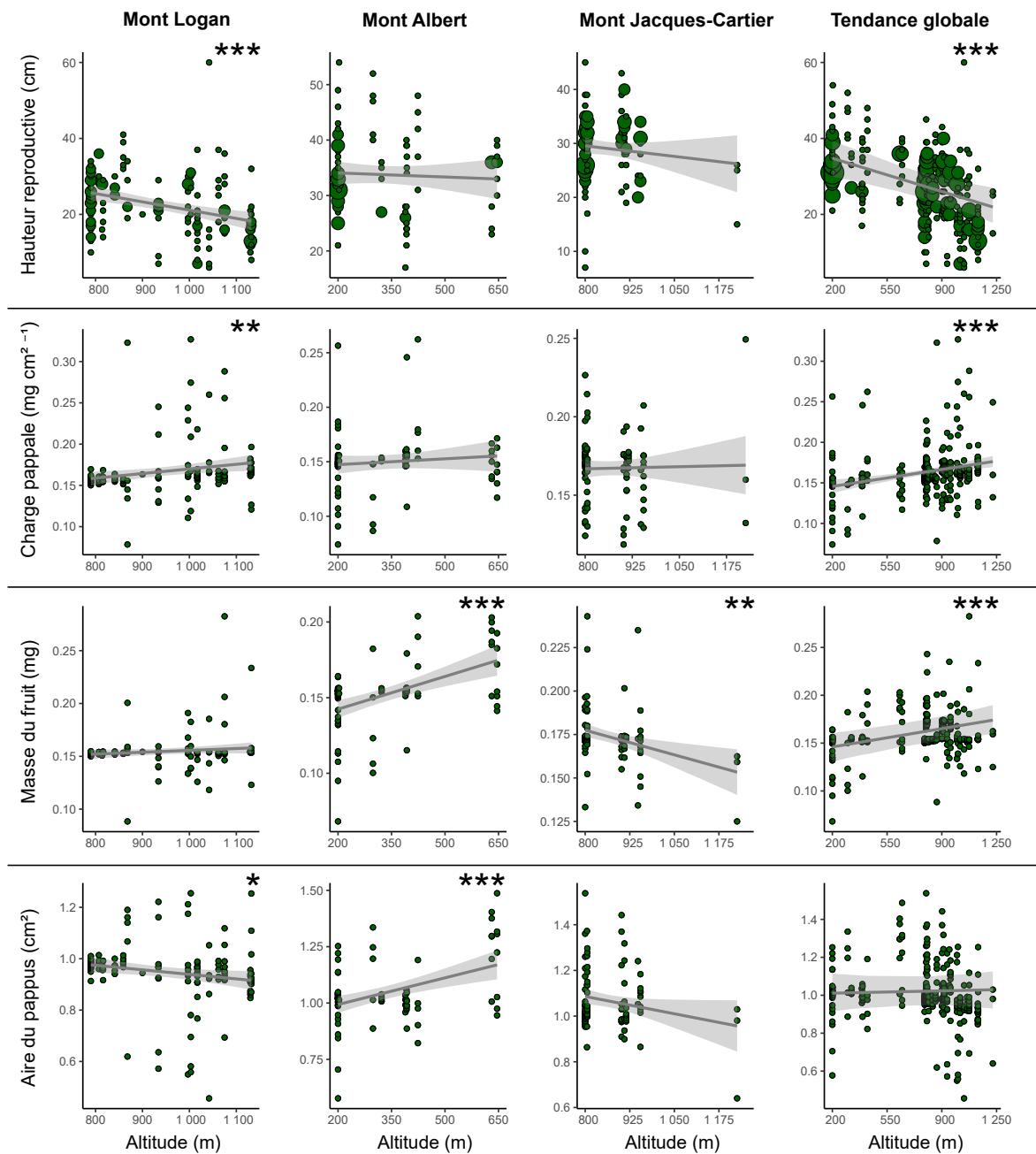


Figure S144. Régressions linéaires des traits de dispersion en fonction de la distance à la source chez *P. officinarum*. La taille des cercles est proportionnelle à la répétition des valeurs. Les astérisques indiquent les modèles significatifs (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$).

Tableau S17. Comparaison des valeurs de traits entre deux espèces de *Pilosella*. Les flèches indiquent le sens du changement des valeurs en comparant *P. officinarum* par rapport à *P. caespitosa*. Les flèches en gras indiquent des différences significatives.

Variable	Valeur moyenne	Variabilité
Hauteur végétative	↓	↓
Surface spécifique foliaire (SLA)	↗	↗
Masse des feuilles	↓	↓
Surface foliaire	↓	↓
Nombre de feuilles	↓	↗
Nombre de stolons	↗	↗
Nombre de capitules	↓	↓
Investissement en fleurs	↓	↓
Fécondité par capitule	↗	↗
Fécondité par plante	↓	↓
Investissement en fruits par plante	↓	↓
Maturité	↗	↓
Germination	↗	↓
Viabilité	↗	↓
Vigueur de germination	↓	↓
Vigueur de germination cumulée	↗	↓
Coefficient du taux de germination	↓	↓
Dormance	↗	↓
Hauteur reproductive	↓	↓
Charge pappale	↓	↓
Masse du fruit	↗	↓
Surface du pappus	↗	↗

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans ce travail de recherche, nous avons étudié les patrons et la dynamique du phénomène de colonisation végétale au parc national de la Gaspésie. De nos jours, les assemblages de végétation indigènes présentent une stabilité dans les espèces qui composent les communautés qui résultent des interactions biotiques et abiotiques lors des processus de succession (Dyke, 2005). L'arrivée des plantes exotiques dans de nouveaux systèmes présente des opportunités d'étudier le phénomène de colonisation en conditions réelles et sous de multiples facettes (environnement, évolution, démographie), bonifiant les connaissances en écologie végétale. Nos résultats sont importants pour comprendre comment la diversité végétale peut se modifier dans le temps sur un territoire suivant des perturbations anthropiques récentes. En étudiant le processus de colonisation sous l'angle historique, environnemental et évolutif, nous avons caractérisé de manière cohérente le potentiel de colonisation des plantes exotiques du PNG dans une large gamme d'aspects tous interconnectés (Catford *et al.*, 2009). Les conclusions des chapitres de ce travail de recherche permettent ainsi de joindre des concepts explicatifs clés expliquant l'occurrence actuelle des plantes exotiques. Cette section revient sur les principaux résultats du travail de recherche. De plus, des considérations supplémentaires et des perspectives sont décrites pour chacun des chapitres.

CHAPITRE 1. HISTORIQUE D'INTRODUCTION DES PEN ET LOCALISATION DES COLONIES

Les résultats du chapitre 1 indiquent que l'occupation anthropique survenue récemment au PNG a un effet sur le nombre d'espèces de PEN actuellement observées dans cette aire protégée. Un total de 107 espèces de PEN sont présentes au PNG contre 135 au parc Forillon, 193 au parc national du Bic et 55 dans la forêt des montagnes Blanches du New Hampshire. La période où l'achalandage a débuté au PNG est plus tardive que dans les secteurs côtiers

des deux autres parcs de la péninsule gaspésienne ainsi qu’au sud des Appalaches, soit la fin et le début du 19e siècle respectivement. Des 39 espèces exotiques partagées entre le PNG et les sommets alpins du New Hampshire, 8 atteignent pour le moment la toundra dans les deux environnements montagnards. Plusieurs espèces de PEN sont donc susceptibles d’augmenter leur occupation altitudinale dans le PNG.

Cette étude confirme que le PNG est une aire naturelle récemment colonisée non seulement à l’échelle régionale, mais aussi lorsque nous faisons la comparaison avec d’autres milieux montagnards à l’échelle mondiale. Par exemple, les Andes sont habitées de façon permanente par l’humain depuis plusieurs millénaires (Haas *et al.*, 2017) et il en va de même pour les Alpes (Pini *et al.*, 2017; von Scheffer *et al.*, 2019), ce qui est bien plus ancien qu’au PNG. Avant la colonisation européenne, le massif gaspésien était fréquenté principalement en hiver par les passages des peuples des Premières Nations (Newfoundland and Labrador Heritage, 2025). À l’époque coloniale, les accès au massif gaspésien étaient très restreints et les occupations permanentes les plus proches étaient situées en bordure de la péninsule (Bélanger *et al.*, 1981). Puisque les introductions végétales sont amenées à continuer au niveau intercontinental (Seebens *et al.*, 2017) et la colonisation des colonies en place à se poursuivre dans le PNG (Chapitre 2), notre étude agit comme un marqueur temporel témoignant une faible présence végétale exotique et pourrait s’avérer utile dans le futur pour caractériser l’avancée de la flore exotique dans le massif gaspésien.

CHAPITRE 2. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DE LA COLONISATION

Le chapitre 2 permet de confirmer que la colonisation s’opère de manière directionnelle en démarrant dans les sources de basses altitudes vers les sentiers pédestres et que les conditions environnementales retrouvées dans les sentiers du PNG peuvent encore permettre la colonisation par les PEN. Les PEN affichent une pente décroissante du nombre, de la taille, de l’effectif et de la richesse spécifique de leurs colonies selon la distance à la source dans les 3 sentiers étudiés. La richesse des plantes indigènes compagnes, mieux décrite par une

courbe unimodale, indique que la distribution spécifique d'une flore à l'état d'équilibre est différente de celle d'une flore en colonisation dans un milieu montagnard boréal. Les analyses effectuées sur 11 variables environnementales mesurées sur des sites colonisés par les PEN et aléatoires dans les sources et/ou les sentiers nous indiquent que la matière organique est moins élevée dans les sites colonisés. Avec l'achalandage de randonneurs facilitant l'érosion dans les sentiers du PNG, la colonisation directionnelle risque de se poursuivre minimalement dans les habitats piétonniers et bordiers vers des altitudes supérieures.

La colonisation des milieux de basses altitudes

Nous observons une plus grande quantité de PEN dans les habitats forestiers des sources. Ces peuplements écoforestiers mixtes ou même feuillus en basses altitudes, particulièrement au mont Albert, peuvent favoriser la pénétration de la lumière jusqu'au sol (Ovington, 1954). Cette dernière est un stress avéré des écosystèmes forestiers (Charbonneau et Fahrig, 2004; Reich et Bolstad, 2001). Lorsque la lumière est présente en forêt décidue ou mixte, la décomposition de la matière organique est plus rapide et les sols conservent un bon rapport nutritif (Bonan, 1992). Les sols sont aussi moins acides que ceux des peuplements exclusivement conifériens (Shugart *et al.*, 1992). En plus de ces conditions environnementales, l'habitat forestier des sources est aussi adjacent aux habitats les plus propices et les plus colonisés par les PEN de la zone d'étude. La forte pression de propagule émise fait donc en sorte que les microsites marginaux disponibles en milieu naturel ont de fortes chances d'être colonisés par des PEN (Theoharides et Dukes, 2007). Dans l'environnement du sentier, l'habitat forestier de l'étage montagnard agit comme un fort filtre aux PEN (Alexander *et al.*, 2009; Averett *et al.*, 2016; Liedtke *et al.*, 2020; McDougall *et al.*, 2018) et nous avançons que c'est en raison de la faible quantité de microsites disponibles pour les critères de MO.

La tolérance à l'ombre chez les PEN

Bien que le recouvrement arborescent soit souvent invoqué pour expliquer la répartition des PEN en milieu montagnard (Joshi *et al.*, 2022; Parks *et al.*, 2005), nos résultats indiquent que cette variable n'est pas différente entre les sites colonisés et aléatoires. Effectivement, des PEN sont souvent retrouvées dans des milieux faiblement à modérément ombragés (Averett *et al.*, 2016; Howard *et al.*, 2004; Parennes et Jones, 2000; Robertson *et al.*, 1994). Certaines PEN pérennes peuvent notamment persister dans des conditions d'ombre intermittentes (Humbert *et al.*, 2007; Matlack et Schaub, 2011). En milieu montagnard de climat froid, les conifères interceptent mieux la lumière que les feuillus (Rissanen *et al.*, 2019). Cependant, la structure verticale forestière est moins développée dans une forêt coniférienne que dans une forêt décidue (Angelstam et Kuuluvainen, 2004; Stenberg *et al.*, 1994; Yang *et al.*, 1999), laissant pénétrer plus de lumière jusqu'au sol lorsque la densité d'individus est faible. En forêt boréale, les milieux ouverts non perturbés sont fréquemment recouverts de bryophytes et de MO (Elliott-Fisk, 1988; Weber et van Cleve, 2005), démontrant ainsi que la présence de lumière ne signifie donc pas que le milieu édaphique est adéquat pour les PEN. Toutefois, la présence de PEN dans les habitats naturels partiellement ombragés tels que les bords de ruisseaux (Hendrickson *et al.*, 2005), les petites éclaircies forestières (Knapp et Canham, 2000; Knight *et al.*, 2008), les zones de début de succession suite au feu (Spellman *et al.*, 2014; Walker *et al.*, 2017) et les zones touchées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Hendrickson *et al.*, 2005) indique un potentiel de colonisation dans le paysage forestier. Ces habitats propices répartis dans le paysage pourraient être atteints par dispersion à longue distance (Cadenasso et Pickett, 2008) ou encore par transport par l'orignal (*Alces alces*), un vecteur efficace de propagules en forêt boréale (Rose et Hermanutz, 2004). Des sites de superficie variable sont donc disponibles pour les PEN en milieu boréal naturel moyennant une pression de propagules suffisante et des surfaces avec faible épaisseurs de MO.

La colonisation de la toundra alpine

L'épaisseur de MO et la lumière ne sont pas limitantes dans certains environnements naturels du PNG, particulièrement les milieux alpins. Certains auteurs notent une recrudescence du potentiel de colonisation par les PEN en haute altitude (Ansari et Daehler, 2010; Lembrechts *et al.*, 2014; Milbau *et al.*, 2013; Schreiner, 1982). Cette dernière serait causée par le fort impact des perturbations sur les habitats froids, favorisant les plantes exotiques (Fuentes-Lillo *et al.*, 2021; Lembrechts *et al.*, 2016). Nous avons observé que les plantes exotiques se répartissent sur un grand intervalle altitudinal le long des voies d'accès perturbées (chapitre 1). Des sols à nu similaires à ceux des sentiers pédestres se retrouvent en abondance dans l'étage de la toundra alpine (Körner, 2021; Vorstenbosch *et al.*, 2020). Les milieux alpins présentent des limitations édaphiques et climatiques pour les plantes. Ce sont cependant des environnements très hétérogènes (Lembrechts *et al.*, 2014; 2018; Resler *et al.*, 2006) et des microsites perturbés peuvent être accessibles moyennant une pression de propagules suffisante (Alexander *et al.*, 2009; Larson *et al.*, 2021; Petryna *et al.*, 2002). À cet effet, le sommet du mont Logan a subi des perturbations anthropiques importantes en raison de la construction d'un bâtiment en 1961. Une importante quantité de PEN (*Taraxacum officinale*, *Pilosella* spp., *Plantago major*, *Ranunculus acris*) se retrouvent au sommet de cette montagne et arrivent à effectuer leur cycle vital en altitude. Au sommet du mont Jacques-Cartier, *Pilosella officinarum* a été retrouvé en croissance dans un coussin de bryophytes le long du sentier pédestre. Plusieurs auteurs ont mis de l'avant le mécanisme de facilitation de la végétation indigène envers les PEN en haute altitude (Alvarez *et al.*, 2021; Cavieres *et al.*, 2006; 2008; Fajardo et McIntire, 2011; Hupp *et al.*, 2017). Ainsi, il se pourrait que le couvert muscinal ait facilité la colonisation de la PEN dans l'étage alpin puisque, dans ces milieux où le stress limitant est souvent thermique (Hobbie et Chapin, 1998; Stöcklin et Winkler, 2004), les degrés supplémentaires atteints dans la rhizosphère ou la protection physique protégeant du vent pourraient faire persister ou non des individus (Körner, 2012). Malgré la vulnérabilité potentielle des milieux d'altitudes face à la colonisation par les PEN, leur distance par rapport aux sources de basse altitude en fait des milieux relativement protégés. Les plantes qui atteignent les hautes altitudes par dispersion doivent être d'abord

être en mesure de s'établir dans l'étage montagnard forestier, plus particulièrement dans l'environnement sous-optimal du sentier. Ainsi, plus la position du front de colonisation sera élevée en altitude, plus les chances de dispersions des propagules vers le milieu alpin seront importantes.

La qualité des résultats et des conclusions de notre étude doit beaucoup à la méthode d'échantillonnage. À notre connaissance, nous sommes les premiers à considérer 3 types d'habitats (piétonnier, bordier, forestier) lors de l'échantillonnage de données concernant les plantes exotiques le long de corridors montagnards. Dans ce domaine, le transect en « T » du Mountain Invasion Research Network (MIREN; Barros *et al.*, 2018) est très utilisé. Plusieurs auteurs ont ainsi observé des variations environnementales à l'interface du sentier et du milieu naturel adjacent (e.g. Lembrechts *et al.*, 2014; Müllerová *et al.*, 2011). La différence était cependant faite en fonction de la distance sans distinction de l'habitat. Dans notre cas, la largeur de l'habitat piétonnier et bordier présentait des variations considérables et de petits quadrats offrant une plus grande précision ont été choisis. La distinction entre la colonisation s'effectuant à l'intérieur et entre les différents habitats le long du gradient d'altitude a clairement permis de bonifier les conclusions sur le phénomène de colonisation dans la forêt boréale.

CHAPITRE 3. FACTEURS ÉVOLUTIFS DE LA COLONISATION

Les résultats du chapitre 3 révèlent qu'il y a de la variabilité intraspécifique structurée chez les deux espèces de *Pilosella* le long des sentiers du PNG. Cette dernière peut être dû à plusieurs phénomènes. La variabilité intraspécifique des traits représente les différences entre divers génotypes et la plasticité phénotypique entre les environnements (Bradshaw, 1965; Foxcroft *et al.*, 2019). L'adaptation locale augmente la divergence génétique interpopulations entre les générations suite à des pressions sélectives (Kawecki et Ebert, 2004; Lenormand, 2002) alors que la plasticité permet aux individus de rapidement ajuster leurs phénotypes selon les changements des conditions locales, et ce, de manière adaptative ou non (voir

acclimatation; Morisset et Boutin, 1984 ; Chevin et Lande, 2011; Chevin et Hoffmann, 2017; Ghalambar *et al.*, 2007). L'adaptation locale et la plasticité sont des processus répertoriés de manière individuelle ou agissant en synergie dans le phénomène de colonisation de plusieurs biomes par les plantes exotiques (Godoy *et al.*, 2011; Lee, 2002) et peuvent améliorer le succès de colonisation vers des milieux ardu et variables. Dans cette étude, il n'est pas possible de distinguer un mécanisme en particulier pour expliquer la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels mesurés. Cependant, *Pilosella* est principalement apomictique et plusieurs populations cytogénétiques distinctes sont reconnues dans l'aire indigène des espèces étudiées au PNG (Mráz *et al.*, 2008; Fehrer *et al.*, 2005). En considérant qu'une fraction du matériel génétique a été transportée au PNG, il se pourrait que les individus de *Pilosella* étudiés soient issus d'une même lignée clonale (e.g. Loomis et Fishman, 2009). Si cela s'avérait être le cas au PNG, nous pourrions considérer qu'une grande part de la variabilité intraspécifique observée chez *P. caespitosa* et *P. officinarum* provient de la plasticité phénotypique puisque les individus seraient très proches génétiquement.

Afin de caractériser le potentiel de colonisation de *Pilosella* au PNG, nous avons utilisé le nombre de fruits produit par individus (pression de propagules) qui est aussi une mesure approximative du fitness. Ce dernier est souvent défini par l'effort reproducteur investi par les individus au cours de leur vie (Hunt et Hodgson, 2010). Certaines autres mesures approximatives du fitness sont aussi intéressantes, mais nécessitent un effort d'échantillonnage bien plus important. Par exemple, le nombre de descendants qui arrivent à se reproduire et le taux de croissance individuel (Hunt et Hodgson, 2010). Cela est sans compter que le fitness est à la base une mesure génétique et que les caractéristiques du fitness peuvent varier dans le temps et selon les conditions environnementales occupées au niveau individuel (Arnold, 1983). Dans le contexte des invasions, la pression de propagules est considérée comme la variable prédictive la plus importante pour mesurer le succès des plantes exotiques dans la colonisation de nouveaux environnements (Cassey *et al.*, 2018). Ainsi, nous considérons que la fécondité par plante, bien qu'elle soit une mesure

approximative du fitness, représente de manière plus juste le potentiel colonisateur d'un individu dans le contexte de l'étude.

CONCLUSION

Cet effort de recherche caractérise un phénomène de colonisation de plantes exotiques dans le plus grand massif montagnard boréal continental du nord-est de l'Amérique du Nord. La sortie récente de l'isolement du PNG en fait un territoire dans lequel les plantes exotiques sont en expansion par le biais de plusieurs facteurs ayant un effet synergique. L'ensemble de ce travail souligne l'importance de l'occupation anthropique d'un territoire et les capacités des plantes exotiques à survivre, se reproduire et se disperser pour arriver dans l'environnement ardu des montagnes de la Gaspésie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander, J.M., C. Kueffer, C.C. Daehler, P.J. Edwards, A. Pauchard, T. Seipel, MIREN Consortium, J. Arévalo, L. Cavieres, H. Dietz, G. Jakobs, K. McDougall, B. Naylor, R. Otto, C.G. Parks, L. Rew et N. Walsh, 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656–661. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013136108>.
- Alexander, J.M., J.J. Lembrechts, L.A. Cavieres, C. Daehler, S. Haider, C. Kueffer, G. Liu, K. McDougall, A. Milbau, A. Pauchard, L.J. Rew et T. Seipel, 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126(2), 89–103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>.
- Alexander, J.M., B. Naylor, M. Poll, P.J. Edwards et H. Dietz, 2009. Plant invasions along mountain roads: The altitudinal amplitude of alien *Asteraceae* forbs in their native and introduced ranges. *Ecography*, 32(2), 334–344. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05605.x>.
- Alvarez, M.A., A.A. Barros, D.P. Vázquez, L. de J. Bonjour, J. Lembrechts, R. Wedegärtner et V. Aschero, 2021. Hiking and livestock favor non-native plants in the high Andes. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-781693/v1>.
- Angelstam, P. et T. Kuuluvainen, 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecological Bulletins*, 51, 117–136. <https://doi.org/10.2307/20113303>.
- Ansari, S. et C.C. Daehler, 2010. Life history variation in a temperate plant invader, *Verbascum thapsus* along a tropical elevational gradient in Hawaii. *Biological Invasions*, 12(12), 4033–4047. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9810-z>.
- Arnold, S.J., 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347–361. <https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347>.
- Averett, J.P., B. McCune, C.G. Parks, B.J. Naylor, T. DelCurto et R. Mata-González, 2016. Non-native plant invasion along elevation and canopy closure gradients in a middle rocky mountain ecosystem. *PLoS ONE*, 11(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147826>.
- Baker, H.G., 1965. Characteristics and Modes of Origin of Weeds. Dans : Baker, H.G. et G.L. Stebbins (édit.). *The genetics of colonizing species: Proceedings of the First International Union of Biological Sciences Symposia on General Biology*, Academic Press, New-York, p. 147–172.

- Balmford, A., J. Beresford, J. Green, R. Naidoo, M. Walpole et A. Manica, 2009. A global perspective on trends in nature-based tourism. *PLoS Biology*, 7(6), e1000144. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000144>.
- Barrett, S.C.H., R.I. Colautti et C.G. Eckert, 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, 17(1), 373–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03503.x>.
- Barros, A., A. Pauchard, J. Lembrechts et L. Rew, 2018. MIREN trail survey protocols. Institute of Integrative Biology, Zurich, 13 p.
- Barros, A. et C.M. Pickering, 2014. Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere. *Mountain Research and Development*, 34(1), 13–26. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00054.1>.
- Becker, T., H. Dietz, R. Billeter, H. Buschmann et P.J. Edwards, 2005. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(3), 173–183. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.09.006>.
- Bélanger, J., M. Desjardins et J.Y. Frenette, 1981. *Histoire de la Gaspésie*. Boréal Express, Montréal et Institut québécois de recherche sur la culture, Québec, 797 p.
- Berendse, F., 1994. Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. *Oikos*, 71(2), 253. <https://doi.org/10.2307/3546273>.
- Blackburn, T.M., P. Pyšek, S. Bacher, J.T. Carlton, R.P. Duncan, V. Jarosík, J.R.U. Wilson et D.M. Richardson, 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>.
- Bonan, G.B., 1992. Processes in the boreal forests: Introduction. Dans : Shugart, H.H., R. Leemans et G.B. Bonan (édit.). *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 9-12.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Dans : Caspary E.W. et J.M. Thoday (édit.). *Advances in genetics* vol. 13, Academic Press, New-York, p. 115–153.
- Bu, H., X. Chen, X. Xu, K. Liu, P. Jia et G. Du, 2007. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai–Tibet Plateau. *Plant Ecology*, 191(1), 127–149. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9221-5>.

- Buckley, R.C., C.M. Pickering et J. Warnken, 1999. Environmental management for alpine tourism and resorts in Australia. Dans : P.M. Godde, M.F. Price et F.M. Zimmermann (édit.). *Tourism and development in mountain regions*, CABI (Centre for Agriculture and Bioscience International), Wallingford, p. 27–45.
- Cadenasso, M.L. et S.T.A. Pickett, 2008. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15(1). <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99309.x>
- Capinha, C., F. Essl, H. Seebens, D. Moser et H.M. Pereira, 2015. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348(6240), 1248–1251. <https://doi.org/10.1126/science.aaa8913>.
- Cassey, P., S. Delean, J.L. Lockwood, J.S. Sadowski et T.M. Blackburn, 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology*, 16(4), e2005987. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005987>.
- Catford, J.A., R. Jansson et C. Nilsson, 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>.
- Catling, P.M. et Z.S. Porebski, 1994. The history of invasion and current status of glossy buckthorn, *Rhamnus frangula*, in southern Ontario. *Canadian Field-Naturalist*, 108(3), 305–310.
- Cavieres, L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez-González et M.A. Molina-Montenegro, 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, 169(1), 59–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01573.x>.
- Cavieres, L.A., C.L. Quiroz et M.A. Molina-Montenegro, 2008. Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: Are there differences between nurses?. *Functional Ecology*, 22(1), 148–156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01338.x>.
- Charbonneau, N.C. et L. Fahrig, 2004. Influence of canopy cover and amount of open habitat in the surrounding landscape on proportion of alien plant species in forest sites. *Écoscience*, 11(3), 278–281. <https://doi.org/10.1080/11956860.2004.11682833>.
- Chevin, L.-M. et R. Lande, 2011. Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7), 1462–1476. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02279.x>.

- Chevin, L.-M. et A.A. Hoffmann, 2017. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723), 20160138. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0138>.
- Chornesky, E.A. et J.M. Randall, 2003. The threat of invasive alien species to biological diversity: Setting a future course. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 67. <https://doi.org/10.2307/3298527>.
- Chytrý, M., V. Jarošík, P. Pyšek, O. Hájek, I. Knollová, L. Tichý et J. Danihelka, 2008. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89(6), 1541–1553. <https://doi.org/10.1890/07-0682.1>.
- Cwynar, L.C. et G.M. MacDonald, 1987. Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history. *The American Naturalist*, 129(3), 463–469. <https://doi.org/10.1086/284651>.
- D'Antonio, C.M., T.I. Dudley et M. Mack, 1999. Disturbance and biological invasions: Direct effects and feedbacks. Dans : Walker, L.R. (édit.). *Ecosystems of Disturbed Ground*, Elsevier, Amsterdam, p. 413–452.
- Davis, M.A., J.P. Grime et K. Thompson, 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>.
- Dickens, S.J.M., F. Gerhardt et S.K. Collinge, 2005. Recreational portage trails as corridors facilitating non-native plant invasions of the Boundary Waters Canoe Area Wilderness (USA). *Conservation Biology*, 19(5), 1653–1657. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00322.x>.
- Dietz, H. et P.J. Edwards, 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, 87(6), 1359–1367. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1359:RTCP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1359:RTCP]2.0.CO;2).
- Dullinger, S., I. Kleinbauer, J. Peterseil, M. Smolik et F. Essl, 2009. Niche-based distribution modelling of an invasive alien plant: Effects of population status, propagule pressure and invasion history. *Biological Invasions*, 11(10), 2401–2414. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9424-5>.
- Dyke, A., 2005. Late Quaternary vegetation history of northern North America based on pollen, macrofossil, and faunal remains. *Géographie Physique et Quaternaire*, 59, 211–262. <https://doi.org/10.7202/014755ar>.
- El-Barougy, R.F., M.A. Dakhil, M. Abdelaal, A. El-Keblawy et L.F. Bersier, 2021. Trait-environment relationships reveal the success of alien plants invasiveness in an urbanized landscape. *Plants*, 10(8), 1519. <https://doi.org/10.3390/plants10081519>.

- Elliott-Fisk, D.L., 1988. The boreal forest. Dans : Barbour, M.G. et W.D. Billings (édit.). North American Terrestrial Vegetation, Cambridge University Press, Cambridge, p. 33–62.
- Fajardo, A. et E.J.B. McIntire, 2011. Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: Facilitation at the intraspecific level. *Journal of Ecology*, 99(2), 642–650. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01771.x>.
- Fehrer, J., R. Simek, A. Krahulcová, F. Krahulec, J. Chrtek, E. Brautigam and S. Brautigam, 2005. Evolution, hybridisation, and clonal distribution of apo-and amphimictic species of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae, Lactuceae) in a Central European Mountain range. Dans : Bakker, F.T., L.W. Chatrou, B. Gravendeel et P.B. Pelser (édit.). Plant Species-Level Systematics, Lubrecht & Cramer, New-York, p. 175–201.
- Foxcroft, L.C., D. Spear, N.J. van Wilgen et M.A. McGeoch, 2019. Assessing the association between pathways of alien plant invaders and their impacts in protected areas. *NeoBiota*, 43, 1–25. <https://doi.org/10.3897/neobiota.43.29644>.
- Fuentes-Lillo, E., J.J. Lembrechts, L.A. Cavieres, A. Jiménez, S. Haider, A. Barros et A. Pauchard, 2021. Anthropogenic factors overrule local abiotic variables in determining non-native plant invasions in mountains. *Biological Invasions*, 23. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02602-8>.
- García-Ramos, G. et M. Kirkpatrick, 1996. Genetic models of adaptation and gene flow in peripheral populations. *Evolution*, 51(1), 21–28. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02384.x>.
- García-Ramos, G. et D. Rodríguez, 2002. Evolutionary speed of species invasions. *Evolution*, 56(4), 661. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2002\)056\[0661:ESOSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2002)056[0661:ESOSI]2.0.CO;2).
- Ghalambor, C.K., J.K. McKay, S.P. Carroll et D.N. Reznick, 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3), 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>.
- Godoy, O., A. Saldaña, N. Fuentes, F. Valladares et E. Gianoli, 2011. Forests are not immune to plant invasions: Phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, 13(7), 1615–1625. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9919-0>.
- Gonzalez, A., B.J. Cardinale, G.R.H. Allington, J. Byrnes, K.A. Endsley, D.G. Brown, D.U. Hooper, F. Isbell, M.I. O'Connor et M. Loreau, 2016. Estimating local biodiversity

- change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology*, 97(8), 1949–1960. <https://doi.org/10.1890/15-1759.1>.
- Grime, J.P., 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties (2^e édition). Wiley, Oxford, 464 p.
- Gilbert, B. et J.M. Levine, 2013. Plant invasions and extinction debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(5), 1744–1749. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212375110>.
- Haas, R., I.C. Stefanescu, A. Garcia-Putnam, M.S. Aldenderfer, M.T. Clementz, M.S. Murphy, C.V. Llave et J.T. Watson, 2017. Humans permanently occupied the Andean highlands by at least 7 ka. *Royal Society Open Science*, 4(6), 170331. <https://doi.org/10.1098/rsos.170331>.
- Haccou, P., M.C. Serra, 2021. Establishment versus population growth in spatio-temporally varying environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1942), 20202009. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2009>.
- Haider, S., J. Alexander, H. Dietz, L. Trepl, P.J. Edwards et C. Kueffer, 2010. The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient. *Biological Invasions*, 12(12), 4003–4018. <http://doi.org/10.1007/s10530-010-9815-7>.
- Hansen, M.J. et A.P. Clevenger, 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation*, 125(2), 249–259. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.03.024>.
- Hendrickson, C., T. Bell, K. Butler et L. Hermanutz, 2005. Disturbance-enabled invasion of *Tussilago farfara* (L) in Gros Morne National Park, Newfoundland: Management implications. *Natural Areas Journal*, 25(3), 263–274. [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2005\)25\[263:DEIOTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2005)25[263:DEIOTF]2.0.CO;2).
- Hobbie, S.E. et F.S. Chapin, 1998. An experimental test of limits to tree establishment in Arctic tundra. *Journal of Ecology*, 86(3), 449–461. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00278.x>.
- Hobbs, R.J., 2000. Land-use changes and invasions. Dans : Mooney, H.A. et R.J. Hobbs (édit.). *Invasive species in a changing world*, Island Press, Washington D.C., p. 55–64
- Howard, T.G., J. Gurevitch, L. Hyatt, M. Carreiro et M. Lerdau, 2004. Forest Invasibility in Communities in Southeastern New York. *Biological Invasions*, 6(4), 393–410. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000041559.67560.7e>.

- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw et C. Messier, 2007. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological Indicators*, 7(1), 195–207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.12.002>.
- Hunt, J. et D. Hodgson, 2010. What is fitness, and how do we measure it. Dans : Westneat, D.F. et C.W. Fox (édit.). *Evolutionary behavioral ecology*, Oxford University Press, Oxford, p. 46–70.
- Hupp, N., L.D. Llambí, L. Ramírez et R.M. Callaway, 2017. Alpine cushion plants have species-specific effects on microhabitat and community structure in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, 28(5), 928–938. <https://doi.org/10.1111/jvs.12553>.
- Jones, M. et L. Willey, 2018. *Eastern Alpine Guide: Natural history and conservation of mountain tundra east of the Rockies*, University Press of New England, Lebanon, 360 p.
- Joshi, S., B.B. Shrestha, L. Shrestha, I. Rashid et S. Adkins, 2022. Plant invasions in mountains. Dans : Clements, D.R., M.K. Upadhyaya, S. Joshi et A. Shrestha (édit.). *Global Plant Invasions*, Springer, Berlin, p. 279–300.
- Kawecki, T.J. et D. Ebert, 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>.
- Knapp, L.B. et C.D. Canham, 2000. Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima*: sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 127(4), 307. <https://doi.org/10.2307/3088649>.
- Knight, K.S., J. Oleksyn, A.M. Jagodzinski, P.B. Reich et M. Kasprowicz, 2008. Overstorey tree species regulate colonization by native and exotic plants: A source of positive relationships between understorey diversity and invasibility. *Diversity and Distributions*, 14(4), 666–675. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00468.x>.
- Körner, C., 2012. *Alpine treelines: Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*, Springer, Bâle, 231 p.
- Körner, C., 2021. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (3^e édition), Springer, Berlin, 500 p.
- Kriticos, D.J., R.W. Sutherst, J.R. Brown, S.W. Adkins et G.F. Maywald, 2003. Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp. *indica* in Australia: Climate change and invasive plants. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 111–124. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00777.x>.

- Larson, C.D., F.W. Pollnac, K. Schmitz et L.J. Rew, 2021. Climate change and microtopography are facilitating the mountain invasion by a non-native perennial plant species. *NeoBiota*, 65, 23–45. <https://doi.org/10.3897/neobiota.65.61673>.
- Lavoie, C., 2017. The impact of invasive knotweed species (*Reynoutria* spp.) on the environment: Review and research perspectives. *Biological Invasions*, 19(8), 2319–2337. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1444-y>.
- Lavoie, C., G. Guay et F. Joerin, 2014. Une liste des plantes vasculaires exotiques nuisibles du Québec: Nouvelle approche pour la sélection des espèces et l'aide à la décision. *Écoscience*, 21(2), 133–156. <https://doi.org/10.2980/21-2-3703>.
- Lázaro-Nogal, A., S. Matesanz, A. Godoy, F. Pérez-Trautman, E. Gianoli et F. Valladares, 2015. Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: Insights into climate change responses. *Journal of Ecology*, 103(2), 338–350. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12372>.
- Lee, C.E., 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in ecology & evolution*, 17(8), 386-391. [10.1016/S0169-5347\(02\)02554-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5).
- Lembrechts, J.J., J. Lenoir, M.A. Nuñez, A. Pauchard, C. Geron, G. Bussé, A. Milbau et I. Nijs, 2018. Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit. *Ecography*, 41(6), 900–909. <https://doi.org/10.1111/ecog.03263>.
- Lembrechts, J.J., A. Milbau et I. Nijs, 2014. Alien roadside species more easily invade alpine than lowland plant communities in a subarctic mountain ecosystem. *PLoS ONE*, 9(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089664>.
- Lembrechts, J.J., A. Pauchard, J. Lenoir, M.A. Nuñez, C. Geron, A. Ven, P. Bravo-Monasterio, E. Teneb, I. Nijs et A. Milbau, 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(49), 14061–14066. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608980113>.
- Lenormand, T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 183–189. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02497-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02497-7).
- Levin, D.A., 2009. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. *New Phytologist*, 183(3), 661–666. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02889.x>.
- Levine, J.M., M. Vilà, C.M. D'Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis et S. Lavorel, 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1517), 775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>.

- Liedtke, R., A. Barros, F. Essl, J.J. Lembrechts, R.E.M. Wedegärtner, A. Pauchard et S. Dullinger, 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions*, 22(3), 1121–1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>.
- Liu, R.-L., Y.-B. Yang, B.R. Lee, G. Liu, W.-G. Zhang, X.-Y. Chen, X.-J. Song, J.-Q. Kang et Z.-H. Zhu, 2021. The dispersal-related traits of an invasive plant *Galinsoga quadriradiata* correlate with elevation during range expansion into mountain ranges. *AoB PLANTS*, 13(3), plab008. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab008>.
- Liu, Y., W. Dawson, D. Prati, E. Haeuser, Y. Feng and M. van Kleunen, 2016. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded?. *Annals of Botany*, 118(7), 1329–1336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>.
- Lockwood, J.L., M.F. Hoopes et M.P. Marchetti, 2013. *Invasion ecology* (2^e édition), Wiley-Blackwell, Chichester, 456 p.
- Lomolino, M.V, 1990. The target area hypothesis: the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos*, 57(3), 297. <https://doi.org/10.2307/3565957>.
- Loomis, E.S. et L. Fishman, 2009. A continent-wide clone: population genetic variation of the invasive plant *Hieracium aurantiacum* (Orange hawkweed; *Asteraceae*) in North America. *International Journal of Plant Sciences*, 170(6), 759–765. <https://doi.org/10.1086/599241>.
- MacArthur, R.H. et E.O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton, 220 p.
- Mack, R.N. et W.M. Lonsdale, 2001. Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for: current introductions of species for aesthetic purposes present the largest single challenge for predicting which plant immigrants will become future pests. *BioScience*, 51(2), 95. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0095:HAGPDG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG]2.0.CO;2).
- Marini, L., A. Bertolli, E. Bona, G. Federici, F. Martini, F. Prosser et R. Bommarco, 2013. Beta-diversity patterns elucidate mechanisms of alien plant invasion in mountains: Beta diversity and alien plant invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 450–460. <https://doi.org/10.1111/geb.12006>.
- Matlack, G.R. et J.R. Schaub, 2011. Long-term persistence and spatial assortment of nonnative plant species in second-growth forests. *Ecography*, 34(4), 649–658. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06654.x>.

McDougall, K., S. Haider, T. Seipel, C. Kueffer et MIREN Consortium, 2009. Spread of non-native plant species into Mountains: now is the time to act. Mountain Forum Bulletin, 9(2), 23–25.

McDougall, K.L., J.M. Alexander, S. Haider, A. Pauchard, N.G. Walsh et C. Kueffer, 2011. Alien flora of mountains: global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions: Alien flora of mountains. Diversity and Distributions, 17(1), 103–111. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00713.x>.

McDougall, K.L., J. Lembrechts, L.J. Rew, S. Haider, L.A. Cavieres, C. Kueffer, A. Milbau, B.J. Naylor, M.A. Nuñez, A. Pauchard, T. Seipel, K.L. Speziale, G.T. Wright et J.M. Alexander, 2018. Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. Biological Invasions, 20(12), 3461–3473. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1787-z>.

Milbau, A., A. Shevtsova, N. Osler, M. Mooshammer et B.J. Graae, 2013. Plant community type and small-scale disturbances, but not altitude, influence the invasibility in subarctic ecosystems. New Phytologist, 197(3), 1002–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.12054>.

Morisset, P. et C. Boutin, 1984. The biosystematic importance of plant plasticity. Dans : Grant, W.F. (édit.). Plant biosystematics, Academic Press, Orlando, p. 293–306.

Mount, A. et C.M. Pickering, 2009. Testing the capacity of clothing to act as a vector for non-native seed in protected areas. Journal of Environmental Management, 91(1), 168–179. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.08.002>.

Mráz, P., B. Šingliarová, T. Urfus and F. Krahulec, 2008. Cytogeography of *Pilosella officinarum* (*Compositae*): altitudinal and longitudinal differences in ploidy level distribution in the Czech Republic and Slovakia and the general pattern in Europe. Annals of Botany, 101(1), 59–71. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm282>.

Müllerová, J., M. Vítková et O. Víték, 2011. The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: Effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. Science of The Total Environment, 409(19), 3839–3849. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.06.056>.

Newfoundland and Labrador Heritage, 2025. Precontact Mi'kmaq Land Use. Disponible en ligne à : <https://www.heritage.nf.ca/articles/indigenous/mikmaq-land-use.php>. [Visité le 2024-01-22].

Olden, J.D., M.E. Douglas et M.R. Douglas, 2005. The human dimensions of biotic homogenization. Conservation Biology, 19(6), 2036–2038. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00288.x>.

- Ovington, J.D, 1954. Studies of the development of woodland conditions under different trees II: The forest floor. *The Journal of Ecology*, 42(1), 71. <https://doi.org/10.2307/2256979>.
- Parendes, L.A. et J.A. Jones, 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews experimental forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14(1), 64–75. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99089.x>.
- Pauchard, A. et P.B. Alaback, 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238–248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00401.x>.
- Pauchard, A., C. Kueffer, H. Dietz, C.C. Daehler, J. Alexander, P.J. Edwards, J.R. Arévalo, L.A. Cavieres, A. Guisan, S. Haider, G. Jakobs, K. McDougall., C.I. Millar, B.J. Naylor, C.G. Parks, L.J. Rew et T. Seipel, 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479–486. <https://doi.org/10.1890/080072>.
- Petryna, L., M. Moora, C.O. Nuñes, J.J. Cantero et M. Zobel, 2002. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 195–202. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00549.x>.
- Pini, R., C. Ravazzi, L. Raiteri, A. Guerreschi, L. Castellano et R. Comolli, 2017. From pristine forests to high-altitude pastures: an ecological approach to prehistoric human impact on vegetation and landscapes in the western Italian Alps. *Journal of Ecology*, 105(6), 1580–1597. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12767>.
- Pyšek, P., V. Jarošík, J. Pergl et J. Wild, 2011. Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(2), 439–440. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017682108>.
- Pyšek, P., P.E. Hulme, D. Simberloff, S. Bacher, T.M. Blackburn, J.T. Carlton, W. Dawson, F. Essl, L.C. Foxcroft, P. Genovesi, J.M. Jeschke, I. Kühn, A.M. Liebhold, N.E. Mandrak, L.A. Meyerson, A. Pauchard, J. Pergl, H.E. Roy, H. Seebens, ... et D.M. Richardson, 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>.
- Pyšek, P., J. Pergl, F. Essl, B. Lenzner, W. Dawson, H. Kreft, P. Weigelt, M. Winter, J. Kartesz, M. Nishino, L.A. Antonova, J.F. Barcelona, F.J. Cabesaz, D. Cárdenas, J. Cárdenas-Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, S. Dullinger, ... et M. van Kleunen, 2017. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic

and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia*, 89(3), 203–274. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.203>.

Reich, P.B. et P. Bolstad, 2001. Productivity of evergreen and deciduous temperate forests. Dans : Roy, J., B. Saugier et H.A. Mooney (édit.). *Terrestrial Global Productivity*, Academic Press, San Diego, p. 245–283.

Rejmánek, M., 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 5(25), 497–506. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2000.01004.x>.

Resler, L.M, 2006. Geomorphic Controls of Spatial Pattern and Process at Alpine Treeline. *The Professional Geographer*, 58(2), 124–138. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9272.2006.00520.x>.

Rewicz, A., M. Rewers, I. Jędrzejczyk, T. Rewicz, J. Kołodziejek et A. Jakubska-Busse, 2018. Morphology and genome size of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (*Orchidaceae*) growing in anthropogenic and natural habitats. *PeerJ*, 2018(12), 1–20. <https://doi.org/10.7717/peerj.5992>.

Richards, C.L., O. Bossdorf, N.Z. Muth, J. Gurevitch et M. Pigliucci, 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8), 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>.

Richardson, D.M., P. Pyšek et J.T. Carlton, 2011. A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. Dans : Richardson, D.M. (édit.). *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*, Wiley-Blackwell, Chichester, p. 409–420.

Rissanen, K., M.-O. Martin-Guay, A.-S. Riopel-Bouvier et A. Paquette, 2019. Light interception in experimental forests affected by tree diversity and structural complexity of dominant canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 278, 107655. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107655>.

Robertson, D.J., M.C. Robertson et T. Tague, 1994. Colonization dynamics of four exotic plants in a northern Piedmont natural area. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121(2), 107. <https://doi.org/10.2307/2997162>.

Rooney, T.P., S.M. Wiegmann, D.A. Rogers et D.M. Waller, 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18(3), 787–798. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00515.x>.

Rose, M. et L. Hermanutz, 2004. Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas. *Oecologia*, 139(3), 467–477. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1527-1>.

- Rosenzweig, M.L, 2001. The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity?. *Evolutionary Ecology Research*, 3(3), 361–367. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00010-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00010-0).
- Sakai, A.K., F.W. Allendorf, J.S. Holt, D.M. Lodge, J. Molofsky, K.A. With, S. Baughman, R.J. Cabin, J.E. Cohen, N.C. Ellstrand, D.E. McCauley, P. O’Neil, I.M. Parker, J.N. Thompson et S.G. Weller, 2001. The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305–332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>.
- Sax, D.F. et J.H. Brown, 2000. The paradox of invasion: The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9(5), 363–371. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00217.x>.
- Schreiner, E.G, 1982. The role of non-indigenous species in plant succession following human disturbance in an alpine area of Olympic National Park, Washington. Thèse de doctorat, University of Washington, Seattle, 132 p.
- Seebens, H., T.M. Blackburn, E.E. Dyer, P. Genovesi, P.E. Hulme, J.M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, G. Brundu, C. Capinha, L. Celesti-Grapow, W. Dawson, S. Dullinger, N. Fuentes, H. Jäger, ... et F. Essl, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>.
- Sexton, J.P., J.K. Mckay et A. Sala, 2002. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications*, 12(6), 1652–1660.
- Shigesada, N. et K. Kawasaki, 1997. Biological invasions: theory and practice. Oxford University Press, Oxford, 218 p.
- Shine, R., G.P. Brown et B.L. Phillips, 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14), 5708–5711. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108>.
- Shugart, H.H., R. Leemans et G.B. Bonan, 1992. A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge, 580 p.
- Simberloff, D, 2000. Global climate change and introduced species in United States forests. *Science of The Total Environment*, 262(3), 253–261. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00527-1](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00527-1).
- Skellam, J.G, 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38(1/2), 196–218.

- Spellman, K.V., C.P.H. Mulder et T.N. Hollingsworth, 2014. Susceptibility of burned black spruce (*Picea mariana*) forests to non-native plant invasions in interior Alaska. *Biological Invasions*, 16(9), 1879–1895. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0633-6>.
- Stenberg, P., T. Kuuluvainen, S. Kellomäki, J.C. Grace, E.J. Jokela et H.L. Gholz, 1994. Crown structure, light interception and productivity of pine trees and stands. *Ecological Bulletins*, 43, 20–34.
- Steyn, C., M. Greve, M.P. Robertson, J.M. Kalwij et P.C. le Roux, 2017. Alien plant species that invade high elevations are generalists: support for the directional ecological filtering hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, 28(2), 337–346. <https://doi.org/10.1111/jvs.12477>.
- Stöcklin, J. et E. Winkler, 2004. Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: a simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evolutionary Ecology*, 18(5–6), 563–584. <https://doi.org/10.1007/s10682-004-5144-6>.
- Sultan, S.E. et H.G. Spencer, 2002. Metapopulation Structure Favors Plasticity over Local Adaptation. *The American Naturalist*, 160(2), 271–283. <https://doi.org/10.1086/341015>.
- Theoharides, K.A. et J.S. Dukes, 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176(2), 256–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>.
- Timothy, D.J. et S.W. Boyd, 2014. Tourism and Trails: Cultural, Ecological and Management Issues. <https://doi.org/10.21832/9781845414795>.
- van Kleunen, M., W. Dawson et N. Maurel, 2015. Characteristics of successful alien plants. *Molecular Ecology*, 24(9), 1954–1968. <https://doi.org/10.1111/mec.13013>.
- Vellend, M., L. Baeten, I.H. Myers-Smith, S.C. Elmendorf, R. Beauséjour, C.D. Brown, P. De Frenne, K. Verheyen et S. Wipf, 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(48), 19456–19459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1312779110>.
- Vermeij, G.J, 1996. An agenda for invasion biology. *Biological Conservation*, 78(1–2), 3–9. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00013-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00013-4).
- Vitousek, P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope et R. Westbrooks, 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468–478.

- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco et J.M. Melillo, 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>.
- von Scheffer, C., A. Lange, F. De Vleeschouwer, J. Schrautzer et I. Unkel, 2019. 6200 years of human activities and environmental change in the northern central Alps. *E&G Quaternary Science Journal*, 68(1), 13–28. <https://doi.org/10.5194/egqsj-68-13-2019>.
- Vorstenbosch, T., F. Essl et B. Lenzner, 2020. An uphill battle? The elevational distribution of alien plant species along rivers and roads in the Austrian Alps. *NeoBiota*, 63, 1–24. <https://doi.org/10.3897/neobiota.63.55096>.
- Walker, X.J., M.D. Frey, A.J. Conway, M. Jean et J.F. Johnstone, 2017. Impacts of fire on non-native plant recruitment in black spruce forests of interior Alaska. *PLOS ONE*, 12(2), e0171599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171599>.
- Weber, M.G. et K. van Cleve, 2005. The boreal forests of North America. Dans : Andersson, F.A. (édit.). *Ecosystems of the World: Coniferous Forests*, Elsevier, Amsterdam, p. 101–130.
- With, K.A, 2002. Using percolation theory to assess landscape connectivity and effects of habitat fragmentation. Dans : Gutzwiller, K.J. (édit.). *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*, Springer, New-York, p. 105–130.
- Wonham, M, 2006. Species Invasions. Dans : Groom, M.J., G.K. Meffe et R. Carroll (édit.). *Principles of Conservation Biology (3^e edition)*, Sinauer Associates, Sunderland, 779 p.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, ... et R. Villar, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>.
- Yang, Q., P. Weigelt, T.S. Fristoe, Z. Zhang, H. Kreft, A. Stein, H. Seebens, W. Dawson, F. Essl, C. König, B. Lenzner, J. Pergl, R. Pouteau, P. Pyšek, M. Winter, A.L. Ebel, N. Fuentes, E.L.H Giehl, J. Kartesz, ... et M. van Kleunen, 2021. The global loss of floristic uniqueness. *Nature Communications*, 12(1), 7290. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27603-y>.
- Yang, X., J.J. Witcosky et D.R. Miller, 1999. Vertical Overstory Canopy Architecture of Temperate Deciduous Hardwood Forests in the Eastern United States. *Forest Science*, 45(3), 349–358. <https://doi.org/10.1093/forestscience/45.3.349>.

Yang, Y.-B., G. Liu, X. Shi, W.-G. Zhang, X.-W. Cai, Z.-L. Ren, N.-H. Yao, Z.-H. Zhu et H. Nie, 2018. Where will Invasive Plants Colonize in Response to Climate Change: Predicting the Invasion of *Galinsoga quadriradiata* in China. International Journal of Environmental Research, 12(6), 929–938. <https://doi.org/10.1007/s41742-018-0146-3>.

