

## Chapitre 4

# La végétation : gradients

DANIEL R. CAMPBELL ET LINE ROCHEFORT

Un gradient de végétation peut être défini comme un changement dans l'abondance, la composition ou la croissance d'espèces, ou de communautés végétales, en fonction de l'espace ou d'un autre gradient physique, chimique ou biologique. Une des raisons expliquant le grand intérêt de l'étude des gradients de végétation des tourbières tient à leur expression claire sur le terrain. Cet intérêt se poursuit depuis plus d'un siècle et on trouve une abondante littérature sur le sujet (Sjörs, 1948; 1952; 1963; Du Rietz, 1949; Malmer, 1962; 1985; Gauthier & Grandtner, 1975; Vitt, Achuff & Andrus, 1975; Vitt, Crum & Snider, 1975; Vitt & Slack, 1975; Slack, Vitt & Horton, 1980; Damman & Dowhan, 1981; Glaser *et al.*, 1981; Damman, 1986; Damman & French, 1987; Vitt & Chee 1990; Gorham & Janssens, 1992; Bridgham *et al.*, 1996; Wheeler & Proctor, 2000). Ainsi, Sjörs (1948), dans un ouvrage fondamental sur l'écologie des tourbières de Suède, a décrit trois gradients de végétation importants. Malmer (1986) en a ajouté un quatrième. Ces gradients s'expriment le long d'une échelle spatiale croissante.

- 1) Un gradient microtopographique entre les buttes (*hummocks*) et les dépressions (*hollows*);
- 2) un gradient entre le centre (*mire expanse*) et les bordures d'une tourbière (*mire margin*);
- 3) un gradient variant de «riche» à «pauvre» en espèces indicatrices de minérotrophie, entre les tourbières ombrotrophes et les tourbières minérotrophes;
- 4) un gradient climatique entre les régions biogéographiques où se trouvent les tourbières ombrotrophes.

L'un des buts de l'écologie des tourbières, outre de décrire ces gradients de végétation, vise à les expliquer en fonction de facteurs de contrôle appelés gradients fondamentaux. Par exemple, pourquoi les espèces changent-elles le long d'un gradient topographique? Existe-t-il un gradient sous-jacent de fertilité, de disponibilité des minéraux ou de l'eau entre ces éléments microtopographiques? La connaissance des gradients fondamentaux responsables des gradients d'espèces représente l'un des défis les plus intéressants de l'écologie des tourbières; il s'agit néanmoins d'un défi de taille.

L'étude des niches écologiques des espèces de tourbières constitue une approche parallèle à l'écologie, appelée autécologie. Le but n'est plus d'étudier les gradients eux-mêmes, mais plutôt de décrire la répartition d'une espèce le long des multiples gradients. Le concept de la niche est connu depuis longtemps en écologie; le limnologue Hutchinson (1957) fut le premier à définir ce concept moderne. Il définit la niche comme l'espace qu'une espèce occupe le long de plusieurs gradients physiques, chimiques ou biologiques. La niche fondamentale correspond à tout espace multidimensionnel pouvant être occupé par une espèce. La niche réalisée ou la niche de l'habitat est l'espace multidimensionnel effectivement occupé par cette espèce (Smith, 1990). Elle est plus petite que la niche fondamentale et elle est déterminée par les interactions de l'espèce avec les autres espèces qui occupent une partie de cet espace.

L'espace occupé par une espèce, le long des différents gradients, peut également changer en fonction de son cycle vital. Par exemple, la niche propice à l'établissement d'une plantule peut s'avérer beaucoup plus petite que la niche d'une plante adulte, ou même être fort différente. On parle donc de niche de régénération pour définir un tel type de niche à ce moment critique du cycle vital d'une plante (Grubb, 1977). Jusqu'à tout récemment, la plupart des études sur les sphaignes ont examiné les niches réalisées mais ont peu porté sur les niches fondamentales ou les niches de régénération.

À la lumière des données les plus récentes, ce chapitre abordera l'analyse des trois premiers gradients de végétation décrits plus haut. Le dernier, le gradient climatique entre régions biogéographiques, est présenté au chapitre 2. Le présent chapitre constitue essentiellement une revue de littérature sur les gradients de végétation des sphaignes et sur les gradients fondamentaux qui les influencent. Comme les tourbières du Québec-Labrador possèdent une végétation de surface représentative des tourbières boréales de l'Amérique du Nord, à l'est des Rocheuses, les explications concernant les différents gradients de végétation se réfèrent surtout à des travaux nord-américains.

#### **DIFFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ENTRE BRYOPHYTES ET PLANTES VASCULAIRES**

D'entrée de jeu, il est important de souligner quelques différences entre l'écologie des bryophytes et celle des plantes vasculaires des tourbières. En raison de leurs particularités structurales, ces deux groupes de plantes ont des moyens d'alimentation différents, ce qui influence leur distribution le long des divers gradients écologiques.

Les sphaignes et les autres bryophytes sont poikilohydriques, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas de tissus vasculaires aidant au transport de l'eau et des éléments nutritifs (Clymo & Hayward, 1982). Certains mécanismes existent chez les sphaignes pour augmenter leur contenu en eau et aider au transport des éléments nutritifs; ce transport est toutefois négligeable en comparaison avec celui des plantes vasculaires (Hayward & Clymo, 1982; Rydin, 1985; Rydin & Clymo, 1989; voir la section gradient hydrique ci-dessous). De façon générale, l'eau qui entoure les parties en croissance des bryophytes (capitula chez les sphaignes) alimente également ces plantes en éléments nutritifs. Dans les tourbières ombrotrophes, les bryophytes reçoivent ces éléments seulement des précipitations. Dans les tourbières minérotrophes, les bryophytes peuvent en obtenir également des eaux d'écoulement de surface ou souterraines. Malgré le fait qu'elles ne possèdent pas de système vasculaire, les sphaignes peuvent récupérer les éléments nutritifs très efficacement, grâce à leur forte capacité d'échange ionique (Clymo, 1963; Glime, Wetzel & Kennedy, 1982). Les sphaignes et les autres bryophytes forment donc un tapis vivant relativement efficace pour capter les éléments nutritifs en surface (figure 4.1).

Les plantes vasculaires possèdent, pour leur part, un système vasculaire bien développé. Les racines sont les organes par lesquels la plante obtient la majeure partie de l'eau et des éléments nutritifs nécessaires à sa survie; elles servent aussi de barrière à plusieurs éléments toxiques ou pathogènes. Les racines sont efficaces pour puiser des ressources à des distances éloignées des parties chlorophylliennes de la plante. Dans les tourbières, plusieurs espèces ont un système racinaire beaucoup plus étendu que le système aérien, comme par exemple, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum groenlandicum* Oeder, *Carex limosa* L. et *Sarracenia purpurea* L. (Sjörs, 1991; Malmer, Svensson & Wallén, 1994). De plus, un certain nombre d'espèces

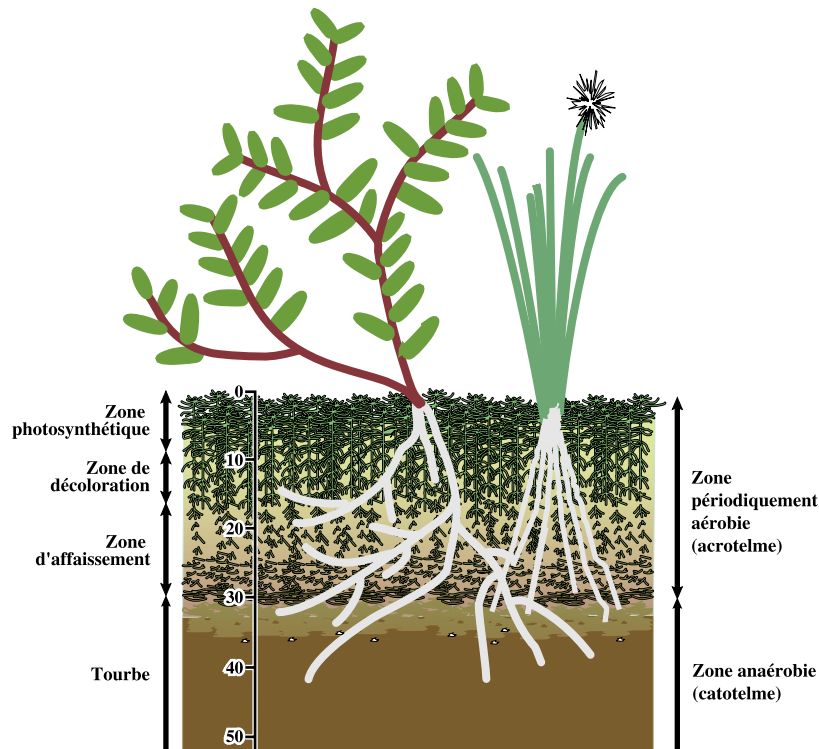


FIGURE 4.1. Schéma d'une coupe transversale du sol à la surface d'une tourbière illustrant la différence de stratégie nutritionnelle entre les sphagnes et les plantes vasculaires. Les sphagnes se situent au-dessus des racines des plantes vasculaires; elles peuvent ainsi capter en premier les éléments nutritifs provenant des précipitations, puisque que les sphagnes absorbent l'eau et les éléments nutritifs directement à partir de leurs feuilles.

(par exemple, *Rubus chamaemorus* L., *Menyanthes trifoliata* L. et *Carex lasiocarpa* Ehrh.) possèdent des adaptations morphologiques ou physiologiques qui leur permettent de pénétrer dans la tourbe anaérobie (catotelme) pour y récupérer des éléments nutritifs (Malmer, Svensson & Wallén, 1994). Ainsi, la stratégie permettant d'acquérir les éléments nutritifs diffère chez la plupart des plantes vasculaires. Elles puisent ces éléments soit de la surface où elles sont en compétition avec les sphagnes, soit des zones plus profondes de la tourbe (figure 4.1).

#### LE GRADIENT BUTTE-DÉPRESSION

À une échelle microtopographique de quelques mètres de longueur et de 40 à 80 cm de hauteur, les sphagnes, les bryophytes et les plantes vasculaires se succèdent entre les buttes et les dépressions. Ce gradient est généralement décrit en fonction de la répartition des sphagnes ou des mousses (Vitt, Crum & Snider, 1975; Hayward & Clymo, 1982; Andrus, Wagner & Titus, 1983; Gauthier, 1988); toutefois, les plantes vasculaires peuvent également suivre un tel gradient (Gauthier, 1980; Damman & Dowhan, 1981; Clymo & Hayward, 1982). La plupart des études du gradient microtopographique ont été effectuées dans des tourbières ombrotrophes, bien que ce gradient de végétation existe aussi dans les tourbières minérotrophes (Vitt, 1990). Chez ces dernières, le gradient de végétation est plus difficile à étudier en raison de la superposition d'un autre gradient, celui de l'ombrotrophie-minérotrophie, entre les buttes et les dépressions.

Au Québec, dans les tourbières ombrotrophes, les sphaignes des buttes font souvent partie du groupe *Acutifolia*, comme *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. et *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. Les dépressions sont généralement colonisées par des espèces du groupe *Cuspidata*, comme *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. pulchrum* (Lindb. ex Braithw.), *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. et *S. majus* (Russow) C. Jens. Les espèces paraissent plutôt fidèles à leur habitat le long de ce gradient. Toutefois, certaines espèces, comme *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russ.), *S. rubellum* Wils. et *S. magellanicum* Brid., montrent une assez grande amplitude écologique (figure 4.2). Chez les autres bryophytes, des espèces telles que *Polytrichum strictum* Brid., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum undulatum* Brid., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. et *Aulacomnium palustre* (Hedw. Schwaegr.) sont fréquentes sur les buttes alors que *Warnstorfia fluitans* var *fluitans* (Heds.) Loeske et *Cladopodiella fluitans* (Nees) Joerg. occupent les dépressions. Chez les plantes vasculaires les plus typiques des tourbières à sphaignes, on notera *Rubus chamaemorus*, *Kalmia angustifolia* L. et *Ledum groenlandicum* sur les buttes. Les dépressions se caractérisent par la présence de *Andromeda glaucophylla* Link., *Carex oligosperma* Michx., *Eriophorum virginicum* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Carex limosa* et *Utricularia cornuta* Michx.

Dans les tourbières minérotrophes, les bryophytes de dépressions sont plus diversifiées : *Sphagnum jensenii* H. Lindb., *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst., *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. et *Warnstorfia exannulata* (Schimp. in B.S.G.) Loeske. Sur les buttes, on trouve généralement *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Sphagnum warnstorffii* Russow ou *S. fuscum*. En position intermédiaire, on pourra observer *Sphagnum papillosum* Lindb., *S. subsecundum* Nees in Sturm,

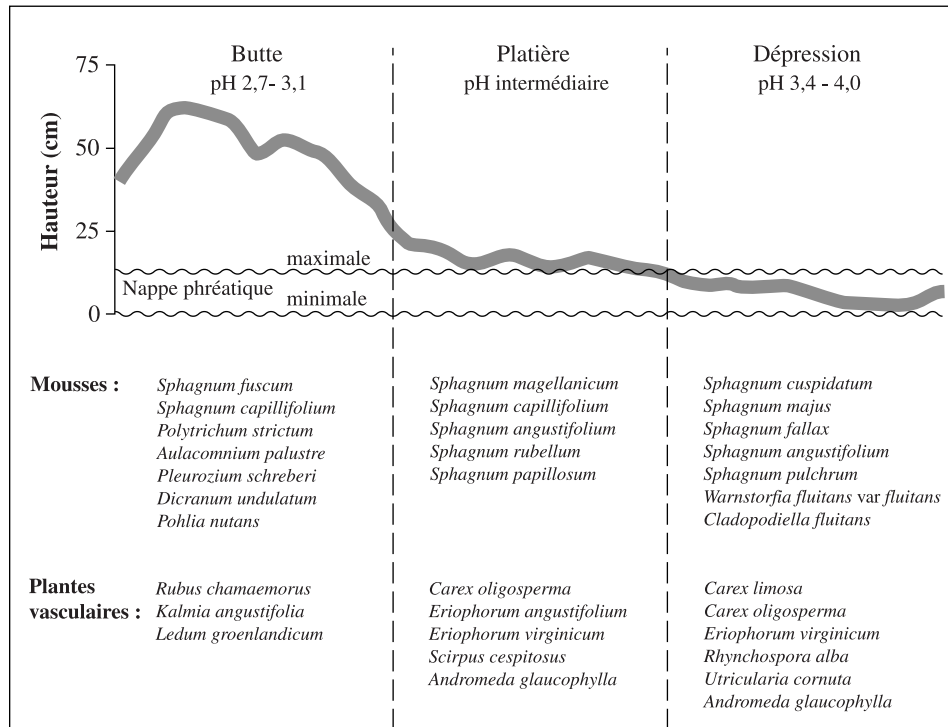


FIGURE 4.2. Gradient butte-dépression présentant les espèces typiques de l'Est du Canada dans une tourbière ombrotrophe et le pH moyen des communautés. Les espèces sont classées selon leur occurrence typique.

*S. teres* (Schimp.) Ångstr. in Hartm., *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens. ou *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske. En ce qui concerne les plantes vasculaires, les dépressions sont occupées par *Menyanthes trifoliata*, *Scirpus cespitosus* L., *Carex rostrata* Stoke, *C. lasiocarpa* ou *C. aquatilis* Wahlenb. (Couillard & Grondin 1986; L. Rochefort, données non publiées). Sur les lanières des tourbières réticulées on pourra noter *Carex exilis* Dewey et *Scirpus cespitosus*. Il est à noter que les espèces mentionnées ci-haut ne servent pas à décrire des communautés; elles ne sont présentées qu'à titre d'exemples d'espèces réparties le long du gradient butte-dépression.

Les prochaines sections discuteront presque exclusivement du gradient des espèces de sphaignes entre les buttes et les dépressions des tourbières ombrotrophes et minérotrophes pauvres, ainsi que des facteurs qui influencent ce gradient, puisque c'est ce groupe taxonomique qui a été le plus étudié dans les tourbières.

### Gradient hydrique

La nappe phréatique ne suit pas la microtopographie, de sorte qu'il existe une grande différence d'humidité entre les dépressions et les buttes (Andrus, Wagner & Titus, 1983). Un gradient de végétation existe le long du gradient butte-dépression; il reflète entre autres la position des plantes par rapport à la nappe phréatique. La niche réalisée des espèces de sphaignes est souvent définie en fonction d'un gradient topographique au-dessus de la nappe phréatique (Clymo & Hayward, 1982; Gignac, 1992). En effet, il semble que la position de la nappe phréatique joue un rôle important dans la répartition des espèces.

Tel que mentionné plus haut, les sphaignes n'ont pas de système vasculaire développé, ce qui laisse croire que les sphaignes des buttes ont une grande capacité de rétention d'eau et une tolérance plus élevée à la dessiccation que les sphaignes des dépressions. Le phénomène est en fait beaucoup plus complexe. Plusieurs études ont montré que la tolérance à la dessiccation des tiges individuelles des sphaignes de buttes et de dépressions ne suit pas ou suit plutôt l'inverse de cette prédiction (Wagner & Titus, 1984; Rydin & McDonald, 1985a; Sagot & Rochefort, 1996). Ainsi, un plant de *Sphagnum fallax*, une espèce généralement associée aux dépressions, est plus tolérant à la dessiccation qu'un plant de *Sphagnum capillifolium*, une espèce de buttes (figure 4.2; Wagner & Titus, 1984). Il est à noter que la tolérance à la dessiccation est ici définie comme la capacité d'une plante à retourner à ses fonctions physiologiques normales après une période plus ou moins prolongée de dessiccation. Par ailleurs, la résistance à la dessiccation est la capacité de rétention en eau des plantes.

Ces observations contrastent avec celles faites sur le terrain, où les communautés de sphaignes de buttes restent plus humides que les communautés de dépressions lors des périodes de sécheresse (Wagner & Titus, 1984, Rydin & MacDonald, 1985a). Le mode de croissance des sphaignes en colonies apporte un éclaircissement à cet égard. En colonie, les espèces des buttes sont beaucoup plus efficaces pour conserver l'eau que les espèces des dépressions (Hayward & Clymo, 1982; Titus & Wagner, 1984), donc plus résistantes à la dessiccation. Par exemple, les plants de *Sphagnum capillifolium*, une espèce de buttes, sont très rapprochés et les colonies sont beaucoup plus denses que chez *Sphagnum papillosum*, une espèce qui pousse près de la nappe phréatique (Hayward & Clymo, 1982). Les espaces plus petits entre les individus favorisent la conservation de l'eau dans les colonies. Des expériences ont même montré qu'une tige d'une espèce de dépression, croissant à travers des tiges d'une espèce de butte, augmente sa résistance à la sécheresse par rapport à une tige de dépression croissant dans son habitat typique

(Rydin, 1993). Il existe également des différences structurales, entre les espèces de sphaignes, qui affectent l'efficacité de transport. Par exemple, *Sphagnum capillifolium* a un plus grand réseau de branches pendantes que *Sphagnum papillosum*, permettant un meilleur transport de l'eau par capillarité et favorisant d'autant plus sa survie en conditions sèches (Hayward & Clymo, 1982). Par ces mécanismes, les espèces de butte peuvent occuper des positions topographiques plus élevées que les espèces de dépression (Titus & Wagner, 1984; Rydin, 1985).

#### *Interaction entre le gradient hydrique et la compétition*

Étant donné qu'il existe une différence entre la capacité des espèces à croître au-dessus de la nappe phréatique, plusieurs chercheurs se sont demandé si ce gradient illustre une situation de compétition chez les sphaignes (Andrus, Wagner & Titus, 1983; Rydin & McDonald, 1985b; Rydin, 1986; 1993; Li & Glime, 1991). En effet, on pourrait croire que les espèces des buttes possèdent une niche fondamentale plus étendue que les espèces des dépressions, ce qui leur permettrait de coloniser non seulement les buttes sèches mais également les dépressions plus humides. Elles occuperaient surtout les buttes, à cause des pressions de compétition par les autres espèces de dépressions. Des études de transplantation, échelonnées sur une période de plus de 10 ans, ont montré que les plantes adultes des espèces des buttes peuvent survivre dans les dépressions et même croître mieux que dans leur habitat naturel. Par ailleurs, les espèces des dépressions ont un taux de croissance plus faible ou ne survivent pas sur les buttes, à cause de conditions physiques hostiles reliées à l'assèchement (Rydin, 1993). Aucun phénomène de compétition, du moins relié à l'habitat ou au niveau de la nappe phréatique, n'a été identifié de façon certaine selon ces travaux (Rydin, 1993). Une étude suggère même qu'il pourrait exister des relations de mutualisme entre certaines espèces de sphaignes (Li, Glime & Liao, 1992).

On commence tout juste à prendre conscience de l'existence d'interactions compétitives entre les espèces de sphaignes. Comme les études de répartition des sphaignes ont surtout été effectuées en analysant les niches d'habitat (plantes adultes), il serait plus prudent à l'avenir d'inclure les interactions de compétition à différents stades du cycle vital (production des spores, germination des spores, production de plantes adultes à partir de protonèmes ou de diaspores végétales), afin de mieux comprendre la répartition des espèces le long du gradient microtopographique.

#### **Gradient de pH et d'éléments nutritifs**

D'autres gradients importants permettent d'expliquer la répartition des espèces le long du gradient butte-dépression. Vitt, Crum et Snider (1975) ont décrit une baisse de pH de 4,0 à 2,7 entre les dépressions et les buttes (figure 4.2). Damman (1978), lors d'une étude réalisée en Suède, a trouvé que les concentrations en surface de la plupart des éléments nutritifs et des minéraux sont plus fortes dans les dépressions que sur les buttes. En effet, même si les sphaignes de buttes ne dépendent pas seulement des précipitations pour l'apport en nutriments, certains éléments comme l'azote, le phosphore et le potassium peuvent être recyclés jusque dans la partie supérieure des sphaignes; les concentrations en azote et en phosphore peuvent être deux à trois fois plus élevées dans les dépressions. Dans un écosystème pauvre en éléments nutritifs (oligotrophe), comme celui des tourbières, ces différences peuvent devenir importantes dans le contrôle des relations de production et de décomposition le long du gradient, ainsi que pour la répartition des espèces.

### Gradient de production et de décomposition

Les différences de décomposition entre les buttes et les dépressions s'avèrent déterminantes pour le maintien du gradient microtopographique. En effet, un fort gradient d'oxydation et de réduction existe entre les buttes et les dépressions. Les buttes sont presque toujours sous l'influence de conditions aérobies, tandis que les dépressions sont souvent inondées, donc plus souvent en conditions anaérobies (Damman, 1978; Johnson & Damman, 1991). On serait donc tenté de croire que dans les buttes, les processus de décomposition aérobies amènent une dégradation des tiges de sphaignes beaucoup plus rapide que dans les dépressions. Toutefois, dans une étude se distinguant par sa simplicité, Johnson et Damman (1991) ont évalué la différence de décomposition entre *Sphagnum fuscum*, une espèce typique des buttes, et *S. cuspidatum*, une espèce typique des dépressions. *Sphagnum fuscum* a un taux de décomposition beaucoup plus lent que *Sphagnum cuspidatum*; cette différence, telle qu'observée lors de l'incubation de tissus végétaux dans des sacs de décomposition sur les buttes et dans les dépressions, se maintient indépendamment des microhabitats et des conditions d'oxydation. Le taux de décomposition dépend de la structure des tissus végétaux de l'espèce et n'est affecté que de façon secondaire par l'environnement. Un gradient de décomposition influencé par la composition en espèces du tapis végétal existe donc le long du gradient butte-dépression. C'est pourquoi il est vraisemblable que la différence de décomposition entre les espèces des buttes et des dépressions puisse initier et ensuite maintenir le gradient microtopographique. Ainsi, la microtopographie particulière des tourbières ne dépendrait pas nécessairement d'un phénomène cyclique de formation et de dégradation de buttes (Moore, 1991).

### GRADIENT DU CENTRE AUX BORDURES D'UNE TOURBIÈRE

Il existe un gradient écologique entre le centre et les bordures d'une tourbière. Les études concernant ce gradient ne sont pas nombreuses. Il n'est pas observé dans toutes les tourbières ombrotrophes, mais il existe dans plusieurs régions. C'est surtout le patron de répartition des arbres et des arbustes qui révèle ce gradient. En s'approchant des bordures d'une tourbière, le nombre et la taille des arbres (par exemple, les épinettes et les mélèzes) augmentent, ce qui peut entraîner la formation d'une lisière forestière près de la marge de la tourbière (Gauthier & Grandtner, 1975; Damman & Dowhan, 1981; Bubier, 1991). On note également une plus grande dominance des espèces arbustives (par exemple, *Nemopanthus mucronatus* (L.) Loes. et *Viburnum cassinoides* L.). La topographie diffère aussi dans les lisières forestières, selon les types de tourbières (tourbière bombée, tourbière à plateau palsique). Le lagg, un écotone à caractère variable mais habituellement riche en espèces, peut aussi exister entre la lisière forestière et le sol minéral adjacent à la tourbière (Sjörs, 1948; Damman & Dowhan, 1981; figure 4.3).

Le gradient du centre aux bordures est moins évident à définir que les gradients décrits précédemment; il semble redevable aux conditions hydrologiques et hydrogéologiques de la tourbière. La nappe phréatique est, en moyenne, plus basse et fluctue davantage près des bordures de la tourbière, à cause du changement de topographie (Damman & Dowhan, 1981; Bubier, 1991; figure 4.3). Il est à noter que dans les tourbières ombrotrophes, la nappe phréatique locale épouse le profil bombé du terrain (Ingram, 1983). Les bordures ont ainsi une couche aérobie (acrotelme) plus épaisse que celle du centre de la tourbière. Les arbres et plusieurs autres espèces ligneuses et herbacées ne possèdent pas d'adaptation leur permettant de

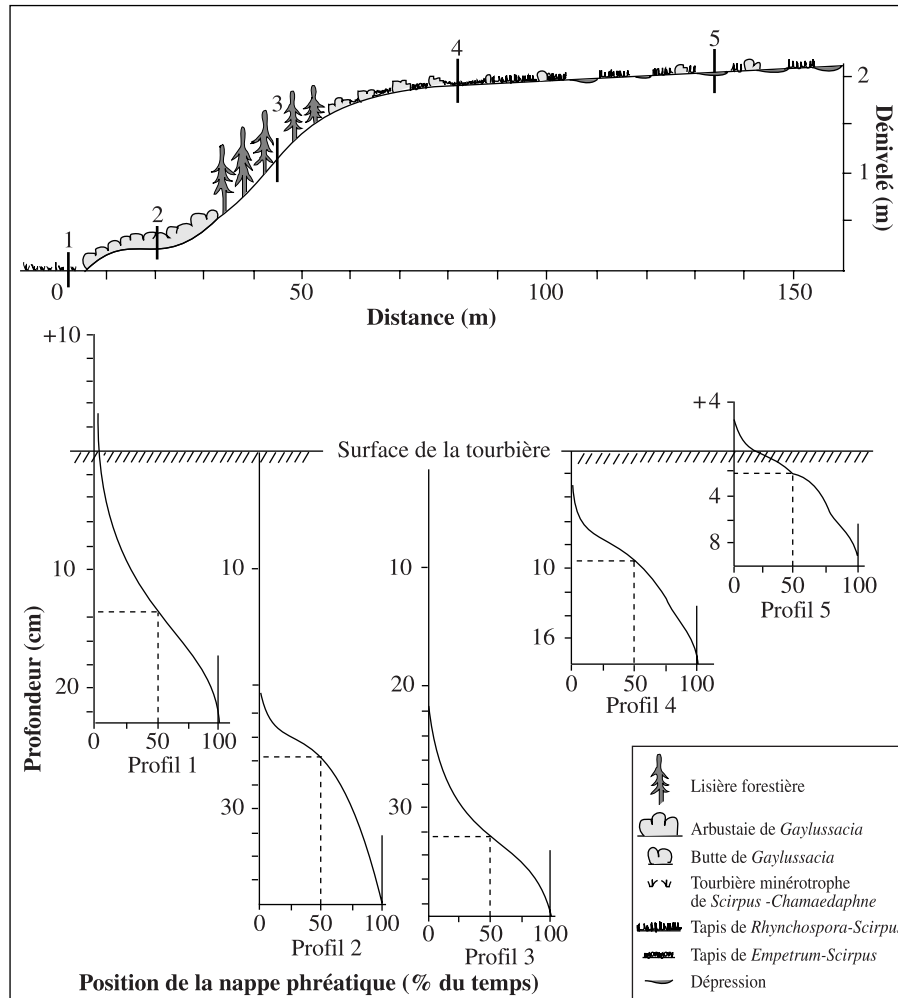


FIGURE 4.3. Gradient du centre aux bordures d'une tourbière en plateau et des changements de la nappe phréatique de la mi-juin à la mi-août entre le centre et la bordure en fonction des communautés végétales (modifié de Damman & Dowhan, 1981).

tolérer une submersion prolongée. La croissance de ces plantes est donc favorisée dans la couche aérobie plus profonde des bordures, ce qui peut faciliter la formation d'une zone forestière. Le développement de la végétation des bordures bénéficie aussi d'un enrichissement en minéraux et en éléments nutritifs de l'eau en provenance du centre de la tourbière (Ingram, 1967; Damman & Dowhan, 1981).

À la lisière de la forêt, la composition du tapis de bryophytes change (Damman & Dowhan, 1981). Des espèces forestières remplacent les espèces de milieux ouverts. Le plus important facteur déterminant la répartition des sphaignes le long de ce gradient serait alors la lumière. Les espèces de sphaignes n'ont pas toutes les mêmes exigences à cet égard (Gignac, 1992); leurs niches peuvent donc être définies le long d'un gradient de luminosité. Les bosquets, les grands arbres et les taillis d'arbustes situés au centre d'une tourbière peuvent aussi causer, localement, un gradient de luminosité.



### LE GRADIENT D'OMBROTROPHIE-MINÉROTROPHIE

Un gradient de végétation allant de «pauvre en espèces indicatrices» à «riche en espèces indicatrices» existe entre les tourbières ombrotrophes et les tourbières minérotrophes. Ce gradient a été identifié pour la première fois en Europe par Sjörs (1948) et Du Rietz (1949; 1954), puis en Amérique du Nord par Sjörs (1963). Ces pionniers de l'écologie des tourbières ont défini le gradient par rapport à la présence d'espèces indicatrices, dites espèces minérotrophes. D'après leur définition, les tourbières ombrotrophes sont pauvres en espèces indicatrices de conditions minérotrophes alors que les tourbières minérotrophes en sont plus riches. Au Québec, des exemples d'espèces indicatrices de conditions minérotrophes sont les mousses *Campylium stellatum*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum warnstorffii*, *S. subsecundum* et *Warnstorffia exannulata*, ainsi que les plantes vasculaires *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex exilis*, *C. rostrata*, *C. aquatilis*, *C. lasiocarpa*, *Calamagrostis canadensis* (Michx.) Nutt. et *Myrica gale* L. Bien que les tourbières ombrotrophes soient plutôt caractérisées par une absence d'espèces indicatrices, les tourbières présentant une abondance de *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* et *S. cuspidatum* accompagnés de *Eriophorum spissum*, *Kalmia angustifolia*, *Kalmia polifolia* Wengen. et *Rubus chamaemorus* peuvent néanmoins être qualifiées d'ombrotrophes. Les analyses floristiques multivariées de la végétation des tourbières indiquent une division primaire entre les tourbières dominées par les sphaignes et celles dominées par les mousses brunes (Gignac *et al.*, 1991). Ainsi, le gradient de végétation se caractérise par une prédominance des sphaignes lorsque les conditions d'alimentation d'une tourbière sont pauvres et par une prépondérance d'autres espèces de bryophytes, surtout des mousses brunes de la famille des Amblystegiaceae, dans des conditions évidentes de minérotrophie. D'ailleurs, cette division floristique correspond bien aux fréquences de distribution bimodale du pH de l'eau des tourbières (Gorham & Janssens, 1992; figure 2.8). Cette classification des tourbières est différente du concept de Du Rietz (1949) qui différenciait principalement les tourbières en tourbières ombrotrophes (nourries exclusivement par les précipitations) et minérotrophes avec la notion d'espèces indicatrices.

Le gradient d'ombrotrophie-minérotrophie s'exprime à l'échelle régionale, entre les tourbières (pour le Québec voir l'étude de Gerardin & Grondin, 1984). Il peut également être observé à l'intérieur d'une même tourbière. Un tel gradient a déjà été décrit entre les différentes parties d'un complexe de tourbières, comme par exemple celui du Red Lake Peatlands au Minnesota (Janssens & Glaser, 1986), et celui de la région de Mariana Lakes, en Alberta (Nicholson & Vitt, 1990). Il a aussi été décrit entre le centre ombrotrophe et le lagg de certaines tourbières (Sjörs, 1948).

Les gradients sous-jacents aux changements des espèces dans une tourbière ont été étudiés depuis un demi-siècle. Sjörs (1952) et Gorham (1953) ont découvert qu'il existe un fort gradient chimique le long du gradient de végétation, soit du pH, de la conductivité corrigée (Kcorr) ou de l'alcalinité (figure 4.4). Dans les tourbières, la conductivité est fortement corrélée à l'alcalinité et à la concentration de certains cations ( $\text{Ca}^{2+}$  ou  $\text{Mg}^{2+}$ ). Le gradient ombrotrophe-minérotrophe peut donc aussi être décrit en fonction de ces paramètres. Pour les tourbières continentales, le tableau 4.1 présente les caractéristiques chimiques typiques.

La répartition de la végétation le long du gradient de pH-conductivité/alcalinité/cations a été décrite pour plusieurs tourbières boréales (Ritchie, 1957; Sjörs, 1959; Jeglum, 1971; Vitt, Achuff & Andrus, 1975; Gauthier, 1980; Sims, Cowell & Wickware, 1982; Karlin & Bliss, 1984; Malmer, 1986; Gorham *et al.*, 1987; Vitt &

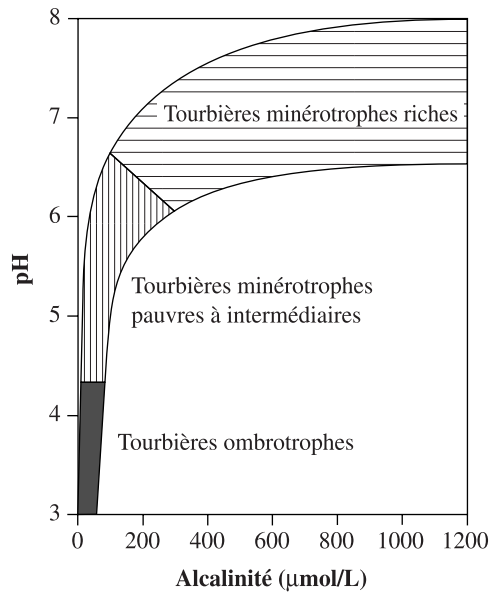


FIGURE 4.4. Relation entre le gradient pH-alcalinité et les communautés végétales (modifié de Sjörs, 1952).

Chee, 1990; Vitt, Bayley & Jin, 1995). Cependant, Vitt, Bayley et Jin (1995) estiment que les paramètres de pH et d'alcalinité sont plus utiles que les cations de base pour caractériser les tourbières à une grande échelle spatiale. En effet, la concentration en cations de base, qui dépend de l'apport en eau, varie selon la localisation des tourbières. Ainsi, les tourbières d'un même type auront une alcalinité ou une conductivité plus faible sous l'influence d'un climat continental que sous un climat océanique, car les embruns marins apportent un enrichissement en bases. De même, les tourbières développées sur des substrats acides (par exemple, la silice) auront une plus faible conductivité que celles développées sur des substrats basiques (par exemple, les carbonates). La niche des sphaignes et des autres bryophytes peut être définie le long des gradients de pH et de conductivité/alcalinité/cations (Horton, Vitt & Slack, 1979; Gignac *et al.*, 1991; Gignac, 1992).

Il est étonnant de constater que même si les concentrations en  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  sont importantes dans la définition des assemblages d'espèces végétales, ces éléments ne sont pas reconnus comme limitatifs pour la croissance des plantes; cela vaut également pour les tourbières ombrotrophes (Clymo & Hayward, 1982; Malmer, 1986). On sait toutefois que la combinaison d'une forte concentration en  $\text{Ca}^{2+}$  et d'un pH élevé s'avère toxique pour les sphaignes (Clymo, 1973). Ces conditions peuvent se rencontrer dans les tourbières minérotrophes, en raison d'un apport de minéraux par les eaux de ruissellement. Les sphaignes sont alors restreintes aux sites à pH bas présentant une faible concentration en cations minéraux. Par ailleurs, les sphaignes contribuent, en partie, à une certaine acidification du milieu en échangeant des ions  $\text{H}^+$  pour acquérir d'autres cations situés à proximité. D'autres mécanismes, comme la libération d'acides organiques pendant la décomposition de la tourbe, ont un effet encore plus important sur le pH du milieu que celui des échanges cationiques des sphaignes (Hemond, 1980). La sensibilité des sphaignes aux cations minéraux comme le  $\text{Ca}^{2+}$  expliquerait donc, en partie, la dichotomie entre les tourbières minérotrophes riches et modérément riches par rapport aux tourbières minérotrophes pauvres et aux tourbières ombrotrophes.

Bridgman *et al.* (1996) soutiennent que le gradient d'ombrotrophie-minérotrophie est associé à une sorte de gradient d'approvisionnement en éléments nutritifs ou de fertilité. L'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K) sont les éléments nutritifs les plus importants pour les plantes. Dans plusieurs autres écosystèmes, comme les milieux aquatiques, les prairies et les marais, le gradient d'éléments nutritifs est un déterminant dans la répartition des communautés végétales. Dans les écosystèmes tourbeux, les concentrations en N, P et K, déterminées dans l'eau

de surface, ne peuvent être utilisées pour catégoriser les conditions de nutrition le long du gradient d'ombrotrophie-minérotrophie (tableau 4.1). On soupçonne que l'absorption et le recyclage des éléments nutritifs soient très rapides dans les tourbières, ce qui empêcherait la détection d'un gradient de fertilité. L'apport en éléments nutritifs des végétaux des tourbières minérotrophes pourrait donc être plus important malgré l'absence de différences dans la concentration de ces éléments dans les eaux de surface. Dans leur revue de la littérature, Bridgham *et al.* (1996) ont montré que l'azote, le phosphore ou une combinaison des deux éléments peuvent enfreindre la croissance des végétaux dans les tourbières. Toutefois, les résultats des différentes études étaient variés et parfois contradictoires, ne permettant pas de dégager de tendance vers un gradient de fertilité (Bridgham *et al.*, 1996; Wheeler & Proctor, 2000).

Le cycle de plusieurs éléments nutritifs dépend du pH ou de la concentration en minéraux. Par exemple, la minéralisation de l'azote est moindre à pH bas (Reddy & Patrick, 1984). La disponibilité de l'azote et du phosphore chez les plantes est aussi diminuée à pH faible (Lucas & Davis, 1961). De plus, à de fortes concentrations en  $\text{Ca}^{2+}$ , le phosphore se lie au calcium, diminuant ainsi sa disponibilité (Boyer & Wheeler, 1989). En conséquence, les tourbières ombrotrophes, qui sont caractérisées par des pH plus faibles, offriraient une moins grande disponibilité d'azote et de phosphore aux plantes.

On a aussi tenté d'expliquer le gradient de végétation d'ombrotrophie-minérotrophie en fonction d'un gradient de productivité végétale (Zoltai & Vitt, 1995). Toutefois, selon des études récentes, il y a peu ou pas de différences de la productivité végétale des parties aériennes des plantes entre les tourbières ombrotrophes et les différents types de tourbières minérotrophes (Szumigalski & Bayley, 1996; Thormann & Bayley, 1997). La productivité des parties souterraines est rarement prise en considération, bien que plusieurs études aient démontré que la biomasse des racines et des rhizomes excède la biomasse aérienne (Reader & Stewart, 1972; Sjörs, 1991; Malmer, Svensson & Wallén, 1994). Il est donc prématuré de conclure qu'il existe ou non un gradient de productivité végétale pouvant expliquer le gradient de végétation d'ombrotrophie-minérotrophie.

TABLEAU 4.1. Étendue des variables chimiques qui caractérisent les différents types de tourbières (données moyennes des études de Vitt & Chee, 1990; Vitt, Bayley & Jin, 1995; Wind-Mulder, Rochefort & Vitt, 1996; étude de 48 tourbières du Québec méridional et du Nouveau-Brunswick, données non publiées de L. Rochefort).

	Tourbières dominées par les sphaignes	Tourbières intermédiaires	Tourbières minérotrophes riches
pH	< 5,5	5,0 – 7,0	6,0 – 7,5
Conductivité corrigée ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )	< 80	60 – 150	150 – 260
CATIONS			
$\text{Ca}^{2+}$ (mg/L)	< 2,0	3 – 30	15 – 70
$\text{Mg}^{2+}$ (mg/L)	< 1,0	1 – 10	7 – 22
$\text{Na}^+$ (mg/L)	< 2,0*	1,5 – 9	3 – 11
$\text{K}^+$ (mg/L)	< 1,0	0,5 – 3	0,5 – 9
ÉLÉMENTS NUTRITIFS			
$\text{NO}_3^-$ (mg/L)	0 – 0,08	0,01 – 0,06	0,01 – 0,07
$\text{NH}_4^-$ (mg/L)	0 – 0,3	0 – 0,05	0 – 0,03
P soluble réactif (mg/L)	0 – 0,2	0,01 – 0,6	0,001 – 0,04

\* Sous influence maritime, les concentrations de  $\text{Na}^+$  peuvent atteindre 15 mg/L.

### CONCLUSION

Des gradients de végétation existent à plusieurs échelles spatiales dans les tourbières. Les gradients s'avèrent plus complexes que ne le croyaient les premiers écologistes qui les ont décrits.

Les sphaignes et autres bryophytes des tourbières ont une stratégie d'alimentation différente de celles des plantes vasculaires. Étant donné leur structure foliaire souvent composée d'une seule couche de cellules, les bryophytes sont plus influencées par les conditions de surface que les plantes vasculaires. Par contre, les bryophytes sont plus efficaces pour capter les éléments nutritifs. Ainsi, les changements de végétation en fonction de l'espace ou d'autres gradients des plantes vasculaires et des bryophytes ne s'expliquent pas toujours de la même façon.

Le gradient de végétation butte-dépression est influencé par l'hydrologie, ainsi que par les conditions chimiques, de productivité et de décomposition qui diffèrent selon la topographie. Les sphaignes ont une tolérance à la dessiccation plus élevée sur les buttes que dans les dépressions, mais cette tendance se manifeste uniquement lorsque les sphaignes croissent en colonie; elle n'est pas visible au niveau des tiges individuelles. Des différences de pH et de concentration en éléments nutritifs entre les buttes et les dépressions peuvent expliquer ce gradient tout comme le degré d'humidité. Enfin, les sphaignes se décomposent à différentes vitesses selon les espèces, de sorte que les espèces des buttes peuvent initier et maintenir ces différences de microtopographie.

Le gradient qui existe entre le centre et les bordures d'une tourbière est sous l'influence des conditions hydrologiques et hydrogéologiques. Ce gradient s'accompagne d'une augmentation de l'épaisseur de l'acrotelme en bordure des tourbières, ce qui favorise la présence de communautés végétales dominées par les arbres et les arbustes. Avec une diminution des conditions de luminosité, on observe également un changement dans les communautés de bryophytes.

Un important gradient de végétation suit le gradient pH-conductivité/ alcalinité/cations à l'échelle régionale ou à l'échelle d'un complexe tourbeux. En tenant compte de la floristique et de l'hydrochimie des tourbières, il est plus naturel de classifier les tourbières en tourbières minérotrophes (catégorie qui inclut les tourbières minérotrophes très riches, riches, modérément riches, intermédiaires ou de transition) et en tourbières dominées par les sphaignes (catégorie qui inclut les tourbières ombrotrophes et les tourbières minérotrophes pauvres; Gorham & Janssens, 1992; Damman, 1995; Wheeler & Proctor, 2000). Les facteurs qui déterminent la répartition des plantes le long de ce gradient ne sont pas bien compris. Toutefois, la présence des sphaignes, qui peuvent abaisser le pH, ainsi que le développement de la tourbière qui, avec le temps, se soustrait de l'influence des eaux de ruissellement, seraient les plus importants. À première vue, la présence d'un gradient de fertilité (ou d'apport en éléments nutritifs pendant une période de temps donnée) pourrait aussi expliquer la répartition des plantes le long du gradient ombrotrophie-minérotrophie. La difficulté de l'étude du gradient de fertilité provient du travail fastidieux et des coûts associés à l'analyse complète des budgets des éléments nutritifs (analyse des budgets hydriques annuels, des taux d'écoulement de l'eau, de l'assimilation par les plantes et de leur décomposition).