



# **Restauration de tourbières selon la méthode de transfert de la couche muscinale: diversité en bryophytes**

**Mémoire**

**Camille Boucher**

**Maîtrise en biologie végétale - avec mémoire**  
**Maître ès sciences (M. Sc.)**

Québec, Canada

# **Restauration de tourbières selon la méthode de transfert de la couche muscinale : diversité en bryophytes**

**Maitrise en biologie végétale**

**Camille Boucher**

Sous la direction de :

Line Rochefort, directrice de recherche

## Résumé

Dans les projets de restauration écologique, bien qu'un des buts soit communément de réintroduire des communautés végétales diversifiées, peu d'attention est généralement accordée au rétablissement de la diversité en bryophytes après la restauration. C'est notamment le cas des tourbières à sphagnes restaurées par la méthode de transfert de la couche muscinale (MTCM) après l'extraction mécanique de tourbe pour l'horticulture. Ce sont ces écosystèmes qui sont au cœur de la présente recherche, où les pools d'espèces de bryophytes et de lichens ont d'abord été comparés dans 41 paires de sites donneurs naturels - secteurs de tourbière restaurée. La proportion des espèces muscinales transférées des sites donneurs se rétablissant avec succès après la restauration (taux de transfert) a pu être établie à  $69 \pm 2\%$ , ou à en moyenne 13 des 18 espèces de bryophytes réintroduites. Seulement quatre espèces ont été identifiées comme récalcitrantes – présentes dans les sites donneurs, mais absentes des secteurs restaurés : *Calypogeia neesiana*, *C. sphagnicola*, *Ptilidium ciliare* et *Sphagnum quinquefarium*. La flore muscinale et lichénique des tourbières ayant servi de site donneur est, toutefois, moins diversifiée que celle des tourbières restaurées, où la richesse en bryophytes diminue au fil des années post-restauration. Après l'application de la MTCM, il y a expansion du tapis de sphagnes en régénération et recouvrement des substrats perturbés (e.g. tourbe à nu, soulèvement gélival, paille, litière). Cela entraîne la disparition progressive des bryophytes apparues spontanément – absentes du matériel transféré et souvent des espèces de début de succession, – permettant aux communautés muscinales des tourbières restaurées par MTCM d'évoluer vers celles typiques de leurs équivalents naturels, soit des tourbières de type « bog ouvert ». La méthode de restauration permet ainsi le rétablissement de la diversité de la bryoflore typique des tourbières à sphagnes, les bryophytes identifiées comme récalcitrantes étant surtout associées à des conditions ombragées, lesquelles peuvent ne pas être disponibles entre 6 et 26 ans post-restauration. Considérant que l'écosystème de référence ciblé par la restauration est, après tout, le « bog ouvert », aucune intervention autre que de laisser s'écouler davantage de temps depuis celle-ci n'est suggérée pour favoriser le rétablissement des quatre espèces récalcitrantes.

# Abstract

In ecological restoration projects, although one common goal is to reintroduce diverse plant communities, little attention is generally given to the restoration of bryophyte diversity. This is particularly the case for *Sphagnum*-dominated peatlands restored using the Moss Layer Transfer Technique (MLTT) after mechanical peat extraction for horticulture. These ecosystems are the focus of the present study, where the species pools of bryophytes and lichens were initially compared between 41 pairs of natural donor sites and restored peatland sectors. The proportion of transferred bryophyte species successfully re-establishing after restoration (transfer rate) was determined to be  $69 \pm 2\%$  (13 out of 18 reintroduced bryophytes). Only four species were identified as recalcitrant—present in donor sites but absent in restored sectors: *Calypogeia neesiana*, *C. sphagnicola*, *Ptilidium ciliare*, and *Sphagnum quinquefarium*. However, the bryophyte and lichen flora of the donor peatlands was less diverse than that of the restored peatlands, where bryophyte richness decreased over the post-restoration years. Following MLTT application, there was expansion of regenerating *Sphagnum* cover and revegetation of disturbed substrates (e.g., bare peat, frost heaving, straw, litter). This led to the progressive disappearance of spontaneously established bryophytes, which are absent from the transferred material and often represent early successional species. As a result, the bryophyte communities of MLTT-restored peatlands evolved towards those typical of their natural counterparts, namely "open bog" type peatlands. The restoration method thus facilitates the recovery of typical bryophyte diversity in *Sphagnum*-dominated peatlands, as the recalcitrant bryophytes are mostly associated with shaded conditions that may not be available between 6- and 26-years post-restoration. Considering that the targeted reference ecosystem for restoration is ultimately the "open bog," no intervention other than allowing more time to elapse since restoration is suggested to promote the recovery of the four recalcitrant species.

# Table des matières

Résumé .....	ii
Abstract.....	iii
Table des matières .....	iv
Liste des figures et illustrations.....	vi
Liste des tableaux.....	vii
Remerciements.....	viii
Avant-propos .....	x
Introduction générale .....	1
Perte de biodiversité et restauration écologique.....	1
Les composantes de la biodiversité .....	2
Une perte d'écosystèmes tourbeux .....	3
Les caractéristiques des tourbières .....	4
La restauration des tourbières à sphagnes.....	8
Le suivi de la restauration .....	11
Objectifs du projet.....	13
Hypothèses de recherche.....	14
Bibliographie.....	14
Chapitre 1 – Peatland restoration according to the Moss Layer Transfer Technique: bryophyte diversity .....	21
Résumé .....	21
Abstract .....	22
Introduction.....	23
Methods.....	25
Study sites.....	25
Sampling methods .....	27
Data analysis.....	30
Results .....	34
Transfer rate of the MLTT for bryophytes.....	34
Decision tree for recalcitrant bryophytes .....	35
Impact of time since restoration on diversity .....	37
Impact of environmental heterogeneity on bryophyte richness in restored peatlands.....	43
Discussion .....	44

Transfer rate of the MLTT for bryophytes.....	44
Recalcitrant bryophyte species .....	47
Impact of restoration on diversity .....	49
Influence of post-restoration micro-environment heterogeneity on bryophyte richness .....	52
Bibliography.....	53
Online supplementary material.....	61
Conclusion générale .....	70
Bibliographie.....	72
Bibliographie générale .....	73
Annexe A Complément à la méthodologie.....	85
Méthodologie initiale.....	85
Mesures du développement de la microtopographie des tourbières restaurées.....	85
Annexe B Figures supplémentaires .....	87
B.1 – Taux de transfert et recolonisation spontanée .....	87
B.2 – Comparaison de la bryoflore des secteurs restaurés et donneurs .....	89
Annexe C Discussion supplémentaire .....	91
C.1 – Bryophytes récalcitrantes à la restauration.....	91
Le cas d' <i>Aulacomnium palustre</i> .....	91
C.2 – Contributions d'intérêt à la bryoflore .....	92
C.3 – Constats quant aux préférences écologiques des bryophytes inventoriées .....	93
Références supplémentaires.....	95

# Liste des figures et illustrations

<b>Figure 1</b> : Principaux microhabitats des tourbières à sphagnes .....	7
<b>Figure 2</b> : Aerial photograph of the Kent peatland complex in New Brunswick showing a natural donor site and a sector restored in 2001 with the sampling pattern for the bryophyte survey.....	26
<b>Figure 3</b> : Location of the 18 study sites (peatlands) visited during the summer of 2021 .....	27
<b>Figure 4</b> : Decision tree used to identify bryophyte species recalcitrant to MLTT restoration.....	31
<b>Figure 5</b> : Relationship between A) bryophyte species richness and B) abundance of “common peatland species” and post-restoration age .....	37
<b>Figure 6</b> : Comparison of bryophyte diversity between donor sites and restored sectors in terms of species richness, Shannon diversity index, and Simpson diversity index.....	38
<b>Figure 7</b> : Relationship between the abundance of A) early successional species, B) generalist species occurring in various habitats, C) late successional species, and D) generalist peatland species and the age of restoration.....	39
<b>Figure 8</b> : Comparison of the abundance of A) early successional species and B) late successional species between the restored peatlands aged 6 to 26 years and their donor sites. ....	40
<b>Figure 9</b> : Comparison of A) species richness of lichens and B) lichen abundance between the restored peatland sectors and the natural donor sites.....	41
<b>Figure 10</b> : Evolution with post-restoration age of the heterogeneity of restored peatlands, in terms of Shannon diversity index applied to substrate types, or microhabitat types in the survey quadrats.....	42
<b>Figure 11</b> : Relationship between A) frequency of moss cover, B) frequency of bare peat or C) frequency of frost heaving damage, and post-restoration age.....	43
<b>Figure 12</b> : Relationship between bryophyte diversity of restored peatlands in terms of Shannon's diversity index or Simpson's diversity index, and the age of restoration by MLTT.....	44
<b>Figure 13</b> : Exemple de profil de microtopographie d'un secteur restauré (PRO-R2012) présentant les mesures sur tous les types de substrats, les mesures sur le type de substrat « mousse » uniquement et la représentation approximative du profil du secteur .....	86
<b>Figure 14</b> : Relation entre le taux de transfert et l'âge de la restauration pour les 41 secteurs restaurés inventoriés à l'été 2021 .....	87
<b>Figure 15</b> : Relation entre l'abondance normalisée sur 100 %, la proportion du total des espèces inventorierées ou le nombre d'espèces apparues spontanément post-restauration (absentes du site donneur correspondant) et l'âge de la restauration dans les tourbières restaurées par MTCM.....	88
<b>Figure 16</b> : Comparaison de l'abondance des espèces tourbicoles ombratropes, tourbicoles minérotropes, tourbicoles généralistes, généralistes de milieux humides, forestières ou généralistes de milieux divers, entre les tourbières restaurées et leur site donneur.....	90

## Liste des tableaux

<b>Table 1</b> : Microhabitat categories used to quantify the heterogeneity of the restored sectors .....	29
<b>Table 2</b> : Types of substrates used to quantify substrate diversity.....	29
<b>Table 3</b> : Two-factor classification of bryophyte species. ....	33
<b>Table 4</b> : Bryophyte species identified as 'potentially recalcitrant' .....	36
<b>Table S 1:</b> List of restored peatland sites and sectors coordinates (with their associated donor sites) .....	61
<b>Table S 2:</b> Transfer rate and summary statistics for the 41 surveyed restored peatland sectors .....	63
<b>Table S 3:</b> Detailed list of the 133 bryophyte species recorded in the restored bogs and donor sites.....	65

# Remerciements

J'aimerais d'abord remercier tout spécialement ma directrice de recherche, Line, qui a su me transmettre sa passion si contagieuse pour le monde merveilleux des tourbières. Tu m'as tant appris (et m'apprends presque toujours quelque chose à chaque fois qu'on se parle, ce qui est fantastique!) ... Tu es vraiment une source d'inspiration pour moi! Mille mercis à Kathy et à Mélina, qui ont toujours été là pour répondre à mes questionnements, pour discuter dans les moments plus difficiles et pour m'encourager. Je crois que je n'y serais pas arrivée sans vos précieux conseils.

Je tiens aussi à remercier mon assistante de terrain, Valérie, sans qui rien de tout ça n'aurait été possible. Merci d'avoir géré toute la logistique et l'organisation sur le terrain quand j'étais débordée avec la mise en place de mon projet, merci de m'avoir accompagnée tout l'été, malgré mon sens de l'orientation souvent douteux, mon goût pour la musique intense et ma lenteur légendaire à me préparer le matin! Et je vais pour toujours me rappeler ce sacré vendredi 13 août à Pokesudie...

Également un gros merci à tous ceux qui m'ont aidée lors de la phase, que j'ai presque cru interminable, d'identification des bryophytes (et des lichens) : Merci à Denis Bastien qui, en plus de m'avoir donné de nombreux trucs et outils pour l'identification, m'a donné un coup de pouce précieux pour les échantillons problématiques. Merci à Gilles Ayotte, dont l'expertise m'a été plus qu'utile : je me trouve plus que chanceuse que ton bureau se soit trouvé en face de mon labo d'identification! Merci à Laura Hjartarson qui m'a montré les notions de base pour identifier les espèces de lichens et surtout de *Cladonia* : Pas sûre qu'il y aurait eu un volet « lichens » dans mon projet sans ton aide! Je remercie aussi Christina pour m'avoir donné un coup de main dans ma tâche colossale d'identification. Sans oublier de remercier toute l'équipe du GRET : vous m'avez tous donné la chance de partager des moments incroyables et d'apprendre tellement de choses qui me seront utiles pour toute ma carrière (ou pas, mais toujours super intéressantes quoi qu'il en soit!).

Merci à tous ceux, au sein de la Société Québécoise de Bryologie, qui m'ont donné leur avis et suggéré des modifications à ma classification des espèces de bryophytes : tout particulièrement Gildo Lavoie, mais aussi Marc Favreau et Robert Gauthier avec qui je me suis entretenue par courriel. Votre aide m'a grandement permis d'améliorer ma classification, qui aurait été beaucoup moins « solide » autrement!

D'un côté plus personnel, j'aimerais dire un merci spécial à ma famille et à mon copain Simon, qui ont toujours été là pour me supporter (et mon stress) dans les hauts et les bas de cette montagne russe que peut être la réalisation d'un projet de maîtrise. Merci Simon d'accepter d'embarquer dans ma passion pour les tourbières, pour les mousses et pour iNaturalist, même si je peux parfois devenir intense! Merci à mes parents et à ma sœur qui ont toujours cru en moi et en mes capacités, même quand j'en doutais! Merci à Carole, qui a

si gentiment accepté de vérifier la traduction du manuscrit de mon article scientifique, bien que la restauration de tourbières et les mousses, ça ne soit pas ton domaine... Je l'apprécie vraiment!

Finalement, je tiens à remercier tous les partenaires officiels ayant permis la réalisation de ce projet de recherche. Celui-ci a été réalisé grâce au financement provenant d'une subvention Recherche et développement coopératif (RDC) du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), en collaboration avec la Canadian Sphagnum Peat Moss Association (CSPMA) et ses partenaires, Scotts Canada et Canards Illimités Canada (no. de subvention : CRDPJ 517951 – 17).

## Avant-propos

Le cœur de ce mémoire de maîtrise est composé du texte préliminaire d'un article scientifique rédigé en anglais et présenté au deuxième chapitre du présent ouvrage. L'article, ayant pour titre « *Peatland restoration with Sphagnum reintroduction : Does bryophyte diversity follow?* », sera soumis ultérieurement pour publication au journal *Applied Vegetation Science*, impliquant que certaines sections sont sujettes à changement selon les révisions qui seront demandées avant publication. Deux auteurs ont été impliqués dans la rédaction de cette publication scientifique, soit Line Rochefort, directrice de recherche, et moi-même. Je suis responsable de la mise en place des expériences et de la cueillette des données avec l'aide d'une assistante de terrain. J'ai également fait toutes les analyses statistiques des données et j'ai réalisé seule la rédaction de l'article. Madame Rochefort a participé au développement des dispositifs expérimentaux, au choix des sites d'expérimentation et à la révision des publications.

# **Introduction générale**

## **Perte de biodiversité et restauration écologique**

Actuellement, à l'échelle planétaire, une problématique de perte de la biodiversité sans précédent dans l'histoire humaine se déroule à une vitesse alarmante (Barnosky et coll., 2011; Ceballos et coll., 2015, Pimm et coll., 2014) et vient s'ajouter aux conséquences néfastes des activités humaines (Cardinale et coll., 2012; González et coll., 2016; Hillebrand et coll., 2018; Newbold et coll., 2015), avec entre autres le phénomène de changements climatiques globaux.

Selon le rapport de la plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES, 2019), les activités humaines auraient aujourd'hui altéré sévèrement 75 % des milieux terrestres et 67 % des milieux aquatiques, menaçant d'extinction jusqu'à un million d'espèces. Cela concernerait 25 % des vertébrés terrestres et marins (dont 40 % des amphibiens), la même proportion des végétaux, tout comme environ 10 % des espèces connues d'insectes. Ce même rapport souligne aussi que, depuis 1900, l'abondance des espèces indigènes aurait enregistré une diminution d'en moyenne 20 %. Pour couronner le tout, une récente publication de Fluet-Chouinard et coll. (2023) mentionne que, depuis 1700, ce serait 21 % de la surface des milieux humides de la planète qui aurait disparu.

Le maintien de communautés biologiques diversifiées fait partie des stratégies visant à maximiser l'approvisionnement en services écologiques, c'est-à-dire les services rendus aux sociétés humaines par les milieux naturels (Albrecht et coll., 2021; Balvanera et coll., 2014; Dirzo & Raven, 2003; Isbell et coll., 2017; Mace, Norris & Fitter, 2012; Newbold et coll., 2015; Tilman, Isbell & Cowles, 2014). L'importance des assemblages écologiques locaux pour la stabilité et la résilience des écosystèmes a également déjà été mise en évidence (Cardinale et coll., 2012; Isbell et coll., 2017; Loreau, Mazancourt & Duffy, 2013; Newbold et coll., 2015). Dans cette perspective, la restauration écologique, qui peut être définie comme l'aide à la régénération d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit (SERI, 2004), revêt une grande importance pour rétablir l'intégrité et les fonctions des écosystèmes ayant été perturbés ou détruits par l'homme (Rey Benayas et coll., 2009; Wiens & Hobbs, 2015). Parce que la restauration permet d'augmenter la résilience de la biodiversité et de renverser la tendance de dégradation du territoire, cela en fait une stratégie de plus en plus souvent incluse dans les approches en conservation (Dobson et coll., 1997; Rey Benayas et coll., 2009; Wortley, Hero & Howes, 2015). Une des étapes de la restauration est fréquemment de réintroduire des communautés végétales diversifiées aux sites perturbés.

## Les composantes de la biodiversité

Le concept de diversité biologique, ou de biodiversité, représente la variabilité, ou l'hétérogénéité, des communautés biologiques, des organismes et des traits qui les définissent, et ce, à tous les niveaux d'organisation du vivant. Quantifier la diversité peut s'avérer problématique, puisqu'il n'existe aucun indice universel qui arrive à résumer adéquatement toutes les facettes de ce concept complexe. La richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces différentes formant une communauté, constitue la façon la plus simple de quantifier la diversité (Morris et coll., 2014; Purvis & Hector, 2000). D'ailleurs, lorsqu'il est question d'étudier les changements à la biodiversité, particulièrement à la suite de perturbations anthropiques, c'est la richesse spécifique qui demeure le paramètre le plus fréquemment utilisé (Chase et coll., 2019). Cependant, la notion de richesse spécifique n'étant qu'une des multiples dimensions du concept de diversité, l'étude des changements à la biodiversité doit aussi s'intéresser à l'identité, à la dominance et à la rareté des espèces (Balvanera et coll., 2014; Hillebrand et coll., 2018; Isbell et coll., 2017; Pereira et coll., 2010).

Autre facette de la diversité biologique, l'abondance relative des espèces qui composent une communauté est communément combinée à la richesse spécifique pour tenter de tenir compte de l'hétérogénéité des communautés (Purvis & Hector, 2000). Différents indices développés au fil du temps visent à incorporer à la fois nombre d'espèces et abondance relative pour illustrer, par une seule valeur, la répartition plus ou moins égale des effectifs entre les espèces (Morris et coll., 2014; Purvis & Hector, 2000). L'indice de diversité de Shannon ( $H'$ ; Équation 1), qui reflète les variations des espèces rares, est une mesure de la diversité tenant compte du nombre d'espèces et de leur effectif. Il varie entre zéro, lorsque qu'une seule espèce est dominante, et  $\log_{10}$  (nombre total d'espèces) s'il y a codominance égale de plusieurs espèces. L'indice de Shannon se base sur le concept selon lequel plus un système est diversifié (et plus les effectifs sont équitablement répartis entre ses composantes), plus il est difficile de prédire de quelle espèce est un individu sélectionné au hasard (Shannon, 1948).

$$H' = \sum_{i=1}^n p_i * \ln(p_i)$$

Où :

$n$  = nombre total d'espèces

$p_i$  = proportion des individus appartenant à l'espèce  $i$

**Équation 1** : Calcul de l'indice de diversité de Shannon ( $H'$ )

À l'inverse, l'indice de diversité de Simpson ( $D_1$ ; Équation 2) est plutôt sensible aux variations des espèces abondantes et varie entre zéro et un (Morris et coll., 2014). Développé en complément à l'indice original de Simpson il représente la probabilité que deux individus sélectionnés aléatoirement appartiennent à des

espèces différentes (McCune & Grace, 2002).  $D_1$  correspondant à 1 – l'indice original de Simpson, il résulte d'une transformation développée afin que la valeur de l'indice augmente avec une diversité croissante. En effet, en l'absence de transformation, sa valeur est plus faible dans les systèmes plus diversifiés, ce qui peut s'avérer contre-intuitif (Magurran, 2004).

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Où :

$n$  = nombre total d'espèces

$p_i$  = proportion des individus appartenant à l'espèce  $i$

**Équation 2** : Calcul de l'indice de diversité de Simpson ( $D_1$ )

## Une perte d'écosystèmes tourbeux

Le phénomène de diminution de la diversité biologique concerne tous les types d'écosystèmes (IPBES, 2019), éloignés ou non des pôles d'activités humaines, incluant les tourbières, qui sont extrêmement importantes au Canada : l'un des pays dans le monde où on en retrouve le plus (Warner & Asada, 2006). L'étendue des tourbières canadiennes avoisine en effet les 120 millions d'hectares (UNEP, 2022). De cette superficie, 97 % demeure relativement intacte, alors que ce sont un peu plus de deux millions d'hectares qui seraient dégradés par l'activité humaine (UNEP, 2022).

La dégradation des tourbières peut être attribuée à divers facteurs, comme au changement d'usage du territoire pour la production agricole, sylvicole ou pour la construction de barrages hydroélectriques, et à l'extraction de la tourbe pour l'horticulture, pour servir de biocarburant (Chimner et coll., 2017; Pellerin & Poulin, 2013; Räsänen et coll., 2023; UNEP, 2022). Le Tableau 1. présente l'estimation des étendues tourbeuses dégradées au Canada selon le type de perturbation.

**Tableau 1** : Estimation des superficies de tourbières perturbées au Canada (en hectares) par type de perturbation selon les données du *Global Peatlands Assessment* (UNEP, 2022).

TYPE DE PERTURBATION	ESTIMATION DE LA SUPERFICIE PERTURBÉE (HA)
Agriculture	1 315 373
Industries minière et pétrolière	370 000
Réservoirs hydroélectriques (Québec seulement)	245 000
Lignes haute-tension	12 600
Foresterie (drainage)	69 700
Autre (routes, voies ferrées, remblais, etc.)	56 200
Extraction de tourbe horticole	24 964
<b>TOTAL</b>	<b>2 093 837</b>

## Les caractéristiques des tourbières

Les tourbières peuvent être définies comme des milieux humides où l'accumulation de matière organique a prévalu sur sa décomposition, résultant en une production nette de tourbe (Payette & Rochefort, 2001). Ce sont des écosystèmes qui abritent des communautés biologiques spécialisées, avec des espèces adaptées aux conditions particulières de ces milieux (Minayeva, Bragg & Sirin, 2017). Des conditions d'acidité, d'oligotrophie et de saturation en eau sont caractéristiques des tourbières ombratrophes : dépôts tourbeux alimentés uniquement par les précipitations (Payette dans Payette & Rochefort, 2001). Ces écosystèmes, classés parmi les plus pauvres de la planète selon Damman (1986), abritent peu d'espèces et sont dominés par les mousses du genre *Sphagnum* (Bastien & Garneau, 1997; Vitt, Li & Belland, 1995; Vitt & House, 2021; Warner & Asada, 2006). La majorité des tourbières du Canada sont des tourbières ombratrophes (UNEP, 2022). Au Québec, l'épaisseur de la tourbe accumulée doit atteindre trente centimètres au minimum, selon le sens légal du terme (Lachance, Fortin & Dufour Tremblay, 2021). Les dépôts tourbeux sont formés de deux couches, ou horizons biophysiques : l'acrotelme et le catotelme (Ingram, 1978). La couche supérieure, l'acrotelme, est constituée de mousses de *Sphagnum* vivantes et peu décomposées; c'est là où se déroule la plupart de l'activité biologique et hydrologique (Payette, dans Payette & Rochefort, 2001). L'eau circule à travers cet horizon poreux et cela influence de nombreux paramètres physicochimiques de la tourbe. Bref, c'est l'acrotelme qui régule le dépôt de tourbe et qui lui confère ses principales fonctions (Nungesser, 2003).

Les tourbières à sphaignes naturelles présentent une microtopographie typique, c'est-à-dire des patrons caractéristiques de variabilité de la surface du sol à l'échelle d'une plante individuelle (Bledsoe & Shear, 2000). Le concept de microtopographie fait partie de celui, plus large, d'hétérogénéité topographique, lequel inclut des patrons d'élévations nés de processus biologiques, géologiques, hydrologiques ou physiques (Larkin, Vivian-Smith & Zedler, 2006). La microtopographie des tourbières à sphaignes, qualifiée de « gradient buttes-

dépressions », se compose essentiellement d'une alternance entre des buttes – ou *hummocks* – et des dépressions – ou *hollows* – avec des zones de relief intermédiaire appelées platières – ou *lawns* – (Belyea & Clymo, 2001; Belyea, 1996; Sjörs, 1959).

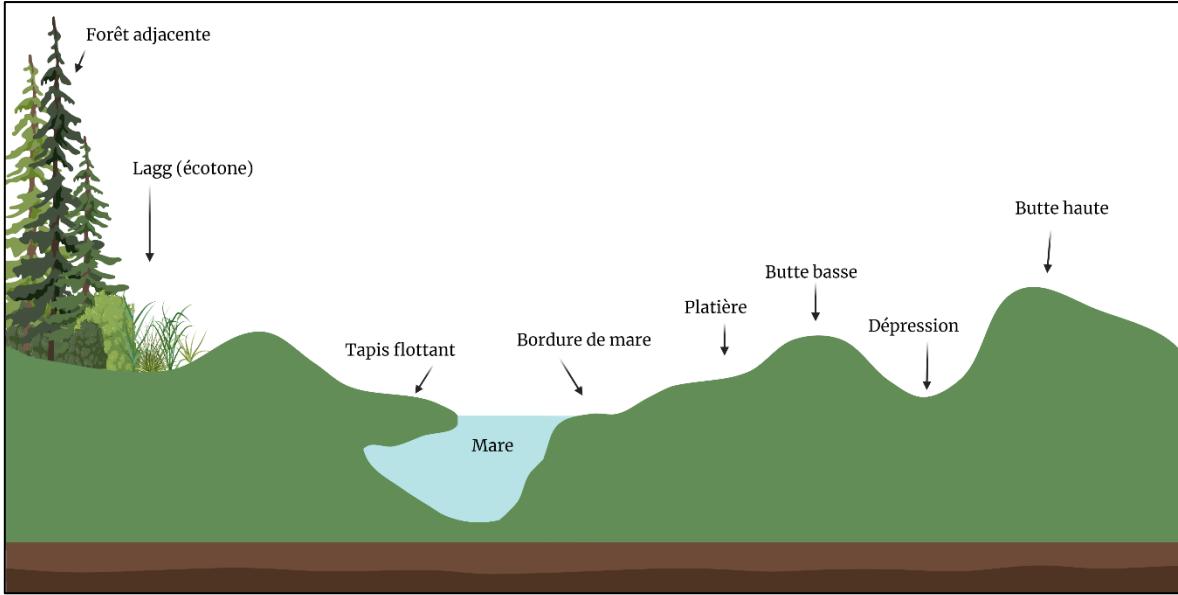
Les buttes, dont la hauteur varie entre quelques centimètres et près d'un mètre, peuvent être réparties sans patron apparent ou bien être organisées systématiquement vers une ou plusieurs directions (Nungesser, 2003). Dans deux bogs du centre du Maine, la hauteur de 98 buttes a été mesurée, permettant d'obtenir des hauteurs moyennes de  $43,3 \pm 11,5$  cm et de  $28,9 \pm 9,0$  cm (Nungesser, 2003), respectivement. Cela concorde avec la hauteur rapportée par Rochefort, Vitt et Bayley (1990) pour un bog du Canada, soit de 28 centimètres. Certaines tourbières présentent également des mares – ou *pools* –, des étendues d'eau peu profondes, et des tapis flottants (Bastien & Garneau, 1997).

Enfin, il est maintenant bien établi que les marges des tourbières, ou leur *lagg*, font aussi partie intégrante des complexes tourbeux (Langlois, 2014; Paradis, Rochefort & Langlois, 2015). Défini comme « toute transition entre les conditions ombrótophiles et minérotrophes (Langlois, 2014), le lagg est un écotone – zone de transition écologique – important pour la biodiversité de ces écosystèmes, car il abrite des espèces qui ne font pas toujours partie des communautés végétales typiques des bogs (Asada, Warner & Pojar, 2003; Damman & Dowhan, 1981; Howie, 2013; Howie & van-Meerveld, 2011; Økland, 1990). La présence de ces espèces est permise par la circulation plus importante des eaux de surface dans le lagg, qui crée des conditions mieux oxygénées que celles des eaux stagnantes de bogs (Bragazza, Rydin & Gerdol, 2005; Howie & van-Meerveld, 2011; Malmer, 1986), et par l'apport en eaux plus riches en minéraux en provenance du milieu minéral avoisinant (Anderson & Davis, 1997; Pellerin et coll., 2009). Le périmètre des tourbières à sphagnum est ainsi communément caractérisé par un couvert arbustif et arborescent plus important, parfois densément fourni (Damman & French, 1987; Rydin, Sjörs & Lofroth, 1999). La présence accrue d'arbres et d'arbustes est, pour cette raison, utilisée comme indicateur visuel de la transition bog-lagg (Howie & van-Meerveld, 2011).

Tous ces types de structures microtopographiques (Figure 1) contribuent à l'hétérogénéité spatiale des tourbières à sphagnum, en créant une diversité de microhabitats, ou de niches écologiques, chacun abritant une communauté biologique distincte. Plusieurs recherches ont d'ailleurs déjà montré l'effet bénéfique du développement de la microtopographie sur la richesse spécifique dans des milieux humides créés artificiellement (Bruland & Richardson, 2005; Vivian-Smith, 1997). Notamment, les espèces de sphagnum – du genre *Sphagnum* – formant des buttes ne sont pas les mêmes que celles qui colonisent, les dépressions ou les bordures des mares (Andrus, 1986; Andrus, Wagner & Titus, 1983; Moore, 1991; Sjörs, 1959; Vivian-Smith, 1997). Bien qu'ayant toutes développé des adaptations morphologiques soit pour conserver l'eau, soit pour résister à des déficits hydriques temporaires (Clymo & Hayward, 1982), les espèces de buttes et de dépressions

présentent des différences biologiques. Elles diffèrent tout particulièrement lorsqu'il s'agit de répondre aux variations d'humidité (Mulligan & Gignac, 2001; Nungesser, 2003). Il existe donc une ségrégation écologique des espèces de sphaignes le long du gradient de buttes et de dépressions (Andrus, 1986; Rydin, Sjörs & Lofroth, 1999; Wagner & Titus, 1984). Les espèces formant des buttes, des habitats plus secs, car plus éloignés de la nappe phréatique, appartiennent souvent au sous-genre *Acutifolia* et présentent généralement une moins bonne tolérance à la dessication prolongée que les sphaignes colonisant les dépressions (Campeau & Rochefort, 2000; Hájek & Beckett, 2008; Kyrkjeeide et coll., 2016; Sagot & Rochefort, 1996), communément du sous-genre *Cuspidata* (Rydin, 1997). Ce serait plutôt grâce à une meilleure capacité relative à aller chercher, à « pomper », l'eau du substrat avec lequel elles sont en contact que, lorsque rassemblées en colonies, les espèces formant des buttes (*Acutifolia*) arrivent à se maintenir dans des habitats plus éloignés de la nappe phréatique (Sagot & Rochefort, 1996). Selon Andrus (1986), ces sphaignes créent leur propre environnement, la butte, afin de survivre aux périodes de sécheresse. Quant aux sphaignes de dépressions, elles sont bien adaptées, grâce à leur capacité à réagir à des déficits majeurs en eau, à ces microsites qui sont humides la plupart du temps, mais asséchés de manière périodique.

Le gradient buttes-dépressions typique des tourbières à sphaignes n'est pas le seul gradient environnemental qui permet d'expliquer la répartition des espèces de sphaignes (Malmer, 1986; Sjörs, 1948). Celle-ci est également régie par un gradient de chimie de l'eau, notamment de pH et de teneur en élément minéraux : d'ombrotrophe à minérotrophe (Campbell & Rochefort, dans Payette & Rochefort, 2001; Karlin & Bliss, 1984). Les gradients de chimie de l'eau et de microtopographie ne sont toutefois pas entièrement distincts l'un de l'autre; le premier permet d'expliquer la répartition des espèces le long du second (Damman, 1978; Vitt, Crum & Snider, 1975). Les buttes, par exemple, sont des microhabitats qui présentent habituellement des conditions ombrotropes à faiblement minérotropes en raison de leur isolement, par leur position surélevée, par rapport à la nappe phréatique en-dessous (Karlin & Bliss, 1984). Selon le sens considéré, soit ombrotrophe à minérotrophe ou vice-versa, il existe tout de même des différences en termes de confinement des espèces à une portion ou à l'autre du gradient de pH. Si les espèces typiquement observées dans les tourbières ombrotropes peuvent occasionnellement se retrouver en conditions minérotropes, les espèces associées aux conditions minérotropes, elles, tendent davantage à y être restreintes. Les espèces qui colonisent les buttes, souvent ombrotropes, sont d'ailleurs moins nombreuses que celles croissant dans les dépressions. Selon leur chimie de l'eau plus ou moins minérotrophe, ces dernières peuvent abriter des communautés très différentes et diversifiées (Campbell & Rochefort dans Payette & Rochefort, 2001; Karlin & Bliss, 1984).



**Figure 1 :** Principaux microhabitats des tourbières à sphaignes. Il est à noter que les structures représentées ne sont pas à l'échelle. Illustration créée avec BioRender ©.

En plus d'être organisées le long du gradient buttes-dépressions (Rydin, Sjörs & Lofroth, 1999), les communautés végétales des tourbières dominées par les sphaignes subissent aussi l'influence de gradients climatiques à étendue plus vaste, comme le gradient longitudinal (continental à océanique; Glaser, 1992; Glaser & Janssens, 1986; Rochefort et coll., en préparation; Warner & Asada, 2006). Il existe en effet des différences entre la composition du cortège végétal des tourbières continentales plus sèches et à couvert arborescent plus important, et celle de la flore des tourbières à influence océanique, plus ouvertes (moins boisées) et recevant plus de précipitations, mieux réparties dans l'année (Glaser & Janssens, 1986). Notamment, Glaser rapporte que près d'un tiers des espèces vasculaires observées dans les tourbières ombratropes à influence maritime sont, dans les sites plus continentaux, restreintes aux conditions minérotropes ou aux milieux mésiques et aux sols minéraux. Les tourbières à sphaignes peuvent également abriter certaines espèces de lichens, qui présentent elles aussi des différences locales d'abondance influencées par un gradient climatique longitudinal (Clayden, 2010; Glaser & Janssens, 1986).

Les lichens les plus fréquemment rencontrés dans les tourbières, particulièrement des espèces fruticuleuses appartenant au genre *Cladonia* (Bastien & Garneau, 1997), incluent : *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris* et *C. mitis* (Glaser & Janssens, 1986). Ils sont généralement plus abondants dans les milieux tourbeux à influence maritime, où le climat est plus humide et où le niveau de la nappe phréatique est moins variable et plus près de la surface du sol (Glaser & Janssens, 1986) et où les arbres sont moins nombreux. Dans la portion Nord du Nouveau-Brunswick, les lichens peuvent couvrir jusqu'à 80% de la surface des buttes, tandis qu'ils sont

peu communs dans les sites continentaux au climat plus sec, où les fluctuations de la nappe phréatique sont plus importantes (Glaser & Janssens, 1986). L'abondance localement accrue des lichens dans les tourbières maritimes serait aussi liée à l'importance moindre du couvert nival dans ce domaine climatique, où c'est sous forme de pluie que tombent la majeure partie des précipitations (Glaser & Janssens, 1986; Glaser, 1992). Les sphaignes colonisant les buttes, malgré un taux de croissance supérieur à celui des lichens (Vasander, 1981), n'y bénéficient donc pas de l'effet protecteur qu'offre une couche de neige contre les dommages hivernaux dus au gel et au vent. En résulte l'inhibition de la croissance des sphaignes, et même la mortalité locale de celles-ci, favorisant l'expansion des lichens et expliquant leur abondance accrue dans les tourbières de la région Atlantique (Damman, 1977; Glaser & Janssens, 1986).

## **La restauration des tourbières à sphaignes**

Développée depuis près de trente ans, la méthode de transfert de la couche muscinale (MTCM) permet de restaurer les tourbières une fois que l'extraction de tourbe a cessé. Cette méthode fait aujourd'hui partie des opérations d'aménagement usuelles de l'industrie des producteurs de tourbe horticole, avec 128 projets de restauration totalisant plus de 2 000 hectares en superficies restaurées au Canada (UNEP, 2022).

Puisque la couche supérieure du dépôt de tourbe – l'acrotelme, la couche vivante – a été complètement retirée, le fonctionnement hydrologique et les propriétés physicochimiques de la tourbe des sites à restaurer ont été fondamentalement altérés (Price, Rochefort & Quinty, 1998; Price, 1996; Wind-Mulder & Vitt, 2000). Avec le retrait de la couche vivante du dépôt de tourbe, la banque de propagules permettant la régénération de la flore présente par succession secondaire a également disparu (Salonen & Setälä, 1992). Sans intervention active, c'est donc une trajectoire de succession primaire qu'emprunte la recolonisation spontanée des tourbières à sphaignes post-extraction de tourbe (Campbell, Rochefort & Lavoie, 2003). Avant les travaux, les surfaces à restaurer représentent des environnements hostiles à la colonisation végétale (Campbell, Lavoie & Rochefort, 2002; Poulin et coll., 2005; Salonen, 1994; Salonen & Setälä, 1992). Lorsque la recolonisation végétale n'est pas facilitée par des actions de restauration, le couvert de sphaignes dans les tourbières laissées à elles-mêmes peut demeurer très faible, même après plusieurs décennies (Graf, Rochefort & Poulin, 2008; Lavoie et coll., 2003; Salonen, 1987). La tourbe à nu résiduelle, d'une teinte presque noire, devient très chaude et s'assèche très rapidement. C'est sans compter le fait qu'à sa surface, il se forme une croûte qui brise la connectivité capillaire entre les végétaux en régénération et le substrat en-dessous, contraignant notamment l'accès en eau (Price, Heathwaite & Baird, 2003). La tourbe résiduelle n'en demeure pas moins instable, subissant les effets du soulèvement gélival, ou des conséquences des cycles gel-dégel répétitifs automnaux et printaniers, qui déracinent les végétaux tentant de s'y établir (Groeneveld & Rochefort, 2002).

Chacune des étapes de la restauration par transfert de la couche muscinale vise à rendre les tourbières post-extraction moins hostiles à la recolonisation végétale, et à faciliter le retour d'espèces tourbicoles typiques. Les grandes lignes de la méthode incluent : la planification de la restauration, la préparation de la surface à restaurer, la récolte de matériel végétal dans un site donneur naturel, l'épandage du matériel sur la surface à restaurer, l'ajout d'un paillis de paille, la fertilisation à la roche phosphatée et le remouillage du secteur.

La première étape, à ne pas négliger avant de commencer les travaux, est la planification de la restauration. Il est nécessaire d'avoir un portrait détaillé de la condition dans laquelle se trouve la surface à restaurer : hydrologie, physicochimie, etc. pour déterminer la meilleure façon de procéder pour la restaurer. Conformément aux principes de la *Society for Ecological Restoration*, un écosystème de référence doit également être défini : il représentera la cible à atteindre. Ainsi, l'écosystème à restaurer doit non seulement transitionner d'un état « perturbé » vers un état « non perturbé », mais aussi se rapprocher de l'écosystème fonctionnel préalablement existant (Wortley, Hero & Howes, 2013).

La première phase concrète des travaux de restauration consiste à reprofilier le terrain, auquel une forme convexe avait été donnée pour faciliter l'écoulement de l'eau vers des canaux de drainage en périphérie (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020). Puisque l'eau ne devrait pas évacuée de la tourbière restaurée, mais bien y être répartie uniformément, le terrain est aplani afin que les surfaces créées ne possèdent aucun relief résiduel (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011).

Les travaux de restauration se poursuivent avec la récolte des dix premiers centimètres de la végétation dans un secteur de tourbière naturelle idéalement à proximité, la fragmentation mécanique et l'épandage de ce matériel végétal sur la surface à restaurer. Lorsque seuls les dix premiers centimètres de la végétation du site donneur sont récoltés, celle-ci se régénère d'elle-même en quelques années seulement (Guéné-Nanchen, Hugron & Rochefort, 2018), certains sites donneurs pourraient même être utilisés à plus d'une occasion. La réintroduction active des fragments de sphaignes est possible, car les mousses du genre *Sphagnum* possèdent la capacité de régénération à partir de fragments d'au moins 0,5 cm de longueur (Campeau & Rochefort, 1996; Melosik & Sastad, 2005). Il est suggéré que les fragments réintroduits proviennent, dans la mesure du possible, d'une tourbière à proximité de la surface à restaurer (pour minimiser les coûts de transport et en général d'un site voué à un changement des terres ou provenant d'une ferme de culture de sphaignes; Guéné-Nanchen & St-Hilaire 2022), les propagules d'origine locale étant génétiquement mieux adaptées aux conditions locales (Dhar, Comeau & Vassov, 2019). Lors de l'épandage du matériel végétal, les fragments sont généralement réintroduits en une mince couche uniforme d'environ un et deux centimètres d'épaisseur, dans un ratio 1 : 10 (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020). Ainsi, cela signifie qu'avec un site donneur d'un hectare, il est possible de restaurer dix hectares de tourbière.

Un paillis de paille est par la suite épandu par-dessus les fragments réintroduits, ce dernier ayant été identifié comme le moyen idéal de protéger les fragments de sphaignes réintroduits de la dessication (Bastien & Rochefort, 1998). Grâce à la paille, les conditions microclimatiques que subissent les sphaignes en régénération sont plus clémentes : ombre, température plus fraîche, humidité accrue, vent moins important et dessication ralenti (Groeneveld & Rochefort, 2005). Ce phénomène n'est cependant que temporaire, puisque le paillis de paille tend à se décomposer rapidement, ayant le plus souvent entièrement disparu au bout d'environ trois ans (Groeneveld & Rochefort, 2005).

L'avant-dernière étape de la restauration, la fertilisation phosphatée, favorise temporairement l'établissement, non pas de la sphaigne, mais de la mousse *Polytrichum strictum* (Sottocornalo, Boudreau & Rochefort, 2007) dont l'effet bénéfique pour l'établissement des sphaignes typiques des bogs a été montré (Groeneveld, Massé & Rochefort, 2007). En permettant, entre autres, la stabilisation du substrat tourbeux, le polytric protège les végétaux en régénération des dommages automnaux et printaniers causés par le soulèvement gélival (Groeneveld & Rochefort, 2005), ce qui lui a valu d'être qualifié d'espèce compagne (Groeneveld, Massé & Rochefort, 2007; Groeneveld & Rochefort, 2005). Les travaux de restauration se concluent par le remouillage du secteur restauré, étape qui passe par le blocage des canaux de drainage creusés lors des activités d'extraction (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020) et qui doit aboutir en une remontée de la nappe phréatique (Ketcheson & Price, 2011; McCarter & Price, 2013). Ces canaux sont communément, soit bloqués grâce à des barrages, soit entièrement comblés avec de la tourbe (Chimner et coll., 2017). La raison pour laquelle cela doit être fait en dernier : il serait impossible de réaliser les autres étapes de la restauration sur une surface déjà remouillée, où la machinerie s'enliserait et ne pourrait pas circuler (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020).

Le but principal de la MTCM est de rétablir la fonction d'accumulation de tourbe par la régénération d'un couvert de sphaignes capables d'une telle accumulation (Quinty, LeBlanc & Rochefort., 2020; Vitt et coll., 2011). Dans une perspective plus globale et à plus long terme, la restauration vise aussi le retour de toute la biodiversité – à plusieurs niveaux d'organisation : populations, espèces, écosystèmes, etc. – typique des tourbières à sphaignes (Gorham & Rochefort, 2003). Pour atteindre ces cibles, des études précédentes ont montré que ce sont les espèces de sphaignes formant des buttes, faisant partie des sous-genres *Acutifolia* et *Sphagnum*, qui donnent les meilleurs résultats lors de la restauration. *Sphagnum fuscum*, une espèce typique des buttes (Vitt, 2014), figure parmi les plus performantes. Lorsque rassemblées en colonies, les sphaignes de buttes possèdent en effet une meilleure capacité à transporter l'eau par capillarité du substrat sur lequel elles reposent jusqu'à leurs cellules, les rendant (les colonies, et non les individus) ainsi plus résistantes aux périodes de sécheresse prolongée (Campeau & Rochefort, 2000; Hájek & Beckett, 2008; Sagot & Rochefort, 1996). Cela fait donc des sphaignes de buttes de meilleures candidates pour recoloniser les tourbières restaurées (Chirino,

Campeau & Rochefort, 2006), où les variations hydrologiques sont plus importantes que dans les tourbières naturelles.

Les sites donneurs qui servent pour la récolte de la végétation sont donc choisis selon un critère de couvert minimal de 50 % par ces deux taxons combinés, en plus de devoir être majoritairement recouverts par un tapis muscinal (plus de 60 % de recouvrement - Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019). L'espèce *Polytrichum strictum* doit également être présente au site donneur, même en faible abondance (avec un minimum de 0,5 % de recouvrement), puisque des études précédentes ont montré son effet bénéfique comme espèce compagne pour les sphaignes en régénération (Groeneveld, Massé & Rochefort, 2007). Quant aux indices d'un site donneur inadéquat, ils incluent entre autres une forte présence d'espèces de milieux mésiques, comme d'espèces forestières ou de lichens, tout comme une dominance d'espèces de sphaignes de dépressions et de mares, du sous-genre *Cuspidata* (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019). Les sites dominés par les plantes graminoides ou présentant un dense couvert d'éricacées sous lequel se trouvent peu de mousses sont aussi à éviter. D'autre part, il existe aussi une contrainte logistique lors de la sélection des lieux de récolte du matériel végétal à réintroduire pour la restauration : les sites donneurs choisis doivent permettre le passage de la machinerie. Ainsi, le type de végétation réintroduit pour la restauration des tourbières horticoles est assez restreint en composition dominante des mousses.

### Le suivi de la restauration

Depuis plus de 20 ans, en collaboration avec l'industrie canadienne des producteurs de tourbe, un suivi de la végétation post-restauration est réalisé, notamment afin d'évaluer la progression des tourbières restaurées le long de la trajectoire vers l'écosystème de référence préalablement défini.

Les inventaires botaniques suivant la restauration par MTCM ont révélé l'assemblage de trois types principaux de communautés végétales pouvant se développer après la restauration (González & Rochefort, 2019). Les tourbières restaurées peuvent donc emprunter trois trajectoires de succession écologique et évoluer vers une communauté soit : de type « *Sphagnum-Eriophorum* », de type « *Sphagnum-Polytrichum strictum* » ou de type « faible couvert d'espèces tourbicoles diversifiées ». Les travaux de González et Rochefort (2014 et 2019) ont toutefois montré qu'une transition en cours de succession – d'une dominance des polytrics vers une dominance des sphaignes, entre autres cas – n'est pas à exclure. Il se produit donc une évolution de la composition des communautés végétales, incluant des communautés muscinales, dans les tourbières restaurées, au fil du temps post-restauration. Ainsi, bien qu'une communauté de type « *Sphagnum-Eriophorum* » représente l'issue idéale à la restauration, la trajectoire de succession vers une communauté de « *Sphagnum-Polytrichum* » est également vue comme un succès de restauration. En combinant ces deux

trajectoires de succession, ce sont 70 % des parcelles étudiées par les deux chercheurs qui constituent des succès de restauration.

Devant récupérer d'une altération profonde de leur hydrologie et de leurs propriétés physiques et chimiques, les tourbières restaurées (selon le temps depuis la restauration) présentent tout de même quelques différences avec les tourbières naturelles. Cela concerne notamment : la variabilité des conditions hydrologiques, la microtopographie et les propriétés physicochimiques (Price, 1996; Wind-Mulder et Vitt, 2000). Pour plusieurs paramètres physicochimiques, elles présentent des valeurs intermédiaires entre celles des tourbières post-extraction non restaurées et celles des tourbières naturelles – selon l'épaisseur de l'horizon de tourbe résiduelle (Price, Heathwaite & Baird, 2003; Rochefort & Lode, 2006). Les sols des tourbières restaurées présentent également une teneur en éléments nutritifs et en composés chimiques généralement supérieure à celle des tourbières naturelles, tout comme un pH et une conductivité électrique souvent plus élevés (Andersen, Landry & Rochefort, 2011; Wind-Mulder & Vitt, 2000). Toutefois, cela dépend encore de la profondeur jusqu'à laquelle la tourbe a été extraite, et de l'atteinte, ou non, de l'horizon de tourbe minérotrophe, moins acide.

Grâce au suivi post-restauration, le taux de transfert de la méthode de restauration a pu être calculé pour les plantes vasculaires. Statistique communément utilisée pour évaluer le succès de projets visant à rétablir des communautés végétales diversifiées, un taux de transfert est la proportion des espèces présentes dans le matériel végétal réintroduit, ou « donneur », qui ont réussi à coloniser les surfaces restaurées (Koch, 2007; Török et coll., 2011; Wolters et coll., 2017). Cette valeur a déjà été déterminée à  $82 \pm 9\%$  pour les plantes vasculaires à partir de plus de vingt tourbières restaurées dans l'Est du Canada ( $n = 22$ ) (Hugron et coll., 2020). En comparaison avec la restauration écologique d'autres types d'écosystèmes, qui génère des taux de transfert d'en moyenne 68 % pour les milieux humides en général (compilé à partir de Donath et coll., 2007; Hözel & Otte, 2003; Klimkowska et coll., 2009; Patzelt et coll., 2001; Poschlod & Biewer, 2005; Rasran et coll., 2006, 2007) et de 62 % pour les prairies (Hedberg & Kotowski, 2010; Kiehl et coll., 2010), la valeur de 82 % est très encourageante.

Au cours de cette recherche, réalisée par Hugron et coll. (2020), cinq espèces ne parvenant pas à se rétablir efficacement dans les tourbières restaurées ont pu être identifiées : *Carex trisperma*, *Cypripedium acaule*, *Ilex mucronata*, *Maianthemum trifolium* et *Rubus chamaemorus*. Les causes de leur absence ont également été examinées, leur échec de recolonisation étant surtout relié à la complexité de leur cycle de reproduction. C'est notamment le cas de l'orchidée *Cypripedium acaule*, dont la germination dans la nature nécessite une symbiose mycorhizienne hautement spécifique (Bunch et coll., 2013; Shefferson et coll., 2005).

Le retour des patrons typiques de buttes et de dépressions dans les tourbières restaurées a également déjà été investigué. Selon les résultats de Pouliot, Rochefort et Karofeld (2011), il y a initiation rapide de la

formation des buttes après la restauration (aussi observé par Benscoter & Vitt, 2008), et évolution subséquente des patrons microtopographiques vers ceux typiques des tourbières à sphagnes naturelles. Dix ans seulement après la restauration, le nombre et la hauteur maximale des buttes seraient comparables dans les tourbières restaurées et dans leurs équivalents naturels. Toutefois, les buttes observées dans les tourbières restaurées demeurent moins larges horizontalement que celles des tourbières intactes. En comparaison avec leur hauteur maximale, le triple du temps pourrait être nécessaire pour que la hauteur moyenne des buttes soit similaire à leur hauteur moyenne dans les bogs naturels. De même, Pouliot, Rochefort et Karofeld (2011) estiment que cela prendrait entre deux et trois décennies pour observer, dans les tourbières restaurées par MTCM, un profil général de microtopographie similaire à celui des tourbières intactes.

## Objectifs du projet

Il reste cependant plusieurs questions en quête de réponse quant à l'efficacité de la méthode de transfert de la couche muscinale pour rétablir la diversité en bryophytes, qui constituent une composante essentielle des tourbières à sphagnes. Quel est le succès de transfert de la MTCM pour les bryophytes? Existe-t-il, comme pour les plantes vasculaires, des espèces de bryophytes qui ne réussissent pas à recoloniser les sites restaurés? Si oui, quelles sont ces espèces? Comment la diversité des communautés muscinales évolue-t-elle au fil du temps post-restauration? Et au fil du processus de développement de la microtopographie de surface typique des tourbières? Ainsi, les objectifs de ce projet sont les suivants :

1. Déterminer le succès de transfert pour les bryophytes, c'est-à-dire la proportion des espèces de bryophytes présentes dans le matériel du site donneur qui se sont régénérées dans les tourbières à sphagnes restaurées par la méthode de transfert de la couche muscinale.
2. Identifier les espèces de bryophytes (sphagnes, autres mousses et hépatiques) présentes dans le matériel végétal en provenance de sites donneurs naturels épandu sur les superficies à restaurer ne parvenant pas à recoloniser ces dernières.
3.
  - a) Comparer la diversité bryophytique et lichénique des tourbières restaurées par MTCM à celle des sites donneurs naturels d'où le matériel épandu provient.
  - b) Déterminer l'influence du temps post-restauration, soit du nombre d'années écoulées depuis les travaux de restauration, sur la diversité bryophytique, lichénique, en types de substrats et en microhabitats des tourbières restaurées par MTCM.

4. Déterminer l'effet de l'évolution post-restauration de l'hétérogénéité des tourbières restaurées sur leur diversité muscinale, soit en termes de diversité des types de substrats disponibles à la colonisation ou en termes de diversité des microhabitats typiques des tourbières à sphaignes.

## Hypothèses de recherche

En lien avec les objectifs précédents, deux hypothèses principales ont été formulées :

1. Certaines espèces de bryophytes ne parviennent pas à recoloniser les tourbières à sphaignes restaurées par la technique de transfert de la couche muscinale.
2. La diversité des bryophytes dans les tourbières restaurées par la méthode de transfert de la couche muscinale augmente selon le niveau de développement des patrons microtopographiques de buttes et de dépressions post-restauration, et donc avec le temps.

## Bibliographie

- Albrecht, J., Peters, M. K., Becker, J. N., Behler, C., Classen, A., Ensslin, A., ... & Schleuning, M. (2021). Species richness is more important for ecosystem functioning than species turnover along an elevational gradient. *Nature ecology & evolution*, 5(12), 1582-1593.
- Anderson D. S., Davis R. B. (1997). The vegetation and its environments in Maine peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 75(10), 1785–1805. <https://doi.org/10.1139/b97-893>
- Andrus, R. E. (1986). Some aspects of Sphagnum ecology. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 416-426.
- Andrus R. E., Wagner D. J., Titus J. E. (1983). Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. *Canadian Journal of Botany*, 61(12), 3128-3139.
- Asada T., Warner B. G., Pojar J. (2003). Environmental factors responsible for shaping an open peatland-forest complex on the hypermaritime north coast of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2380-2394. <https://doi.org/10.1139/x03-174>
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M. I., Hungate, B. A., Griffin, J. N. (2014). Linking biodiversity and ecosystem services: current uncertainties and the necessary next steps. *Bioscience*, 64(1), 49–57. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit003>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51-57.
- Bastien, D. F., Garneau, M. (1997). Clé d'identification macroscopique de 36 espèces de sphaignes de l'Est du Canada. Rapport divers 61. *Commission Géologique du Canada*.
- Belyea, L.R. (1996). Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. *Oikos*. 77(3), 529-539.
- Belyea, L.R., Clymo, R.S. (2001). Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings Of The Royal Society Of London*. 268: 1315-1321.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A., & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325(5944), 1121-1124.
- Benscoter, B. W., Vitt, D. H. (2008). Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. *Ecosystems*, 11(7), 1054–1064. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9178-4>

- Bledsoe B. P., Shear T.H. (2000). Vegetation along hydrologic and edaphic gradients in a North Carolina coastal plain creek bottom and implications for restoration. *Wetlands*. 20:126–47.
- Bragazza L., Rydin H., Gerdol R. (2005). Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, 177, 223-236.
- Bruland G. L., Richardson C.J. (2005). Hydrologic, edaphic, and vegetative responses to microtopographic reestablishment in a restored wetland. *Restoration Ecology*. 13:515–23.
- Bunch, W. D., Cowden, C. C., Wurzburger, N., & Shefferson, R. P. (2013). Geography and soil chemistry drive the distribution of fungal associations in lady's slipper orchid, *Cypripedium acaule*. *Botany*, 91(12), 850-856.
- Campbell, D.R., Lavoie, C., Rochefort, L. (2002). Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*. 82: 85–95.
- Campbell D. R., Rochefort L., Lavoie C. (2003). Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 78-91.
- Campbell, D., Rochefort, L. (2001). La végétation : gradients. Dans : Payette, S. & Rochefort, L. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada, pp. 129-140
- Campeau S., Rochefort L. (2000). Production rate and water content of *Sphagnum* on restored cutover peatlands: comparison with natural areas. Dans: Rochefort, L. & Daigle, J.- Y. (eds.) *Sustaining our peatlands: Proceedings of the 11th International Peat Congress, Québec City, Canada (6-12 August 2000)*, Vol. II, pp. 727-730. Canadian Society of Peat and Peatlands & International Peat Society, Edmonton, AB, CA.
- Campeau S., Rochefort L. (1996). *Sphagnum* regeneration on bare peat surfaces: field and greenhouse experiments. *Journal of Applied Ecology*, 33, 599-608.
- Cardinale, B. J., Venail, P., Narwani, A., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Kinzig, A. P., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão Laura H, Bates, A. E., Blowes, S. A., Dornelas, M., Gonzalez, A., Magurran, A. E., Supp, S. R., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bruelheide, H., Byrnes, J. E. K., Cabral, J. S., Elahi, R., Gomez, C., Guzman, H. M., Isbell, F., ... O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128(8), 1079–1091. <https://doi.org/10.1111/oik.05968>
- Chimner R. A., Cooper D. J., Wurster F. C., Rochefort, L. (2017). An overview of peatland restoration in North America: where are we after 25 years? *Restoration Ecology*, 25(2), 283–292. <https://doi.org/10.1111/rec.12434>
- Chirino, C., Campeau, S., Rochefort, L. (2006). *Sphagnum* establishment on bare peat: the importance of climatic variability and *Sphagnum* species richness. *Applied Vegetation Science*, 9(2), 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00678.x>
- Clymo, R. S., Hayward, P. M. (1982). The ecology of *Sphagnum*. In *Bryophyte ecology*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 229-289.
- Damman, A. W. H. (1986). Hydrology, development, and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 384–394. <https://doi.org/10.1139/b86-055>
- Damman, A. W. H. (1978). Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. *Oikos*, 30(3), 480–480. <https://doi.org/10.2307/3543344>
- Damman A. W. H. (1977). Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, 35(3), 137–151. <https://doi.org/10.1007/BF02097065>
- Damman A. W. H., Dowhan J. J. (1981). Vegetation and habitat conditions in western head bog, a southern Nova Scotian plateau bog. *Canadian Journal of Botany*, 59(7), 1343–1359. <https://doi.org/10.1139/b81-181>
- Damman A.W.H., French T.W. (1987) The ecology of peat bogs of the glaciated northeastern United States: a community profile. US Fish and Wildlife Service Biological Report 85.

- Dhar A., Comeau P. G., Vassov R. (2019). Effects of cover soil stockpiling on plant community development following reclamation of oil sands sites in Alberta. *Restoration Ecology*, 27:352–360. doi:10.1111/rec.12858.
- Dirzo, R., Raven, P.H. (2003). Global State Of Biodiversity And Loss. *Annual Reviews On Environment And Resources*. Volume 28, pages 137-167.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D., Baker, A. J. M. (1997). Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science*, 277(5325), 515–522. <http://www.jstor.org/stable/2892540>
- Donath, T. W., Bissels, S., Hözel, N., Otte, A. (2007). Large scale application of diaspore transfer with plant material in restoration practice—Impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation*, 138(1-2), 224-234.
- Fluet-Chouinard, E., Stocker, B. D., Zhang, Z., Malhotra, A., Melton, J. R., Poulter, B., McIntyre, P. B. (2023). Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature*, 614(7947), 281-286.
- Glaser, P. H. (1992). Raised bogs in eastern North America--regional controls for species richness and floristic assemblages. *Journal of Ecology*, 80(3), 535–554. <https://doi.org/10.2307/2260697>
- Glaser P. H., Janssens J. A. (1986). Raised bogs in Eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 395–415. <https://doi.org/10.1139/b86-056>
- Gonzalez, A., Cardinale, B. J., Allington, G. R. H., Byrnes, J., Arthur Endsley, K., Brown, D. G., Hooper, D. U., Isbell, F., O'Connor, M. I., & Loreau, M. (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>
- González, E., Rochefort, L. (2019). Declaring success in *Sphagnum* peatland restoration: identifying outcomes from readily measurable vegetation descriptors. *Mires Peat*. Volume 24:19, pages 1-16.
- González, E., Rochefort, L. (2014). Drivers of success in 53 cutover bogs restored by a moss layer transfer technique. *Ecological Engineering*. Volume 68, pages 279-290.
- Gorham E., Rochefort L. (2003). Peatland restoration: a brief assessment with special reference to *Sphagnum* bogs. *Wetlands Ecology and Management*, 11, 109-119.
- Graf, M. D., Rochefort, L., Poulin, M. (2008). Spontaneous revegetation of cutaway peatlands of north America. *Wetlands*, 28(1), 28–39. <https://doi.org/10.1672/06-136.1>
- Groeneveld, E., Massé, A., Rochefort, L. (2007). *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology*, 15(4), 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Groeneveld E., Rochefort L. (2005). *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology*, 13: 74–82.
- Groeneveld E., Rochefort L. (2002). Nursing plants in peatland restoration: on their potential use to alleviate frost heaving problems. *Suo*, 53: 73–85.
- Guéné-Nanchen, M., Hugron, S., Rochefort, L. (2018). Harvesting surface vegetation does not impede self-recovery of *Sphagnum* peatlands. *Restoration Ecology*, 27(1), 178–188. <https://doi.org/10.1111/rec.12834>
- Hájek, T., Beckett, R. P. (2008). Effect of water content components on desiccation and recovery in *Sphagnum* mosses. *Annals of Botany*, 101(1), 165-173.
- Hedberg, P., Kotowski, W. (2010). New nature by sowing? the current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation*, 18(4), 304–308. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.01.003>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., & Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184.
- Hözel, N., Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 131-140.

- Howie, S.A. (2013) Bogs and their laggs in coastal British Columbia, Canada: characteristics of topography, depth to water table, hydrochemistry, peat properties, and vegetation at the bog margin. Dissertation, Simon Fraser University.
- Howie, S. A., Meerveld, I. T.-van. (2011). The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands: Official Scholarly Journal of the Society of Wetland Scientists*, 31(3), 613–622. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0168-5>.
- Hugron, S., Guéné-Nanchen, M., Roux, N., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. 2020. Plant reintroduction in restored peatlands: 80% successfully transferred – Does the remaining 20% matter? *Global Ecology and Conservation*, 22 e01000.
- Ingram, H. A. P. (1978) Soil layers in mires: function and terminology. *Journal of Soil Science*, 29(2), 224–227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1978.tb02053.x>
- IPBES (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Brondizio, E.S., Settele, J., Diaz, S., Ngo, H.T. (éditeurs). Secrétariat de l'IPBES, Bonn, Allemagne. 1148 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>.
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Diaz, S., Hector, A., Mace, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Karlin, E. F., Bliss, L. C. (1984). Variation in substrate chemistry along microtopographical and water-chemistry gradients in peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 62(1), 142–153. <https://doi.org/10.1139/b84-023>
- Ketcheson S. J., Price J. (2011) The impact of peatland restoration on the site hydrology of an abandoned block-cut bog. *Wetlands*. 31:1263–1274
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Den Held, S., Brienen, R., Verbeek, S., Vegelin, K. (2009). Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. *Applied Vegetation Science*, 12(3), 304–315.
- Koch, J.M. (2007). Restoring a jarrah forest understorey vegetation after bauxite mining in Western Australia. *Restoration Ecology*. 15, S26eS39.
- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Flatberg, K. I., Shaw, A. J., Brochmann, C., Stenøien, H. K. (2016). Long-distance dispersal and barriers shape genetic structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the northern hemisphere. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1215–1226. <https://doi.org/10.1111/jbi.12716>
- Lachance, D., Fortin, G., Dufour Tremblay, G. (2021). *Identification et délimitation des milieux humides du Québec méridional – version décembre 2021*. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction adjointe de la conservation des milieux humides, 119p. En ligne, <https://www.environnement.gouv.qc.ca/eau/rives/guide-identif-dellimit-milieux-humides.pdf>. Consulté le 23 octobre 2023.
- Langlois, M. (2014). Landscape analysis & boundary detection of bog peatlands' transition to mineral land: The laggs of the eastern New Brunswick Lowlands, Canada. Mémoire de maîtrise, Université de Waterloo.
- Larkin, D., Vivian-Smith, G., Zedler, J.B. (2006). Topographic heterogeneity theory and ecological restoration. p. 142–64. Dans D. A. Falk, M. A. Palmer, J. B. Zedler (eds.) *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, Washington, DC, USA.
- Lavoie C., Grosvernier P., Girard M., Marcoux K. (2003). Spontaneous revegetation of mined peatlands: an useful restoration tool?. *Wetlands ecology and Management*, 11, 97-107.
- Loreau, M., Mazancourt, C., & Duffy, E. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Mace, G. M., Norris, K., Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Malmer, N. (1986). Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 375–383. <https://doi.org/10.1139/b86-054>
- McCarter C. P. R., Price J. (2013) The hydrology of the Bois-des-Bel bog peatland restoration: 10 years post-restoration. *Ecological Engineering*. 55:73–81
- McCune B., Grace J. B. (2002). *Analysis of ecological communities*. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.

- Melosik I., Såstad S. M. (2005). In vitro propagation of selected *Sphagnum* species (section *Subsecunda*). *Lindbergia*, 21-31.
- Minayeva, T. Y., Bragg, O., Sirin, A. A. (2017). Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity. *Mires and Peat*, 19(1), 1-36.
- Moore, P. D. (1991). Ups and downs in peatland. *Nature*, 353: 299–300. <https://doi.org/10.1038/353299a0>
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot Francois, Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller Caroline, Obermaier, E., Prati, D., Socher, S. A., Sonnemann, I., Wäschke Nicole, Wubet, T., Wurst, S., Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the german biodiversity exploratories. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Mulligan, R. C., & Gignac, L. D. (2001). Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants. *Canadian Journal of Botany*, 79(4), 404–411.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Boiger Luca, Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Diaz Sandra, Echeverria-Londoño Susy, Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nungesser, M.K. (2003). Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecological Modelling*, 65: 175-207.
- Økland R. H. (1990). A phytoecological study of the mire northern Kisselbergmosen, SE Norway. iii. diversity and habitat niche relationships. *Nordic Journal of Botany*, 10(2), 191–220. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1990.tb01766.x>
- Paradis, É., Rochefort, L., Langlois, M. (2015). The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*. 216, 999–1018. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0485-5>
- Patzelt, A., Wild, U., Pfadenhauer, J. (2001). Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology*, 9(2), 127-136.
- Payette, S. (2001). Chapitre 2 : Les principaux types de tourbières. Dans : Payette, S. & Rochefort, L. (éds.). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada, pp.39-89.
- Payette, S., Rochefort, L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada.
- Pellerin S., Lagneau L. A., Lavoie M., Larocque M. (2009). Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), 720-731.
- Pellerin, S., Poulin, M. (2013). *Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable*. Ministère du Développement Durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs. Gouvernement du Québec. 104 pages.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca Vânia, Alkemade, R., Scharlemann Jörn P. W., Fernandez-Manjarrés Juan F., Araújo Miguel B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, H. D., Gilman, E. L., Guénette S., Hurt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., ... Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330(6010), 1496–1501.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., & Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246752.
- Poschlod, P., Biewer, H. (2005). Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica*, 40, 13-34.
- Poulin M., Rochefort L., Quinty F., Lavoie C. (2005). Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83(5), 539–557.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2011). Initiation of microtopography in revegetated cutover peatlands. *Applied Vegetation Science*, 14(2), 158–171. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01118.x>
- Price, J. (1996). Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*. Volume 10, pages 1263-1272.

- Price J., Heathwaite A. L., Baird A. J. (2003). Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: An overview of management approaches. *Wetlands Ecology & Management*, 11.
- Price J., Rochefort L., Quinty F. (1998) Energy and moisture considerations on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and *Sphagnum* regeneration. *Ecological Engineering*. 10 : 293-312.
- Purvis A., Hector A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212–9.
- Quinty F., LeBlanc M.-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Épandage du matériel végétal, du paillis et du fertilisant*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Planification de la restauration*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Préparation du site et remouillage*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty F., LeBlanc M.C., Rochefort L. (2019). *Guide de restauration des tourbières - Récolte du matériel végétal et gestion des sites donneurs*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Räsänen, A., Albrecht, E., Annala, M., Aro, L., Laine, A. M., Maanavilja, L., ... & Tolvanen, A. (2023). After-use of peat extraction sites–A systematic review of biodiversity, climate, hydrological and social impacts. *Science of the Total Environment*, 163583.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2007). Effects of topsoil removal, seed transfer with plant material and moderate grazing on restoration of riparian fen grasslands. *Applied Vegetation Science*, 10(3), 451-460.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2006). Seed content and conservation evaluation of hay material of fen grasslands. *Journal for Nature Conservation*, 14(1), 34-45.
- Rochefort, L., & Bastien, D. F. (1998). Réintroduction de sphagnes dans une tourbière exploitée: Évaluation de divers moyens de protection contre la dessiccation. *Écoscience*, 5(1), 117-127.
- Rochefort, L., Lode, E. (2006). Restoration of degraded boreal peatlands. Pages 381–423 dans R. K. Wieder et D. H. Vitt, éditeurs. *Boreal peatlands ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Rochefort, L., Vitt, D.H. Bayley, S.E. (1990). Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*. 71: 1986–2000.
- Rydin, H. (1997). Competition among bryophytes. *Advances in Bryology*. 6: 135–168.
- Rydin, H., Sjörs, H., Lofroth, M. (1999) Mires. Dans: Rydin, H., Snøejis, P., Diekmann, M. (eds) Swedish Plant Geography. *Acta Phytogeographica Suecica* 84:91–112.
- Sagot C., Rochefort L. (1996). *Sphagnum* desiccation tolerance. *Cryptogamie Bryologie Et Lichenologie*, 17(3), 171–184.
- Salonen V. (1994). Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science*, 5(3), 403–408.
- Salonen V. (1987). Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Ecography*, 10(3), 171-174.
- Salonen V., Setälä H. (1992). Plant colonization of bare peat surface-relative importance of seed availability and soil. *Ecography*, 15(2), 199-204.
- Shannon C. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*. 27:379–423, 623–656.
- Shefferson, R. P., Weiss, M., Kull, T. I. I. U., & Taylor, D. L. (2005). High specificity generally characterizes mycorrhizal association in rare lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Molecular ecology*, 14(2), 613-626.
- Sjörs, H. (1959). Bogs and fens in the Hudson Bay lowlands. *Arctic*, 12(1), 2-19.
- Sjörs, H. (1948). Myrvegetation i bergslagen. *Acta Phytogeographica Suecica*, 21, Uppsala

- Sottocornalo M., Boudreau S., & Rochefort L. (2007). Peat bog restoration: effects of phosphorus on plant re-establishment. *Ecological Engineering* 31: 29–40.
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Török, P., Vida, E., Deák, B., Lengyel, S., Tóthmérész, B. (2011). Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation*, 20, 2311-2332.
- UNEP (2022). Global Peatlands Assessment – The State of the World's Peatlands: Evidence for action toward the conservation, restoration, and sustainable management of peatlands. Main Report. *Global Peatlands Initiative*. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Vasander H. (1981). The length growth rate, biomass and production of Cladonia arbuscula and C. rangiferina in a raised bog in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 18(3), 237–243.
- Vitt, D. H. (2014). A key and review of bryophytes common in North American peatlands. *Evansia*, 31(4), 121–158. <https://doi.org/10.1639/079.031.0402>
- Vitt, D. H., Crum, H., Snider, J. A. (1975). Vertical zonation of Sphagnum species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. *Michigan Botanist*. 14, 190-200
- Vitt, D. H., House, M. (2021). Bryophytes as key indicators of ecosystem function and structure of northern peatlands. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 43(1), 253-264.
- Vitt D.H., Li Y., Belland R.J. (1995). Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental western Canada. *Bryologist*, 98: 218–227. doi:10.2307/3243306.
- Vitt D. H., Wieder R. K., Xu B., Kaskie M., Koropchak S. (2011). Peatland establishment on mineral soils: effects of water level, amendments, and species after two growing seasons. *Ecological Engineering*, 37(2), 354-363.
- Vivian-Smith, G. (1997). Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85:71–82.
- Wagner D.J., Titus J.E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia* 62: 182–187.
- Warner, B. G., Asada, T. (2006). Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences: Research Across Boundaries*, 68(3), 240–253. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0853-2>
- Wiens, J. A., Hobbs, R. J. (2015). Integrating conservation and restoration in a changing world. *BioScience*. Volume 65, pages 302-312.
- Wind-Mulder, H. L., Vitt, D. H. (2000). Comparisons of water and peat chemistries of a post-harvested and undisturbed peatland with relevance to restoration. *Wetlands*. Volume 20, pages 616-628.
- Wolters, M., de Vries, S., Ozinga, W. A., Bakker, J. P. (2017). Restoration of inland brackish vegetation by large-scale transfer of coastal driftline material. *Applied Vegetation Science*, 20(4), 641-650.
- Wortley L., Hero J.-M., Howes M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537–543. <https://doi.org/10.1111/rec.12028>

# **Chapitre 1 – Peatland restoration according to the Moss Layer Transfer Technique: bryophyte diversity**

Camille Boucher<sup>1</sup>, Line Rochefort<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Peatland Ecology Research Group (PERG) and Centre for Northern Studies (CEN), Université Laval, Quebec City, G1V 0A6, Québec, Canada, [line.rochefort@fsaa.ulaval.ca](mailto:line.rochefort@fsaa.ulaval.ca)

<sup>2</sup>Peatland Ecology Research Group (PERG) and Centre for Northern Studies (CEN), Université Laval, Quebec City, G1V 0A6, Québec, Canada, [camille.boucher.4@ulaval.ca](mailto:camille.boucher.4@ulaval.ca)

Correspondence :

Line Rochefort, Université Laval, Quebec, Canada.

Email: [line.rochefort@fsaa.ulaval.ca](mailto:line.rochefort@fsaa.ulaval.ca)

## Résumé

**Questions :** Comment la diversité de la flore bryophytique et lichénique des tourbières à sphaignes restaurées grâce à la méthode de transfert de la couche muscinale (MTCM) suivant l'extraction mécanique de tourbe horticole évolue-t-elle après la restauration ? Toutes les espèces de bryophytes transférées se rétablissent-elles avec succès ?

**Localisation :** Secteurs de tourbières à sphaignes de l'Est du Canada restaurés par MTCM depuis 6 à 26 ans, et les tourbières naturelles ayant servi à la récolte du matériel végétal transféré lors de la restauration.

**Méthodologie :** Les pools d'espèces de bryophytes et de lichens ont été comparés dans 41 paires de sites donneurs naturels – secteurs de tourbière restaurée afin de déterminer la proportion des espèces de bryophytes se rétablissant avec succès après la restauration (taux de transfert) et l'identité d'espèces potentiellement récalcitrantes à la méthode de restauration. Pour suivre l'évolution de la diversité bryophytique et lichénique post-restauration, celle-ci a été exprimée en termes de richesse spécifique, d'indice de diversité de Shannon et d'indice de diversité de Simpson, selon le temps écoulé depuis les travaux. L'évolution de l'hétérogénéité environnementale des tourbières restaurées a aussi été investiguée en appliquant l'indice de Shannon à des données de diversité en types de substrats et en microhabitats disponibles à la colonisation, récoltées le long des transects d'inventaire.

**Résultats :** Ce sont  $69 \pm 2\%$  des espèces de bryophytes transférées qui colonisent avec succès les tourbières restaurées, avec seulement quatre espèces identifiées comme « récalcitrantes à la restauration ». La flore bryophytique et lichénique des tourbières intactes est moins diversifiée que celle des tourbières restaurées, où la richesse en bryophytes diminue avec l'âge de la restauration. Après cette dernière et avec l'expansion du tapis de sphaignes en régénération, il y a recouvrement des substrats perturbés par le tapis de bryophytes (e.g. tourbe à nu, soulèvement gélival, paille, litière).

**Conclusions :** Après la restauration, les communautés bryophytiques des tourbières restaurées par MTCM évoluent vers celles typiques de leurs équivalents naturels, soit des tourbières de type « bog ouvert ». Au fil de l'expansion du tapis de sphaignes, les bryophytes apparues spontanément, absentes du matériel transféré et souvent des espèces de début de succession, disparaissent progressivement. La méthode de restauration permet ainsi le rétablissement de la diversité de la bryoflore typique des tourbières à sphaignes, les bryophytes identifiées comme récalcitrantes étant surtout associées à des conditions ombragées, lesquelles peuvent ne pas être disponibles de 6 à 26 ans post-restauration. Considérant que l'écosystème de référence ciblé par la restauration est, après tout, le « bog ouvert », aucune intervention autre que de laisser s'écouler davantage de temps depuis celle-ci n'est suggérée pour favoriser le rétablissement des quatre espèces récalcitrantes.

## Abstract

**Question:** How does the diversity of bryophyte and lichen flora in vacuum-extracted Sphagnum peatlands restored using the Moss Layer Transfer Technique (MLTT) evolve after restoration? Do all transferred bryophyte species successfully recover?

**Location:** MLTT-restored Sphagnum peatland sectors in Eastern Canada, post-restoration ages ranging from 6 to 26 years old, and the natural (donor) peatlands that provided the vegetation material transferred during the restoration.

**Methods:** The species pools of bryophytes and lichens were compared in 41 pairs of natural donor peatlands and restored peatland sectors to determine the proportion of bryophyte species successfully re-establishing after restoration (transfer rate) and the identity of potentially recalcitrant species to the restoration method. To track the post-restoration changes in bryophyte diversity, it was assessed in terms of species richness, Shannon diversity index, and Simpson diversity index, based on the time elapsed since the restoration work. The evolution of environmental heterogeneity in restored peatlands was also investigated by applying the Shannon index to diversity data of substrate types and microhabitats available for colonization, collected along inventory transects.

**Results:** It was  $69 \pm 2\%$  of the transferred bryophyte species that successfully colonized the restored peatlands, with only four species identified as “recalcitrant to restoration”. The moss and lichen flora of donor peatlands was less diverse than that of restored peatlands, where bryophyte richness decreased with the age of restoration. After restoration and with the expansion of the regenerating Sphagnum carpet, disturbed substrates (e.g., bare peat, frost heave, straw, litter) disappeared.

**Conclusions:** After restoration, the bryophytic communities of MLTT-restored peatlands transition towards those typical of their natural counterparts, specifically “open bog” type peatlands. As the *Sphagnum* carpet expands, spontaneously appearing bryophytes that were absent in the transferred material and that often represent early successional species gradually disappeared. The restoration method thus enables the recovery of typical bryoflora diversity in *Sphagnum* peatlands, with the identified recalcitrant bryophytes mainly associated with shaded conditions, which may not be available between 6- and 26-years post-restoration. Considering that the targeted reference ecosystem for restoration is ultimately the “open bog,” no intervention other than allowing more time to pass is suggested to promote the recovery of the four recalcitrant species.

## Introduction

As a consequence of human activities, the phenomenon of biodiversity loss that is currently taking place on a global scale, and at an alarming rate (Cardinale et al., 2012) is becoming more and more worrying. Humanity has now severely altered 75% of terrestrial and 67% of aquatic environments, threatening up to one million species with extinction, including: a quarter of known vertebrate species, the same proportion of plants, and 10% of insects (IPBES, 2019). Since 1900, the abundance of native species has dropped by an average of 20%, while since 1700, 21% of the planet’s wetlands have disappeared (Fluet-Chouinard et al., 2023). Also affected by this loss of wetlands are peatlands, of which Canada has over 120 million hectares (UNEP, 2022). Their degradation is the result of various disturbances, such as drainage for agriculture and forestry, industrial mining, or the extraction of peat for horticultural use (Cooper & McDonald, 2000; Pellerin & Poulin, 2013; UNEP, 2022).

Left unrestored, post-extraction vacuum-mined peatlands are hostile environments for plant colonization (Campbell, Lavoie & Rochefort, 2002; Poulin et al., 2005; Salonen, 1994; Salonen & Setälä, 1992), which must follow a primary successional pathway (Campbell, Rochefort & Lavoie, 2003) to recover since the propagule bank for regeneration of the existing flora through secondary succession has disappeared (Salonen & Setälä, 1992). Without active intervention, *Sphagnum* cover may remain very low, even after several decades (Lavoie et al., 2003; Salonen, 1987). In Canada, to restore peatlands once horticultural peat extraction has ceased, the Moss Layer Transfer Technique (MLTT) has been developed for nearly 30 years. It has now been used over areas totalling more than 2,000 ha (UNEP, 2022). With this method, the area to be restored is first flattened, so that the top ten centimeters of vegetation harvested from a natural peatland is spread in a thin layer, then covered with a protective straw mulch, before the restored area is fertilized with phosphate rock and, finally, rewetted by blocking the drainage ditches evacuating water from the peatland (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020). Re-establishing a peat-accumulating *Sphagnum* moss cover is the primary goal of restoration by the MLTT in North America (González & Rochefort, 2019; Rochefort 2000), although recovery of all typical biodiversity is also a long-term goal (Gorham & Rochefort, 2003). Re-establishing biological diversity through

ecological restoration is of great importance for the return of integrity and functions to ecosystems disturbed or destroyed by humans (Rey Benayas et al., 2009; Wiens & Hobbs, 2015), knowing that maintaining diversified communities allows for maximized ecosystem services provisioning (Balvanera et al., 2014; Dirzo & Raven, 2003; Isbell et al., 2017; Mace, Norris & Fitter et al., 2012; Newbold et al., 2015; Tilman, Isbell & Cowles, 2014).

A way to promote plant diversity in restoration projects is through active reintroduction of vegetation.

To assess restoration success in terms of returning plant diversity, the transfer rate (Koch, 2007) can be calculated, being the proportion of species present in the transferred material that successfully colonize the restored site. This calculation has already been done to assess the return of vascular plant diversity in MLTT-restored bogs: 82% of transferred vascular plant species do recover. Only five species were found to be “recalcitrant”, as they struggled to recolonize the 22 post-restoration bogs inventoried in Eastern Canada because of complex reproduction life cycles (Hugron et al., 2020). When calculated from several studies on wetland restoration of all types, the transfer rate averages 68% (compiled from Donath et al., 2007; Hözel & Otte, 2003; Klimkowska et al., 2009; Patzelt et al., 2001; Poschlod & Biewer, 2005; Rasran et al., 2006, 2007), whereas it averages 62% when restoring grasslands (Hedberg & Kotowski, 2010; Kiehl et al., 2010). However, few studies (Evasdotter, 2011; Hedberg et al., 2012; Jeschke, 2012; Karofeld, Müür & Vellak, 2015; Michalska-Hejduk et al., 2017; Purre & Ilomets, 2021; Rochefort et al., 2016; Streitberger et al., 2021) include bryophytes in the calculation of transfer rate, nor have they looked at the return of bryophyte diversity. Rather, most research tends to focus on the broader concept of “bryophyte cover” (Borkenhagen & Cooper, 2019; Gauthier, 2014; González & Rochefort, 2014; Rochefort et al., 2013; Xu et al., 2022), or on the regeneration abilities of individual bryophyte species in restored ecosystems (Graf & Rochefort, 2010; Lamarre, Dhar & Naeth, 2023; Mälson & Rydin, 2007). This is also true for restored *Sphagnum* peatlands; even though bryophytes are the main component of their flora (Payette & Rochefort, 2001). For this reason, calculating the transfer rate of the MLTT restoration approach for bryophytes and searching for potential recalcitrant bryophyte species are among the objectives of this project. As the evolution of bryophyte and lichen communities after restoration remains rarely studied, the effect of restoration age on bryophyte and lichen diversity was also investigated.

Environmental heterogeneity is a determining key for biological diversity (Caners, Cristfield & Lieffers, 2019; Hulshof & Spasojevic, 2020; Stein, Gerstner & Kreft, 2014; Tews et al., 2004; Tilman & Pacala, 1993), including bryophyte diversity (Newmaster et al., 2003). In a heterogeneous system, a greater variety of microhabitats are available, allowing a wider range of species to find the conditions necessary for them to colonize the environment (Cardinale, 2011; Palmer, 1994). In *Sphagnum* peatlands, the evolution of environmental heterogeneity has already been studied post-restoration (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011), as well as post-fire (Benscoter & Vitt, 2008; Guéné-Nanchen, LeBlanc & Rochefort, 2021), a disturbance that leaves the peatlands in a state showing some similarities to post-extraction conditions of horticultural peat. The

formation of hummocks that characterize *Sphagnum* peatlands begins rapidly after restoration, followed by an evolution of microtopographic patterns at restored sites toward those typical of natural peatlands (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011). Pouliot, Rochefort and Karofeld (2011) estimated that between two and three decades are required to observe an overall microtopography pattern in MLTT-restored peatlands, which is similar to that of intact peatlands (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011). However, it remains unclear whether environmental heterogeneity affects bryophyte diversity in bogs restored by the MLTT, and if so, how? To answer this question, the post-restoration evolution of diversity in different microhabitats and substrates and their effect on bryophyte richness were examined in this project.

Thus, this study was the first to assess the return of bryophyte and lichen diversity in 41 MLTT-restored peatland sectors in Eastern Canada. More specifically, this project aimed to: (1) determine the rate of MLTT transfer for bryophytes, (2) identify bryophytes recalcitrant to restoration, if applicable, and (3) investigate post-restoration changes and relation between bryophyte, lichen, microhabitat, and substrate type diversity in MLTT-restored peatlands.

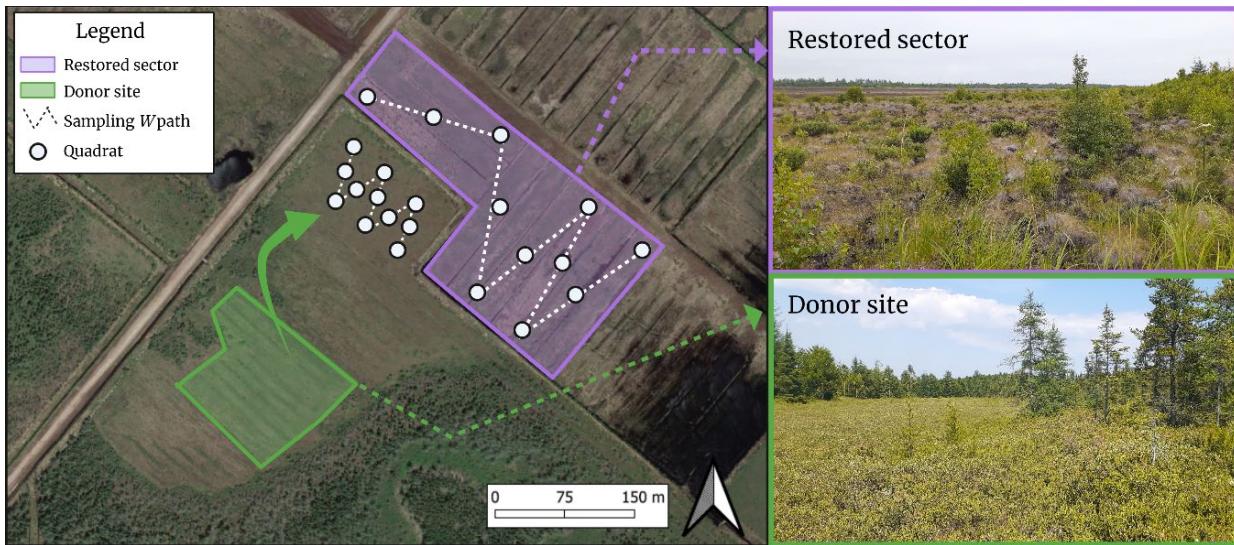
## Methods

### Study sites

#### Description and selection of study sites

During this project, bryophyte communities were analyzed and compared in two categories of study sites. First, restored sites include sectors of *Sphagnum* peatlands (either bog or poor fen type) that have been restored by the Moss Layer Transfer Technique (MLTT) after horticultural peat vacuum extraction. For the purposes of this study, a site was defined as a peatland, or peatland complex. The definition of a sector was based on González and Rochefort (2014): a restored sector is defined as “a group of hydrologically connected peatland patches restored in the same year within a same peatland site” (Figure 2).

A minimum age criterion of six years post-restoration was imposed when selecting restored sectors to be included in the project. This choice was based on the findings of previous studies according to which species richness should peak between three and seven years after plant reintroduction (Errington & Pinno, 2015; Pinno & Hawkes, 2015), and to the recommendation that transfer success should not be evaluated until five years post-restoration (González & Rochefort, 2014; Hugron et al., 2020). This delay was intended to give time for different bryophyte species to establish and to allow for their identification in surveys (or subsequently in the laboratory) so that the bryophyte diversity of restored areas can be adequately assessed.

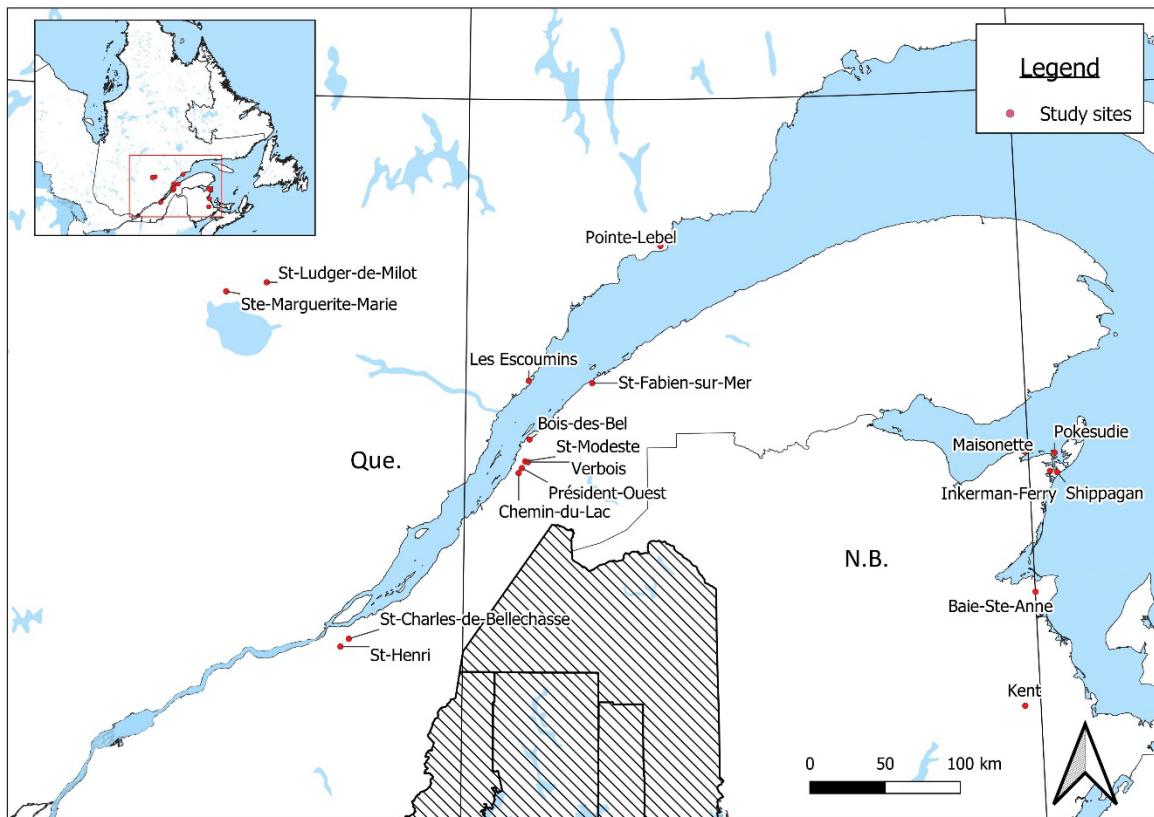


**Figure 2 :** Aerial photograph of the Kent peatland complex in New Brunswick (left) showing an example of a natural peatland donor site used as a source for the plant material transferred during the restoration (green) and a sector restored in 2001 (purple), in addition to the sampling pattern for the bryophyte survey. Note that the size of quadrats is not to scale. Photograph of a restored sector (right; top) and a donor site (right; bottom). Image generated from QGIS and illustration made with BioRender ©.

All restored sectors are associated with a donor site, i.e., the natural peatland where the plant material applied during restoration was collected. More than one restored sector can be associated with the same donor site. However, some sectors were restored more than 20 years ago, with donor sites sometimes intended to be opened for extraction. Some of these no longer exist today. For this reason, areas of undisturbed *Sphagnum* peatland adjacent to former donor sites (within a few meters or tens of meters, if possible) served as replacement for donor sites (Figure 2).

#### Location of study sites

The restored peatlands included in this project were located in Quebec and New Brunswick (Figure 3; Online supplementary material Table S 1).



**Figure 3 :** Map showing the location of the 18 study sites (peatlands) visited during the summer of 2021.

### Sampling methods

#### Bryophyte and lichen survey

During the summer 2021 sampling period, surveys of bryophyte species and lichen species present in restored areas and donor sites were conducted. The *Flore des Bryophytes du Québec-Labrador* (Faubert, 2012), *Flora of North America* (1993+) and VASCAN (Brouillet et al., 2010+) were the botanical authorities used when identifying bryophyte species, while lichen identification was based on the nomenclature used in *Lichens of North America* (Brodo, Sharnoff & Sharnoff, 2001).

To conduct the vegetation surveys, 0.70 m-diameter circular quadrats were used. Eleven quadrats were arranged along transects diagonal to the old drainage channels, placed in a five-branched W-pattern to include both peat fields and ditch edges (Figure 2). The W-pattern, or simply the placement of transects diagonal to the environmental gradients inherent in the study sites, is typically used in plant ecology and agronomy to avoid biases associated with these gradients (Diez & Pulliam, 2007; Roux, 2017). This strategy minimizes the risk that rarer species (occupying extreme regions of distribution along the gradient) (Figueiredo, Venticinque & Figueiredo, 2016) or those with highly localized abundance (non-uniform distribution or “patchiness” effect) will be omitted from inventories altogether.

Although more or less equidistant, the precise location of the quadrats was determined to best account for the heterogeneity of each area. Knowing that completely random sampling would inevitably result in an underestimation of rare but ecologically rich vegetation (Barbour, Burk & Pitts, 1987), the strategy chosen for this project was one that can be described as “semi-objective”. Such a method combines the systematic approach of quadrats along transects, while ensuring that areas with unique environmental characteristics at the sector scale are included in the data (Figueiredo, Venticinque & Figueiredo, 2016; Reiter, Hülber & Grabherr, 2001). All bryophyte and lichen species present in each quadrat were recorded, along with their abundance (% quadrat cover). Total bryophyte cover, vascular plant cover as well as lichen cover were also noted. When the abundance of a species present in a quadrat did not reach 1% quadrat cover, the occurrence was recorded as “presence”.

As we traveled from quadrat to quadrat along the W, rare species “presence” notes were taken when other bryophyte species not observed in the quadrats were spotted. The addition of rare species observations was done with the understanding that difficulties in detecting rare species with systematic transect or quadrat-based sampling had been reported in previous research (Goslee, 2006). Since this project was about characterizing biodiversity, it seemed necessary that all species be detected, and therefore the data collection strategy needed to be modified to overcome these difficulties.

When deemed necessary, a bryophyte or lichen sample was collected for further microscopical examination in the lab. This applied to most survey quadrats, as it is said that only a handful of *Sphagnum* species can be successfully identified in the field, and that valid identification of all *Sphagnum* sample should be based on microscopical features – much less variable than external morphology (Payette & Rochefort, 2001).

#### Microhabitat diversity

During the plant survey phase, a description of the microhabitat was collected for each quadrat. The term “microhabitat” was chosen, as it is frequently used in the literature to refer to the microstructures that make up the typical microtopography of peatlands (Caners, House & Glaeser, 2023; Singh et al., 2021). These descriptive notes allowed to add a vertical dimension to the description of environmental heterogeneity. However, they were more subjective, depending on the observer’s assessment of whether it is a hummock, a hollow, etc. Based on these descriptions and after consultation of various sources in literature regarding microhabitats in *Sphagnum* peatlands (Nungesser, 2003; Payette & Rochefort, 2001; Rochefort, Vitt & Bayley, 1990), ten categories were defined (Table 1).

**Table 1** : Description of the 10 microhabitat categories defined from the descriptive data at each surveyed quadrat. These categories were used for the calculation of the Shannon diversity index applied to microhabitats used to quantify the heterogeneity of the restored sectors ( $n = 41$ ) inventoried in summer of 2021.

Microhabitat category	Description
<b>Hummock</b>	High hummock, averaging 28 cm for Eastern Canada (Rochefort et al. 1990)
<b>Low hummock</b>	Low hummock (< 20 cm) and/or in formation
<b>Hummock side</b>	Sloping landform on the edge of a hummock (Caners et al. 2019)
<b>Lawn</b>	Flat surface with a carpet of <i>Sphagnum</i> mosses
<b>Disturbed lawn</b>	Relief rather flat with evidence of frost heave or anthropic activity ( <i>Sphagnum</i> moss often absent)
<b>Shallow hollow</b>	Shallow depression (10-15 cm; not filled with water)
<b>Hollow/pool</b>	Deep and/or water filled depression
<b>Ditch</b>	Former drainage ditch still visible (anthropic origin)
<b>Thicket</b>	Locally dense mass of trees and/or shrubs: black spruce, birch, etc.
<b>Loose cushion</b>	<i>Sphagnum</i> moss cushion (often regenerating) with loosely organized individual stems

#### Substrate diversity

The type of substrate was also recorded at 50 cm intervals along the central transect of the sampled  $W$ , thus generating a more comprehensive and objective (no observer interpretation) data set covering each area. All substrate types recorded in the field were considered as categories in the classification, which included a total of eight (Table 2). Namely, this logic justified the selection of the 'dense vascular cover' category to account for occasions when an herbaceous cover of a certain density that limited bryophytes from growing under/through was observed (Hill et al., 2007; Kotowski & van Diggelen, 2004).

**Table 2** : Types of substrates defined from the descriptive data collected along the microtopography transect of the restored sectors ( $n = 38$ ) used in the calculation of the Shannon diversity index applied to substrate diversity.

Type of substrate	Description
<b>Moss</b>	Moss carpet ( <i>Sphagnum</i> moss or other)
<b>Bare peat</b>	Bare peat and absence of moss cover
<b>Frost heave</b>	Evidence of significant frost heaving, i.e. with microrelief in the order of 3 to 10 cm (without <i>Sphagnum</i> cover, sometimes with other moss cover, e.g., <i>Polytrichum</i> , <i>Dicranella</i> , etc.)
<b>Plant litter</b>	Dense cover of plant litter that inhibits bryophyte growth (Frego & Carleton, 1995)
<b>Straw</b>	Residual straw spread during restoration work
<b>Dense vascular</b>	Dense cover of live herbaceous vascular plants (excluding <i>Eriophorum vaginatum</i> tussocks, see below) inhibiting bryophyte growth (Gaffney et al., 2020; Kotowski & van Diggelen, 2004)
<b>Tussock</b>	<i>E. vaginatum</i> tussock (dense colony) known to act as a bryophyte settlement center (Grosvernier, Matthey & Buttler, 1995; Soro, Sundberg & Rydin, 1999)
<b>Open water</b>	Open water, absence of bryophytes

## Data analysis

### Data treatment

Prior to any analysis, the average abundance of each species surveyed in each study sector was calculated from the raw survey data of the 11 quadrats and observations of rare species. Records of “presence” were converted to 0.5% abundance to allow for their inclusion in the calculations.

### Transfer rate

The success or transfer rate (Equation 1) of the restoration by the MLTT is defined as the proportion of bryophyte species present in the plant material transferred during restoration that successfully recolonized the restored sector.

$$\text{Transfer rate} = \frac{n_{\text{species transferred to restored sector}}}{n_{\text{species in donor site}}} \times 100\%$$

**Equation 1:** Detailed calculation of the transfer rate

This rate was first calculated individually for all restored sectors surveyed ( $n = 41$ ). To include unpaired sectors whose donor site has been destroyed ( $n = 7$ ), the combined data from the remaining donor sites on the same peatland as these problematic sectors were used. In addition, when calculating transfer rates, the presence of bryophyte species occurring spontaneously post-restoration (absent from the donor site) had to be considered. Since the transfer rate is the proportion of species from the donor material that were also observed in the restored sector, spontaneous occurrences had to be excluded, otherwise the transfer rate could exceed 100%.

Different linear mixed models were then used (linear, exponential, logarithmic or polynomial relationships) to test for an influence of the age of restoration on the transfer rate. The region was defined as a random effect, to take into account possible regional differences in peatland types, known to exist along both a longitudinal and a latitudinal gradient for Quebec-Labrador (Payette & Rochefort, 2001; Rochefort et al., in preparation). To do this, the *lmer* command included in the *lme4* package (version 1.1-31) was used on the Rstudio © interface of R software version 4.2.2. The marginal  $R^2$ , representing the variance explained only by the fixed effect, were obtained with the *r.squaredGLMM* command of the *MuMIn* package.

### **Importance of post-restoration spontaneous colonization**

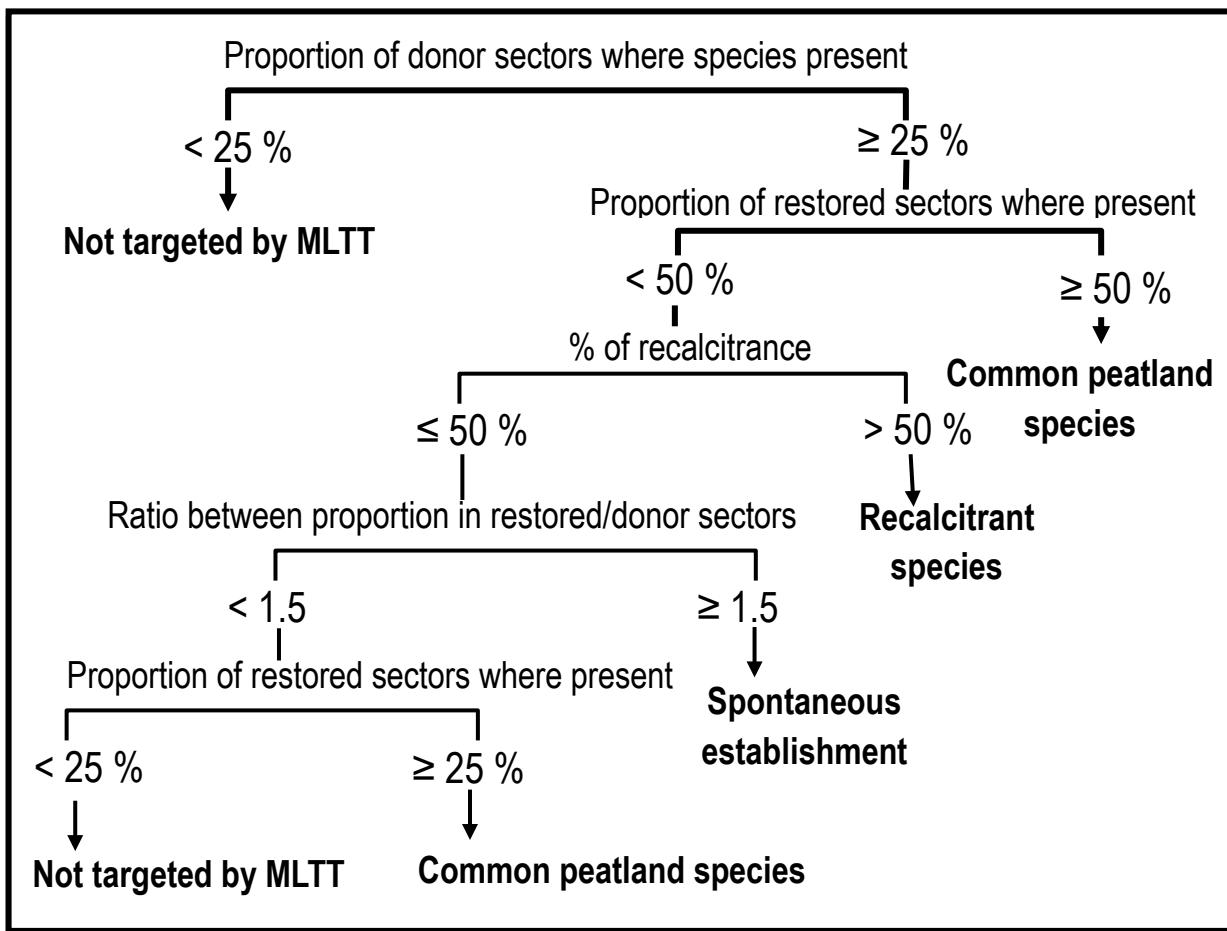
Three options were tested to represent changes in the importance of spontaneously occurring species after restoration: (1) the proportion of spontaneous species, i.e., the number of bryophyte species established spontaneously after restoration out of the total number of species, multiplied by 100%, (2) the relative abundance

of spontaneously established species (considering 100% total cover to normalize for differences in total cover) and (3) the total number of spontaneously established species per restored peatland sector.

Following the same approach as for transfer rate, linear mixed models were tested to try to reveal if time since restoration had an impact on the importance of post-restoration spontaneously occurring bryophyte species.

#### Recalcitrant bryophyte species

To determine whether certain bryophyte species were “recalcitrant” to restoration by MLTT, a decision tree inspired by that employed by Hugron et al. (2020) was used. The decision criteria included in the tree shown in Figure 4 were all based on the frequency of each species in donor sites and/or restored sectors.



**Figure 4:** Decision tree inspired by that employed by Hugron et al. (2020) used to determine the existence of bryophyte species recalcitrant to MLTT restoration. The decision criteria set is based on frequency in donor sites and restored sectors.

The decision tree classified inventoried bryophyte species into four categories: **not targeted by the restoration method**, **common peatland (targeted by restoration)**, **spontaneous establishment**, or

**recalcitrant to restoration.** As suggested by Hugron et al. (2020), different modifications to the tree criteria thresholds were tested, then the resulting “common peatland species” were compared between different versions of the tree. This was done to ensure that the decision tree used drew a picture of bryophyte communities that was consistent with existing knowledge about *Sphagnum* peatland restoration. Indeed, the bryophyte species that are targeted by the restoration approach are already well known (Chirino, Campeau & Rochefort, 2006; González & Rochefort, 2019; Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012), justifying the decision to use this group of species as a reference when selecting thresholds for the decision tree criteria. Finally, the version of the decision tree that was selected for this project has a single modified threshold from the tree proposed by Hugron et al. (2020): percent recalcitrance with a threshold set at  $> 50\%$  rather than  $\geq 50\%$  for declaring a species as “recalcitrant to restoration.” Some, but few, species may have been moved to a different category subsequently when their status, according to the tree in Figure 4, appeared inconsistent with current knowledge of their ecology and ability to regenerate in restored or post-disturbance peatlands.

#### Impact of restoration on diversity

##### *Bryophyte diversity*

###### *Post-restoration evolution*

Three biodiversity measures among the most mentioned have been used to represent bryophyte diversity in restored peatlands and in donor sites: species richness, Shannon index and Simpson diversity index (Magurran, 2004; Morris et al., 2014).

The obtained diversity value has then been compared between natural donor sites and restored sectors with an unpaired *t*-test for nonpaired samples. As precedingly, various linear mixed models have been used to assess the impact, if any, of post-restoration age on bryophyte diversity.

###### *Two-factor ecological classification of bryophyte species*

All the inventoried bryophyte species were also divided into ecological groups based on a two-factor classification: successional stage and ecological preference (Table 3). The purpose of this classification by ecological strategy was primarily to distinguish late successional bryophytes and early successional species, which act as pioneers in peatland restoration contexts, from other mosses and liverworts (present at all stages). The classification also meant to differentiate bryophyte species typically found in peatlands and bryophytes found in other habitats, as well as to distinguish between species more commonly found in ombrotrophic conditions (but that can usually colonize minerotrophic patches) and species that tend to be restricted to minerotrophic conditions (rarely able to tolerate bog conditions).

To define the categories included in the classification and assign each surveyed species to one of them, various sources in the literature were consulted. The main resources used include Flora of North America

(1993+), Faubert (2012), field sheets from the British Bryological Society, Ayotte and Rochefort (2019), Vitt (2014), etc. Subsequently, the classification was validated by a botanical expert.

**Table 3** : Two-factor classification of bryophyte species: successional stage and ecological preference.

Successional stages	Ecological preferences
Early successional	Ombrotrophic-preferential
Late successional	Minerotrophic-preferential
All stages	Peatland generalist
Undefined – rare occurrence	Wetland generalist (unrestricted to peatlands) Woodland-associated Various habitat generalist

Using the same statistical approach as for bryophyte diversity, the potential influence of restoration age on the total abundance of different ecological groups was investigated.

### Lichen diversity

The lichen communities were also compared between the restored sectors and their donor sites using t-tests performed on abundance per sector (mean % cover in quadrats) as well as species richness per sector (number of surveyed lichen species). A potential effect of restoration age on lichen diversity was examined using the same method as for bryophyte diversity. To detect any regional differences in lichen communities, an analysis of variance (ANOVA) was conducted (using the 'aov' function in R 4.2.2).

### Substrate type and microhabitat diversity

A habitat diversity index was used (Equation 2), derived from the Shannon index that combines species richness and evenness into one metric. This index was calculated based on the ten classes of microhabitats or the eight types of cover and their relative frequency.

The index derived from the Shannon index for biodiversity is detailed as follows:

$$H'_{habitat} = \sum_{i=1}^n p_i * \log_2(p_i)$$

where:

$n$  = total number of substrate types/microhabitat surveyed

$p_i$  = proportion of measurements on the substrate type/microhabitat  $i$

**Equation 2:** Detailed calculation of the diversity index of microhabitats and substrate types in the restored sectors, inspired by the Shannon biodiversity index ( $H'$ ) used to quantify environmental heterogeneity.

The potential influence of age post-restoration on environmental heterogeneity (richness and diversity index of microhabitats and substrate types) was subsequently examined in more detail, using LME models, as

previously described. This ultimately allowed for an investigation of the moss diversity's evolution with respect to the environmental heterogeneity in restored peatlands, considering a possible regional effect (random region effect).

## Results

The bryophyte species were surveyed in a total of 722 quadrats, in addition to 45 observations along the W transects ("rare species"), totaling 133 different species. Among these, 35 are *Sphagnum* species. An average of 28 bryophyte species were surveyed in each restored peatland sector, with a bryophytic species richness varying from 15 to 48 species, depending on the sector.

### Transfer rate of the MLTT for bryophytes

For all 41 surveyed restored sectors, from 45% to 95% of the bryophyte species present in the donor material used for restoration, 13 out of 18 in average, succeeded in colonizing the peatlands restored between 6 and 26 years ago ( $69 \pm 2\%$ ; mean  $\pm$  standard error). For a detailed table presenting the transfer rate for each sector, see the online supplementary material; Table S2.

Post-restoration age did not affect the proportion of successfully transferred bryophyte species from the donor site, or the transfer rate ( $p = 0.5$ ; Figure 14 in Appendix B) for all surveyed sectors. Since spontaneous appearances were not considered in the transfer rate calculation, the average value of  $69 \pm 2\%$  only represented the return of the "pre-existing" moss diversity. When spontaneously established bryophyte species were included in the transfer rate calculation, it exceeded 100% on several occasions... highlighting the importance of further examining spontaneous recolonization in more detail.

### Importance of post-restoration spontaneous recolonization

In restored sectors, the species that established spontaneously represented an average of  $50 \pm 2\%$  of the surveyed bryophyte species, whereas in terms of abundance, they occupied an average of  $12 \pm 2\%$  of the surface of these restored sectors. Species establishing spontaneously after restoration the most frequently included several liverworts, such as *Cephalozia bicuspidata*, *Cephaloziella elachista*, *C. rubella*, *C. spinigera*, *Fuscocephaloziopsis connivens*, *Gymnocolea inflata*, and *Odontoschisma fluitans*. The liverwort species observed in the restored peatlands were also much more numerous and significantly more frequent than in natural donor sites.

Other mosses such as *Callicladium haldanianum*, *Dicranella cerviculata*, *Dicranum fuscescens*, or *Warnstorffia fluitans* often occurred in restored peatland sectors while being absent from natural donor sites. Among the *Sphagnum* species, *Sphagnum tenerum*, *S. cuspidatum*, and *S. papillosum* were the species that

established spontaneously post-restoration the most frequently. The importance of spontaneously appearing species was not influenced by restoration age, regardless of the variable studied (Figure 15 in Appendix B).

#### Decision tree for recalcitrant bryophytes

After passing through the decision tree (Figure 4), 19 species fell into the category of ‘common peatland species’ including 11 *Sphagnum* species, three liverworts, and five other “true mosses”. Among the common peatland *Sphagnum* species were *Sphagnum rubellum*, *S. fuscum*, *S. medium*, *S. angustifolium*, and *S. russowii*. The three liverwort species were *Fuscocephaloziopsis lunulifolia*, *Kurzia pauciflora*, and *Mylia anomala*. *Polytrichum strictum*, *Dicranum polysetum*, and *D. undulatum* were the five true mosses.

The group of bryophytes ‘not targeted by the MLTT comprised the highest number of species, totaling 108, including all the least frequently observed species (often categorized as ‘sporadic’) and all those that established spontaneously, as they were absent from the donor sites. Furthermore, out of the 133 inventoried moss and liverwort species, 11 were defined as ‘potentially recalcitrant’ according to the decision tree inspired by Hugron et al. (2020). This implied that they were observed in more than 25% of the donor sites but in less than 50% of the restored sectors (Table 4). Based on their recalcitrance percentage, these species could then be classified as ‘recalcitrant’ ( $> 50\%$ ) or proceed furthermore in the decision tree ( $\leq 50\%$ ) and be classified as ‘spontaneous establishment’, ‘common peatland species’, or ‘not targeted by the MLTT’.

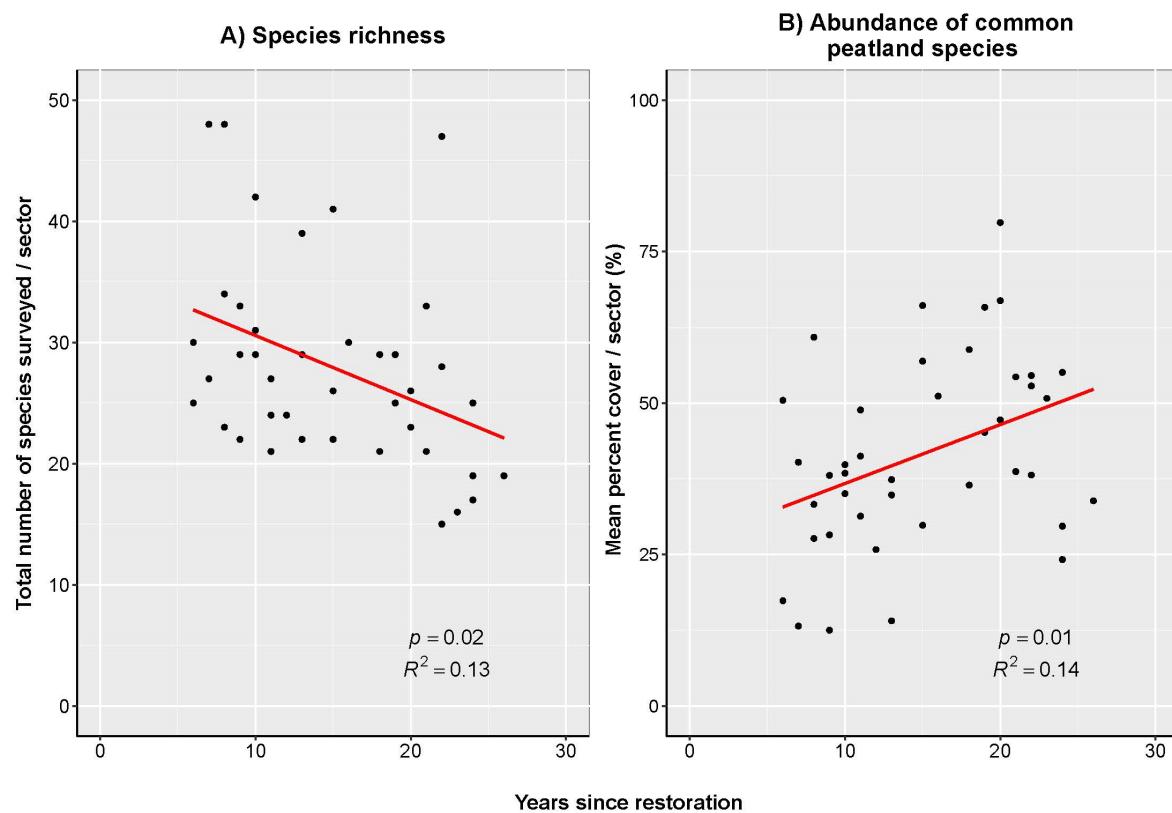
**Table 4** : Bryophyte species identified as 'potentially recalcitrant,' observed in > 25% of donor sites and < 50% of restored peatland sectors, their respective occurrence proportions in natural donor sites and in restored sectors, their rate of recalcitrance and of spontaneous establishment post-restoration, along with their ecological preference and successional stage category, as well as their status in the decision tree. Rows are highlighted in bold for bryophyte species classified as "recalcitrant" according to the decision tree.

<b>Species name</b>	<b>Proportion of donor sites (%)</b>	<b>Proportion of restored sectors (%)</b>	<b>Rate of recalcitrance (%)</b>	<b>Rate of spontaneous establishment (%)</b>	<b>Ecological preference</b>	<b>Successional stage</b>	<b>Status as defined by decision tree</b>
<i>Aulacomnium palustre</i>	35	37	<b>53</b>	40	Wetland generalist	All stages	Recalcitrant
<i>Calypogeia neesiana</i>	26	7	<b>82</b>	33	Wetland generalist	Late successional	Recalcitrant
<i>Calypogeia sphagnicola</i>	30	22	<b>64</b>	44	Ombrotrophic-preferential	Late successional	Recalcitrant
<i>Dicranum fuscescens</i>	26	39	50	63	Various habitat generalist	All stages	Spontaneous
<i>Dicranum polysetum</i>	43	39	47	44	Woodland	Late successional	Common peatland
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i>	30	41	0	100	Various habitat generalist	All stages	Common peatland
<i>Kurzia pauciflora</i>	26	31	18	31	Peatland generalist	All stages	Common peatland
<i>Ptilidium ciliare</i>	26	7	<b>100</b>	33	Various habitat generalist	Late successional	Recalcitrant
<i>Sphagnum divinum</i>	26	26	50	82	Peatland generalist	Late successional	Common peatland
<i>Sphagnum pulchrum</i>	43	39	41	31	Minerotrophic-preferential	Late successional	Common peatland
<i>Sphagnum quinquefarium</i>	30	22	<b>60</b>	33	Woodland	Late successional	Recalcitrant

## Impact of time since restoration on diversity

### Bryophyte diversity

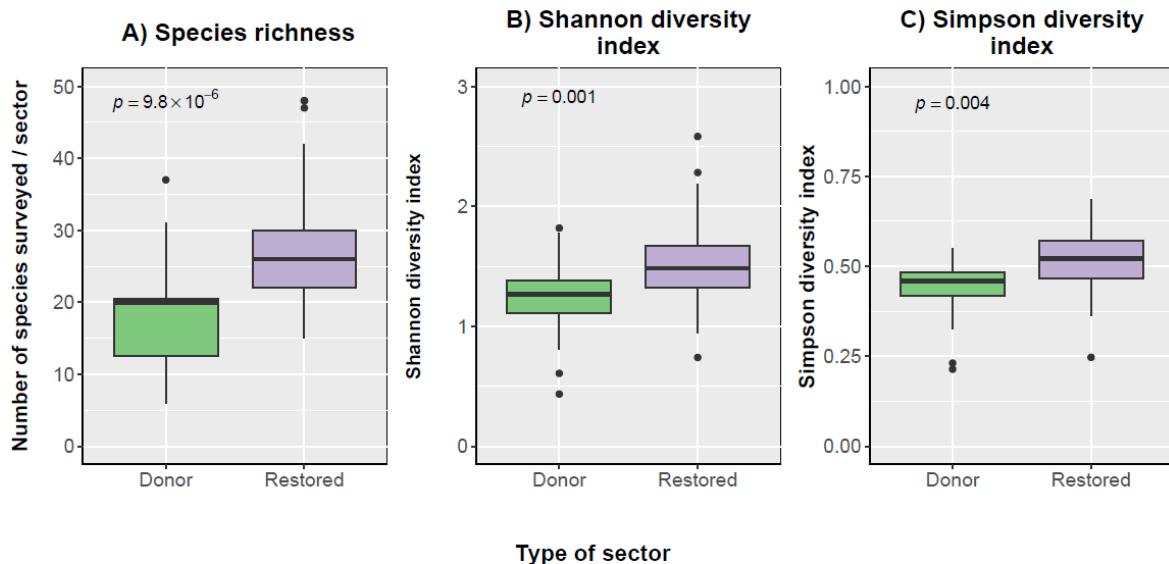
Between 6- and 26-years post-restoration, the total number of moss and liverwort species in MLTT-restored peatlands decreased linearly with each passing year, with approximately one species disappearing every two years ( $p = 0.02$ ;  $R^2 = 0.13$ ; Figure 5.A). However, such a trend was not noticed for Shannon and Simpson diversity, which were not influenced by the age of restoration in a significant way (see Online supplementary material, Figure S 1). The surface of restored peatlands covered by species targeted by the restoration method, classified as ‘common peatland species,’ increased linearly by nearly 1% annually ( $p = 0.01$ ;  $R^2 = 0.14$ ; Figure 5.B).



**Figure 5:** Relationship between A) bryophyte species richness (total number of bryophyte species surveyed per restored sector) and B) abundance of “common peatland species” (mean % cover), and post-restoration age (6 to 26 years) in the 41 restored *Sphagnum* peatland sectors inventoried in summer of 2021. The red lines represent the equation generated by a mixed linear model with the region as a random effect. The presented  $R^2$  corresponds to the marginal  $R^2$ , i.e., the variation attributed to the fixed effect only.

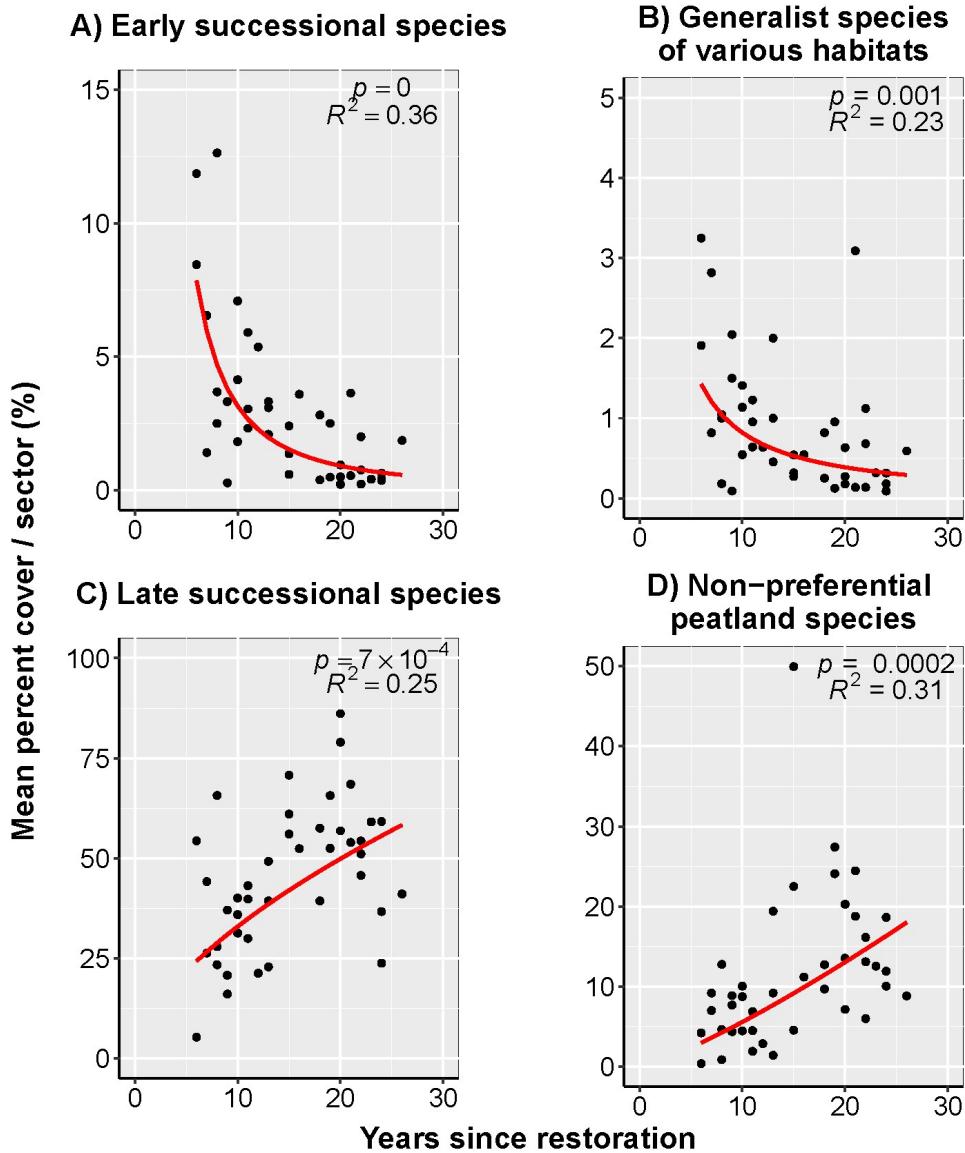
Given the observed decrease in bryophyte diversity in restored peatlands, which started as early as six years post-restoration (and persists for at least 20 years), it seemed interesting to compare the moss diversity between restored sites and the reference ecosystem, i.e., the natural donor sites. The bryophyte communities

present in the restored peatlands were more diverse than those in the natural peatlands used as a source of plant material for restoration. This finding held true regardless of the biodiversity measure used: species richness ( $p < 0.001$ ; Figure 6.A), Shannon diversity index ( $p = 0.001$ ; Figure 6.B), or Simpson diversity index ( $p = 0.004$ ; Figure 6.C).



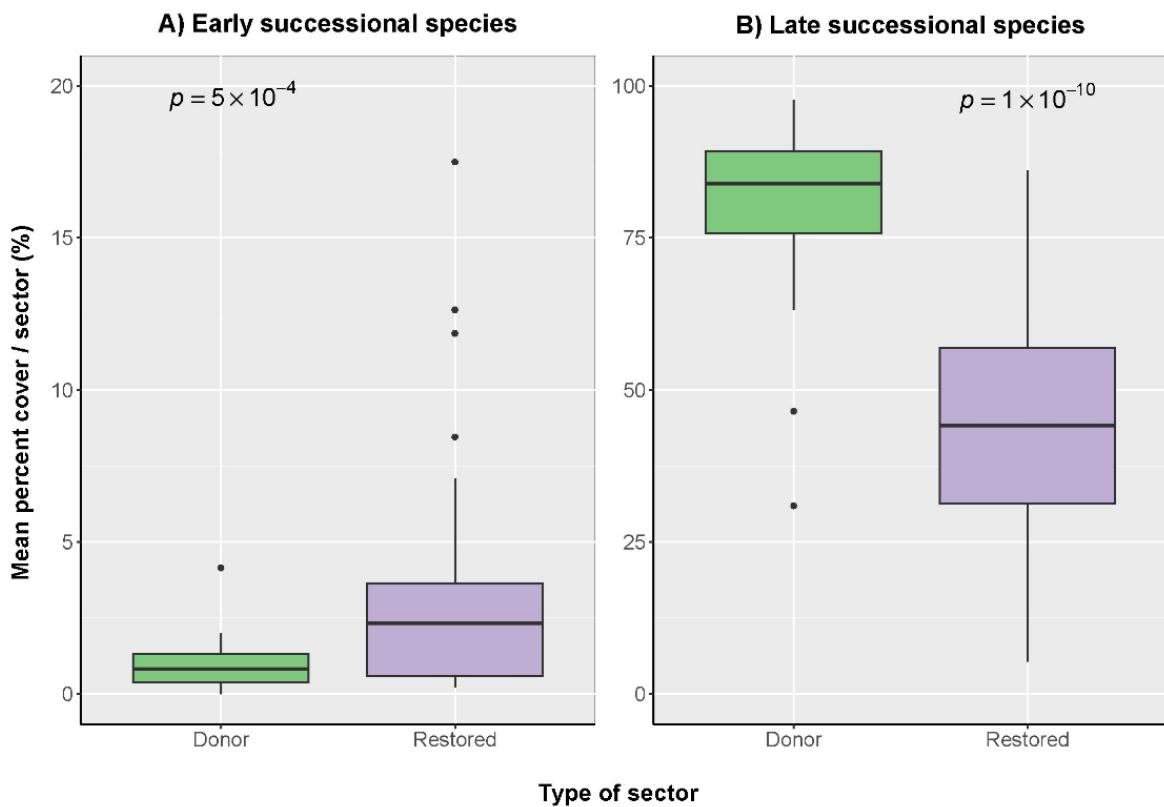
**Figure 6:** Comparison of bryophyte diversity between donor sites ( $n = 23$ ) and restored sectors ( $n = 41$ ) in terms of A) species richness (number of inventoried species), B) Shannon diversity index, and C) Simpson diversity index.

Typical bryophytes of early successional stages, referred to as “pioneer” species in the context of peatland restoration, became exponentially less abundant over time between 6 and 26 years after the restoration of *Sphagnum* peatlands through moss layer transfer ( $p < 0.001$ ;  $R^2 = 0.26$ ; Figure 7.A). This was also the case for generalist species occurring in various habitats ( $p = 0.001$ ;  $R^2 = 0.23$ ; Figure 7.B), although they remained low in abundance both in restored and natural peatlands (see Figure 16 in Appendix B). In contrast, the contribution of late successional bryophytes to the total moss cover in restored sectors underwent an exponential increase over time ( $p = 7 * 10^{-4}$ ;  $R^2 = 0.25$ ; Figure 7.C). The same tendency holds true for non-specialized peatland bryophytes, not restricted to ombrotrophic and minerotrophic conditions, the abundance of which follows a power function over time ( $p = 0.0002$ ;  $R^2 = 0.31$ ; Figure 7.D). The abundance of other bryophyte categories in restored peatlands did not appear to be influenced by the years elapsed since restoration, whether they were ombrotrophic-preferential species ( $p = 0.61$ ), minerotrophic-preferential species ( $p = 0.54$ ), wetland generalists ( $p = 0.09$ ) or woodland-associated species ( $p = 0.72$ ).



**Figure 7:** Relationship between the abundance of A) early successional species, B) generalist species occurring in various habitats, C) late successional species and D) non-preferential peatland species in terms of average percentage cover in the restored sectors ( $n = 41$ ) and the age of restoration (between 6 and 26 years). Note the different scales. The red curve represents the relationship predicted by an exponential function. The  $R^2$  values correspond to marginal  $R^2$ , indicating the variation attributed to the fixed effect only. A detailed table presenting all the surveyed species of bryophytes, their successional stage, and ecological preference is included in online supplementary material (Table S 3.).

For the surveyed sectors, bryophytes characteristic of early stages of the ecological succession process were more abundant in restored sectors aged 6 to 26 years post-restoration than in donor sites ( $p < 0.001$ ; Figure 8.A), where they covered an average of 2% less surface. In the case of bryophytes typical of more advanced stages of succession (late successional), their abundance was significantly lower in the restored sectors compared to their donor sites. The proportion of surface covered by late successional species in the donor sites was on average nearly 20% higher than that observed in the restored sectors ( $p < 0.001$ ; Figure 8.B).

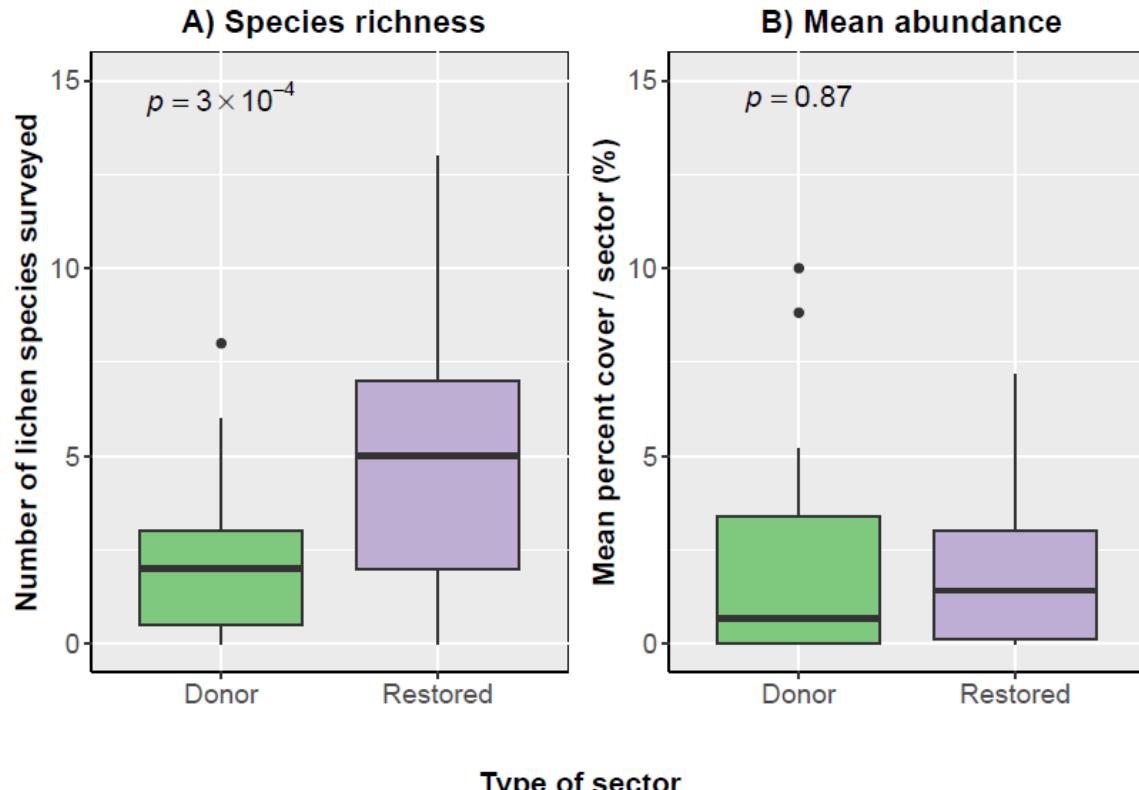


**Figure 8:** Comparison of the abundance, in terms of mean percent cover in sampling quadrats (%), of A) early successional species and B) late successional species between the restored peatlands aged 6 to 26 years ( $n = 41$ ) and their donor sites ( $n = 23$ ), all years confounded. Note the different scales between panel A and B.

#### Lichen diversity

In total, 21 lichen species were observed during inventories in both types of sectors. A greater number of lichen species were surveyed in the restored sectors compared to the areas where plant material was harvested for restoration ( $p < 0.001$ ; Figure 9.A). Although they were more diverse in the restored sites compared to the donor sites, lichens were not more abundant in the restored peatlands ( $p = 0.87$ ; Figure 9.B)

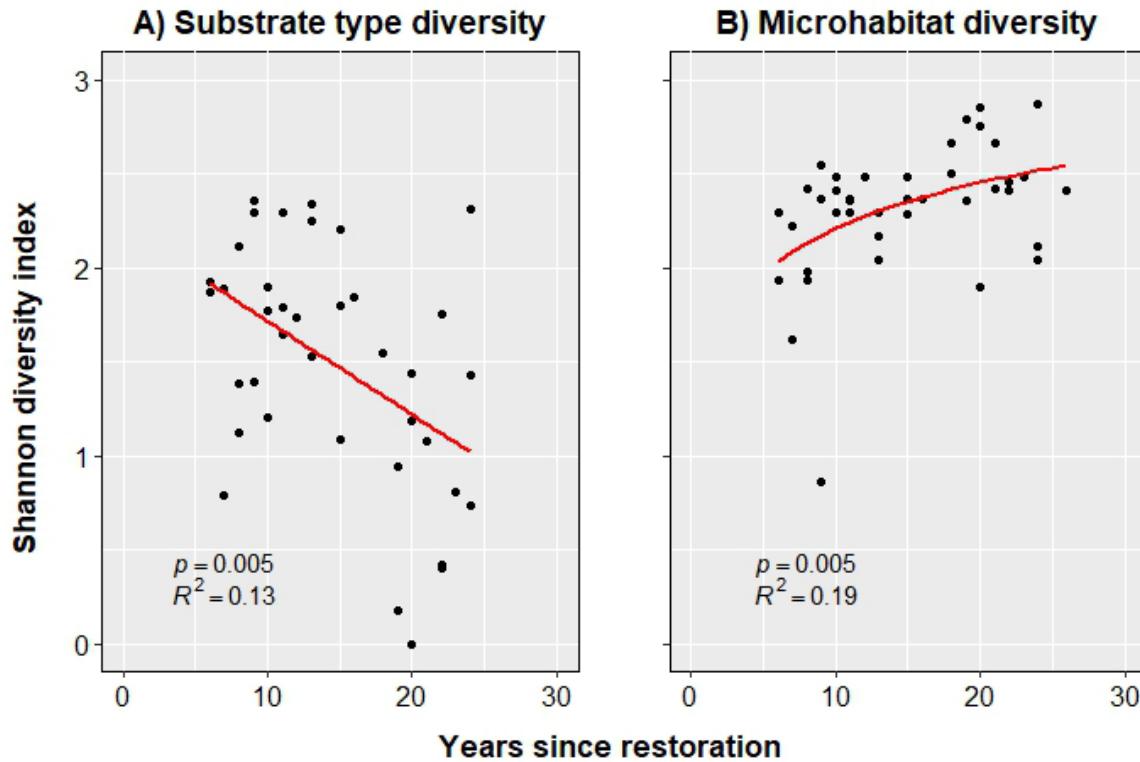
Neither the abundance nor the species richness of lichens appeared to be related to the age of restoration, regardless of the type of relationship tested. However, there were regional differences in terms of abundance of lichens in the restored peatlands, with lichens being significantly more abundant in those of New Brunswick ( $p = 0.008$ ). All surveyed lichen species, except for one *Trapeziolepis flexuosa*, belonged to the genus *Cladonia*. The most common lichen species in the peatlands restored 6 to 26 years ago were *C. cristatella*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, and *C. styggia*. Excluding *Cladonia cristatella*, these species were also the main components of the lichen flora in the natural donor sectors.



**Figure 9:** Comparison of A) species richness of lichens, in terms of the number of lichen species surveyed per sector, and B) lichen abundance, in terms of mean percent cover per sector, between the restored peatland sectors ( $n = 41$ ) and the natural donor sites ( $n = 23$ ).

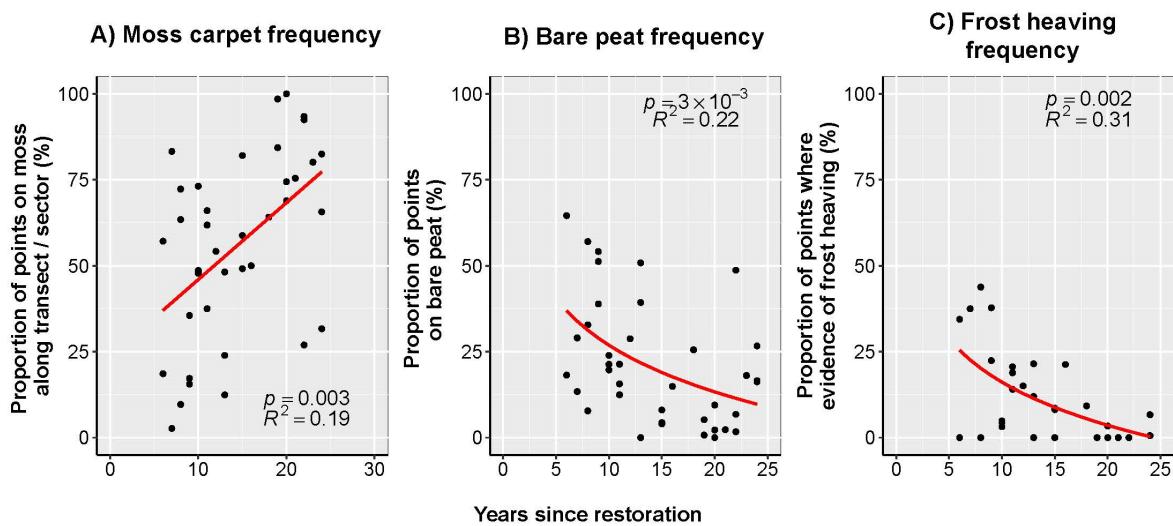
#### Substrate and microhabitat diversity

Between 6- and 26-years post-restoration, the types of substrates (Table 2) available for colonization became less diversified ( $p = 0.005$ ; Figure 10.A), whereas the diversity of microhabitats (Table 1) did increase ( $p = 0.005$ ; Figure 10.B).



**Figure 10:** Evolution with post-restoration age of the heterogeneity of restored peatlands ( $n = 41$ ), in terms of A) Shannon diversity index applied to substrate types (i.e. moss, bare peat, litter, straw, frost heaving, tussock, open water) along the central transect of the sampling  $W$ , or B) microhabitat types in the inventory quadrats (i.e. high and low hummock, hummock side, shallow and deep hollow/pool, lawn, disturbed lawn, thicket, loose cushion). The red curves represent the equations predicted by the most appropriate relationship to the data, namely A) a linear relationship and B) a logarithmic relationship. The presented  $R^2$  values correspond to the marginal  $R^2$ , indicating the variation attributed to the fixed effect only.

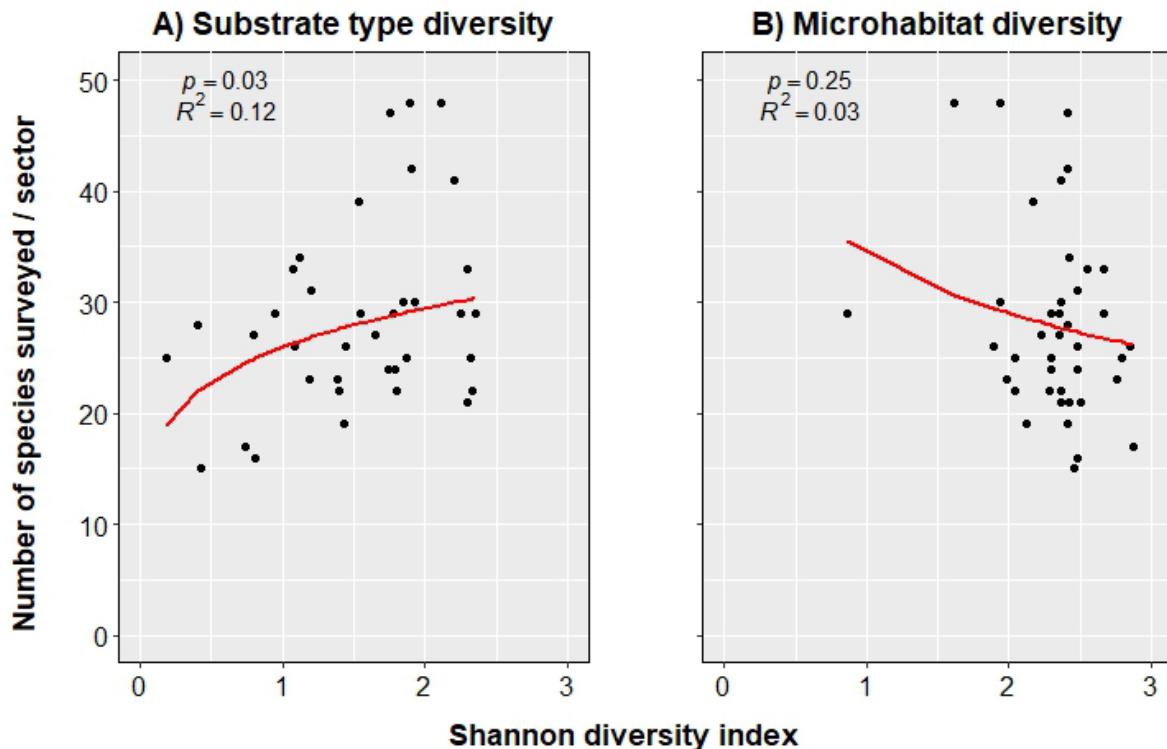
Over the years, an increasing proportion of measurements were taken on the moss carpet ( $p = 0.003$ ;  $R^2 = 0.19$ ; Figure 11.A) as opposed to bare peat and to other disturbed substrates. With the expanding moss carpet post-restoration, less bare peat was exposed ( $p = 0.003$ ;  $R^2 = 0.22$ ; Figure 11.B), and the extent of frost heaving damage decreased ( $p = 0.002$ ;  $R^2 = 0.31$ ; Figure 11.C).



**Figure 11 :** Relationship between A) frequency of moss cover, B) frequency of bare peat or C) frequency of frost heaving damage (proportion of measurements along transect per restored sector), and post-restoration age (6 to 26 years) in the 41 restored *Sphagnum* peatland sectors inventoried in summer of 2021. The red lines represent the equation generated by a mixed linear model with the region as a random effect. The presented  $R^2$  corresponds to the marginal  $R^2$ , i.e., the variation attributed to the fixed effect only.

#### Impact of environmental heterogeneity on bryophyte richness in restored peatlands

In sectors restored between 6 and 26 years ago, the species richness of bryophytes was significantly influenced by substrate type diversity. The greater the number of different substrate types available for colonization, and the more evenly abundant they were the higher the number of moss and liverwort species that have been surveyed ( $p = 0.03$ ;  $R^2 = 0.12$ ; Figure 12.A). On the other hand, the increasing diversity of hummocks, hollows, or other micro-relief elements did not appear to significantly affect the number of bryophyte species in *Sphagnum* peatlands restored through the MLTT ( $p = 0.3$  and  $R^2 = 0.03$ ; Figure 12.B). However, the distribution of the Shannon habitat diversity index for restored sectors was skewed to the right, with most values ranging between 2 and 3, which indicated that microhabitat diversity of MLTT-restored peatlands remained high, no matter the age of the restoration work.



**Figure 12:** Relationship between the species richness, in terms of the number of bryophyte species surveyed per restored sector, and the heterogeneity of the restored peatlands after restoration (6 to 26 years post-restoration) in terms of Shannon's diversity index applied to the diversity of A) substrate types (i.e. moss, bare peat, litter, straw, frost heaving, tussock, open water) or B) microhabitats (i.e. high and low hummock, hummock side, shallow and deep hollow/pool, lawn, disturbed lawn, thicket, loose cushion). The red curves represent the predicted equation of the most appropriate model for the data, namely A) exponential and B) logarithmic. The presented  $R^2$  values correspond to marginal  $R^2$ , which represents the variation attributed to the fixed effect only.

## Discussion

The bryophyte diversity is higher in the restored peatlands than in the reference peatlands, i.e., the donor sites. However, over time post-restoration, the bryophyte diversity decreases, with the replacement of early successional species and the colonization of the disturbed substrates by the *Sphagnum* mosses.

### Transfer rate of the MLTT for bryophytes

The transfer rate achieved for bryophytes in the restoration by MLTT ( $69 \pm 2\%$ ), although lower than the  $82 \pm 9\%$  reported for vascular plants in restored cut-over bogs (Hugron et al., 2020), remains comparable to the average of 68% for the return of plant species in a set of restored wetlands of all types (compiled from Donath et al., 2007; Hözel & Otte, 2003; Klimkowska et al., 2009; Patzelt et al., 2001; Poschlod & Biewer, 2005; Rasran et al., 2006, 2007). It is also higher than the average transfer rate of 62% observed for grassland restoration (Hedberg & Kotowski, 2010; Kiehl et al., 2010). Moreover, these two values only concern the return of vascular plants and do not consider bryophytes, as few studies have focused on the transfer rate of bryophytes until now. The fact that bryophytes are at the core of this project allows to potentially explain in part the difference between the achieved transfer rate and the value of  $82 \pm 9\%$  determined for the return of vascular species (Hugron et al.,

2020). It should be considered that, at the scale of a restored peatland sector, differences in detectability exist between bryophytes and vascular plants. Since “plot sampling”, developed largely for vascular plant vegetation (Slack, 1984), was originally described (Clements, 1905) as the method for plant species data collection, plot measurements have been vastly used to study several plant groups, including bryophytes (Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010). However, surveying bryophytes, which are often small and/or difficult to identify, has been said to pose additional problems and to be more time-consuming than most vascular plants surveys (Callaghan, 2012; Rothero, Dobson & Fasham, 2005). In a typical bryophyte survey, the site should be walked through, and the listing of species should not be limited to those confined in the sampling units; richer patches of habitat should be searched based on field knowledge (Callaghan, 2012). With more species usually being found when larger areas are surveyed (Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010), the small size of bryophytes combined to the large areas covered by the restored sectors (10 to 15 times that of the donor sites; Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020) has undoubtedly complicated species detection in this study, hence explaining (in part) the obtained mean transfer rate.

Abiotic conditions in restored peatlands could also explain, in part, the obtained transfer rate. Indeed, restored peatlands exhibit greater fluctuations in abiotic conditions compared to their natural counterparts (Gauthier et al., 2018; Price et al., 1998); and it is possible that some species have experienced post-restoration conditions outside their ecological range. It should be noted that some sectors were restored as little as six years ago, well below the two to three decades expected to observe a microtopography comparable to that of an intact peatland (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011). More time is also required to observe the plant communities associated with these microstructures and microhabitats (Caners & Lieffers, 2014), particularly the lagg communities or those restricted to shaded conditions (Paradis & Rochefort, 2017). It may simply be that the sometimes highly specific ecological niche of some bryophyte species has not yet had enough time to regenerate in the restored peatlands included in this project. In fact, a differential regeneration between vascular plants and bryophytes has already been reported by other authors studying disturbed minerotrophic peatlands (Caners, Crisfield & Lieffers, 2019). According to them, this discrepancy may be related to the fact that many peatland bryophytes are strongly associated with very specific microhabitats at a fine spatial scale (Gignac, 1992; Slack, 1984; Vitt, Li & Belland, 1995). Supporting this explanation is the identity of the four identified recalcitrant bryophytes and the ecological range they occupy (discussed in more detail in a following section).

Furthermore, it seems unlikely that the average transfer rate of 69% could be explained by propagation difficulties. On one hand, the restoration method involves the active reintroduction of bryophytes, which practically eliminates any constraints related to propagule transport. At the same time, since bryophyte propagules can easily travel both short and long distances (Soro, Sundberg & Rydin, 1999; Sundberg, Hansson & Rydin, 2006; Sundberg & Rydin, 2002), propagation is generally not problematic for colonization in bryophytes

(Campbell, Rochefort & Lavoie, 2003; Pasiche-Lisboa et al., 2019). The importance of spontaneous recolonization in the restored peatland sectors included in this project is undeniable. In particular, the fact that half of the bryophytes surveyed in these sectors appeared spontaneously after restoration is consistent with existing knowledge on spontaneous recolonization of post-extraction peatlands, whether they have been restored or not (Johansen et al., 2017; Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012).

The spontaneously appearing bryophytes after restoration included both species associated with early successional stages, such as *Dicranella cerviculata*, and species preferring wetter conditions, such as *Sphagnum cuspidatum*, *S. papillosum*, or *Warnstorffia fluitans* (Ayotte & Rochefort, 2019; Bastien & Garneau, 1997; Vitt, 2014). These observations support those of Poulin et al. (2005), regarding the spontaneous colonization of the edges of drainage channels in mechanically extracted peatlands of Eastern Canada, by typical depression *Sphagna* belonging to the subgenus *Cuspidata*.

From the perspective of restoring typical moss communities in *Sphagnum* peatlands, the contribution of bryophytes "not targeted by MLTT" according to the decision tree shall not be overlooked. Although observed in less than 50% of natural donor sites, many of these species remain typical of bogs and poor fens, such as the wetter *Sphagnum* species mentioned earlier. Thus, numerous moss and liverwort species, when absent from the corresponding donor site, are excluded from the calculation of the bryophyte transfer rate in peatlands restored by MLTT. This might not be the case if there were no logistical constraints guiding the selection of plant material collection sites for restoration (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019), which are generally drier and support few wetter *Sphagnum* species (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012). The category of bryophytes not targeted by MLTT includes most of the spontaneously appearing species post-restoration, many of which, although not restricted to bogs, are mainly found in peatland environments. The presence of these mosses and liverworts in restored peatlands is not a sign of failure. To assess this, it is necessary to consider that restoration aims to re-establish a cover of species typical of *Sphagnum*-dominated peatlands with potential for peat accumulation (González & Rochefort, 2019; Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020; Vitt et al., 2011).

The absence of a relationship between the bryophyte transfer rate and the age of restoration seems to indicate that if a moss species has not established itself after six years post-restoration, it is unlikely that it will do so in the future. However, this remains speculative since each sector was only visited once during this project, which does not allow for repeated measure analyses. Nevertheless, this assumption is supported both by the way moss diversity evolves in MLTT-restored peatlands and by existing knowledge on the vegetation recolonization of disturbed residual peat (Pinno & Hawkes, 2015; Ruokolainen & Salo, 2006; Salonen, Penttinen & Aila, 1992).

## Recalcitrant bryophyte species

Among the five bryophyte species classified as "recalcitrant" according to the decision tree, four have ultimately kept this status: *Calypogeia neesiana*, *C. sphagnicola*, *Ptilidium ciliare*, and *Sphagnum quinquefarium*.

The fifth species, *Aulacomnium palustre*, has been moved to the "common peatland species" category. This translocation was based on current knowledge regarding *A. palustre*'s regenerative capacity in peatlands following various types of disturbances and during various experimental trials. In greenhouse conditions, the species established itself rapidly on bare peat, regardless of the nutrient content of the substrate (Li & Vitt, 1994), and it also demonstrated good regeneration potential after fire, both in nutrient-rich fens (Guéné-Nanchen, LeBlanc & Rochefort, 2021; Meilleur et al., 2022) and in a continental bog in the Canadian boreal forest (Benscoter, 2006). The proportion of spontaneous occurrences of *A. palustre* in the surveyed restored sectors served as another indicator of its ability to recolonize restored peatlands: 40% of the species' occurrences were spontaneous appearances after restoration through MLTT.

### The case of *Calypogeia sphagnicola* and *Ptilidium ciliare*

*Calypogeia sphagnicola* and *Ptilidium ciliare* are liverwort species that can be classified as "late successional", namely because their presence requires specific microclimatic conditions that are absent during the early stages of succession. For example, *C. sphagnicola* grows through the characteristic *Sphagnum* hummocks found in bogs (Vitt, 2014). For it to be observed, it seems that a sufficiently long period of time must have elapsed for such hummocks or at least *Sphagnum* cushions to regenerate from the reintroduced fragments for *C. sphagnicola* to be observed. According to Vitt (2014), *C. sphagnicola* would be more commonly found in disturbed situations, which could explain why, despite being recalcitrant, the species is still present in nine of the surveyed restored sectors.

In the case of *P. ciliare*, Frego (1994) found that the species' presence was associated with microsites characterized by a high presence of conifer needles on the ground. However, to produce a high presence of needles observed on the ground, it requires more than just a single tree nearby; it requires a thicket or stand of trees... which takes time. This corresponds with the observations of Frego and Carleton (1995), who found in their research that pure colonies of *P. ciliare* were all concentrated where the spruce tree canopy was the densest... a description that seems to perfectly match black spruce thickets in *Sphagnum* peatlands.

### The case of *Sphagnum quinquefarium*

Although *Sphagnum quinquefarium* has been identified as recalcitrant to the restoration method, it raises the question of whether the species is truly targeted by the restoration. In the two-factor classification used in this project, its preferred type of habitat was determined as "forested" based on various sources in the literature (Karlin & Andrus, 1986; Kyrkjeeide et al., 2016; Misik, Misik-Bartók & Molják, 2019; Misik & Misik-

Bartók, 2011). The species, which is rather rare in *Sphagnum*-dominated peatlands, is almost exclusively restricted to shaded habitats (Ayotte & Rochefort, 2019) and colonizes natural hummocks in spruce-*Sphagnum* forests, cedar swamps, or moss-covered spruce forests (Crum & Snider, 1977). Therefore, the lagg habitats potentially provide more suitable conditions for the species than the center of the open peatland. However, the reference ecosystem and the target to reach for the restoration trajectory are truly the open peatland, even though the importance of also restoring the lagg to restore connectivity with the surrounding environment and the typical biodiversity is increasingly emphasized (Paradis & Rochefort, 2015; Vasander et al., 2003).

In this regard, an interesting parallel can be drawn with the article by Hugron et al. (2020) on vascular plant species that are recalcitrant to restoration. The authors added a species more characteristic of lags among those that fail to recolonize peatlands restored by MLTT: the mucronate holly (*Ilex mucronata*). However, although common - and even dominant - in lags, this shrub is infrequent in forests and adjacent open bogs (Paradis, Rochefort & Langlois, 2015; Pellerin et al., 2009; Thompson & Sorensen, 2000). The authors suggested that the recalcitrance of this species could be explained by a bias during the sampling of donor sites used for collecting transferred plant material. In some cases, it was not possible to inventory a remaining natural portion adjacent to the donor site or even the former site itself, which may have been open to peat extraction since. Therefore, the authors had to conduct their inventories solely in the remaining intact portion: the lagg, which is often too densely wooded for peat harvesting. Since there is a strong overlap between the set of restored peatland sectors included in this project and those inventoried by Hugron et al. (2020), the same explanation seems applicable to both the vascular and bryophyte communities of the donor sites. The overrepresentation of lagg species in the plant communities of donor sites could explain the presence of *Ilex mucronata*, as well as *Sphagnum quinquefarium*, among the recalcitrant species... but is it a good or a bad sign for the success of the restoration? It depends on the spatial scale being considered.

At the scale of the entire restored sector, it seems to suggest that areas restored by transferring the moss layer remain too open to support the presence of *S. quinquefarium*. In the context where Favreau, Pellerin and Poulin (2019) associated bog afforestation with a decrease in typical peat moss bryophyte richness, and where bog afforestation is becoming increasingly widespread in southern Quebec (Pasquet, Pellerin & Poulin, 2015; Pellerin & Lavoie, 2003; Pinceloup et al., 2020), the recalcitrance of *S. quinquefarium* is a good sign for restoration success. It is documented that when trees establish in a colonizing environment, they can quickly invade it, gradually modifying the surrounding conditions to favor their growth (Heijmans et al., 2013; Pinceloup et al., 2020).

At the finer scale of microhabitats, the recalcitrance of *Sphagnum quinquefarium* could indicate a more challenging post-restoration recovery for the marginal areas of peatlands restored by MLTT since it is a species

more characteristic of laggs. This would also align with current knowledge regarding the restoration of *Sphagnum*-dominated laggs in peatlands: artificial ecotones tend to become more wooded and drier than their natural counterparts (Lefebvre-Ruel et al., 2019; Paradis & Rochefort, 2017).

#### The case of *Calypogeia neesiana*

Interpreting the recalcitrant status of *C. neesiana* is more complicated given the limited ecological literature available on this species, which is considered rare (Vitt 2014). Based on the limited information available, it would occupy the driest and most forested microhabitats in peatlands and would negatively be associated with open bog conditions. The species is not restricted to peatland environments, but prefers more shaded conditions, as it is the case with all species in the *Calypogeia* genus, except for *C. sphagnicola*. The same reasons behind the recalcitrance of the other two hepatic species could be considered: low competitiveness of hepatics (Olofsson et al., 2004; Virtanen, Henttonen & Laine, 1997), narrow ecological amplitude (Albinsson, 1997), or association with very fine-scale microhabitats (Albinsson, 1997). However, it is more plausible that *C. neesiana* has been classified as "recalcitrant to MLTT" for the same reasons as *Sphagnum quinquefarium*. Its status would also be related to the sampling bias of natural donor sites and would not represent a negative sign for restoration success. Supporting this theory is the negative correlation between the presence of the hepatic species and adjacent *Sphagnum* species (Albinsson, 1997) whereas the primary goal of restoration is to re-establish a cover of *Sphagnum* mosses (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020).

#### Impact of restoration on diversity

##### Bryophyte diversity

Before judging whether the decrease in bryophyte diversity post-restoration is a good or bad sign for the success of *Sphagnum* peatland restoration, it is necessary to revisit the characteristics of natural *Sphagnum* peatlands. These peatlands, which represent the target reference ecosystems for the restoration trajectory, have low diversity, compared to other ecosystems, such as boreal fens of the Hudson Bay lowlands (Sjörs, 1959). They support few species, but these species are specialized and adapted to these unique acidic conditions (Gorham, 1990; Minayeva, Bragg & Sirin, 2017; Pinceloup et al., 2020; Warner & Asada, 2006). This is consistent with the findings of Gauthier (in Payette and Rochefort, 2001): amongst the almost 50 *Sphagnum* species found in Quebec-Labrador, 18 make up for most of the *Sphagnum* flora of bogs and poor fens, and only four are frequent to common on all considered territory. The higher moss diversity observed in the restored peatlands compared to the donor sites supports the notion that the decrease in species richness is a sign of progress in the restored peatlands towards the reference defined during the restoration planning (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2020).

Other authors have already documented a stable or decreasing species richness after only a few years into the colonization process (Benscoter & Vitt, 2008; Pinno & Hawkes, 2015; Ruokolainen & Salo, 2006; Salonen, Penttinen & Aila, 1992). It has been done both in disturbed peatlands with exposed bare peat surfaces undergoing recolonization post-fire or post-extraction, and in burnt boreal forest areas. For example, Salonen, Penttinen and Aila (1992) studied the colonization of bare peat surfaces and reported the arrival of all species from the adjacent peatland (reference ecosystem) within three years of initiating recolonization. This is also emphasized by Ruokolainen and Salo (2006) regarding bryophyte regeneration in boreal forests after fire: all species, even those considered "late successional," were present after only six years of recolonization. The peak in species richness is generally expected between three and seven years after the beginning of the colonization process (Errington & Pinno, 2015; Pinno & Hawkes, 2015). Hence, it is highly likely that, with a minimum age criterion set at 6 years post-restoration, the age interval considered in this study - from 6 to 26 years - did not allow to capture and visualize graphically the peaking bryophyte richness.

When comparing bryophyte diversity between restored and donor peatlands, the difference was much more pronounced when only the number of bryophyte species was considered, as opposed to when the relative abundance of each species was included – which attenuated the difference between the types of sectors. Although more numerous in the restored peatland sectors, bryophyte species were also distributed more unevenly in terms of their abundance, which can occur, for example, when a handful of dominant species are very abundant, and others have only a few occurrences at the sector scale. According to Gauthier (in Payette and Rochefort, 2001), *Sphagnum* colonies of a given species inside which intruding, isolated individuals of another species are found, are not a rare sight. In the event of changing environmental conditions, these intruders, if advantaged by the new regime, can take over to become the dominant component of the colony (Gauthier in Payette & Rochefort, 2001). The presence of such less frequent bryophytes in MLTT-restored peatlands could reflect the greater environmental variability resulting from ongoing ecological succession mechanisms still in operation in some sectors restored between 6 and 26 years ago. The fact that Shannon and Simpson diversity were not influenced by the age of restoration, whereas species richness was, also supports the theory of an increasingly homogenous bryoflora after restoration in MLTT-restored *Sphagnum* peatlands, as documented by Benscoter and Vitt (2008) in a burnt bog along a post-fire chronosequence.

The increased diversity in the restored sectors compared to their natural counterparts aligns with the observations of many researchers regarding plant diversity in peatlands (Soro, Sundberg & Rydin, 1999; Warner & Asada, 2006) and in other types of regenerating ecosystems (Errington & Pinno, 2015; Moser, Ahn & Noe, 2007). The greater number of bryophyte species in the restored sectors likely indicates the combined presence of specially adapted species and bryophytes that are probably less typical of *Sphagnum* peatlands.

The greater abundance of early successional bryophyte species in the surveyed restored sectors aligns with the conclusions of several authors who have studied the dynamics of plant community succession in boreal forests (Errington & Pinno, 2015) and peatlands (Warner & Asada, 2006) following different types of disturbances (post-fire: Benscoter & Vitt, 2008; Guéné-Nanchen, LeBlanc & Rochefort, 2021, post-peat extraction: Salonen, 1990, or post-drilling platform rehabilitation: Errington & Pinno, 2015). They have observed an initial and usually short-lived dominance of pioneer species, which is almost invariably followed by a transition towards bryophyte communities dominated by more specialized species (Ruokolainen & Salo, 2006). The gradual disappearance of pioneer species, attributed to the initiation of a secondary succession phase and the competitive exclusion of initial colonizers that are less tolerant to the severe environmental conditions that characterize *Sphagnum* peatlands (Salonen, 1990), may explain the observed decrease in moss richness as early as six years after restoration through MLTT. The greater abundance of late-successional bryophytes in the natural donor sites compared to the restored peatlands provides further evidence that secondary succession is not always completed there: mosses and late-successional liverworts still need to increase in abundance (Benscoter & Vitt, 2008) for a true resemblance to natural bryophyte communities to be observed, a process that appears to take several decades (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012; Rydin, 1993; Soro, Sundberg & Rydin, 1999).

#### Lichen diversity

The higher species richness of lichens observed in the restored peatlands compared to their donor sites presents a similar pattern to the bryophyte richness in these same sectors. Furthermore, the identity of lichen species, all belonging to the genus *Cladonia* except for one, is representative of typical lichen communities in ombrotrophic peatlands of Eastern Canada, as documented by Bastien and Garneau (1997) and by Rochefort et al. (in preparation). However, unlike mosses and liverworts, neither the diversity nor the abundance of lichens in the peatlands restored by MLTT showed any relationship with restoration age. In the context where high abundance of lichens is considered an indicator of an unsuitable donor site (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019), this absence of detectable relationship is potentially a positive sign for restoration success. This is consistent with previous studies on post-fire succession in ombrotrophic peatlands, where the occurrence and abundance of "opportunistic" lichens could not be linked to any specific successional stage or microtopographic feature (Benscoter & Vitt, 2008). Supporting this opportunistic trend, personal observations during the sampling period revealed that the highest concentrations of lichens are often found in more exposed and drier areas of the restored sectors (Line Rochefort, pers. comm.).

The observation of higher lichen abundance in the sectors of the province of New Brunswick aligns not only with knowledge of lichen ecology in peatlands (Clayden, 2010; Foster & Glaser, 1986; Glaser & Janssens, 1986), but also with the diversity of coastal peatlands in the Atlantic region (Glaser, 1992; Warner & Asada,

2006). It is well-documented that in Canada, raised bogs located near the ocean generally support a greater number of species compared to those further inland (Glaser, 1992; Rochefort et al., in preparation).

#### Evolution of the micro-environment heterogeneity post-restoration

As an indication of an environment undergoing succession, the heterogeneity of restored peatlands evolved over time since the restoration work, both horizontally (in terms of available substrate types) or with the addition of a vertical component (in terms of microhabitats). Before the regenerating moss carpet becomes continuous, both substrate types (decreasing diversity post-restoration) and microhabitats (increasing diversity post-restoration) contribute to the heterogeneity of restored peatlands. The contribution of those gradually less diverse substrate types is, however, only temporary. As the moss carpet expands, microtopography patterns develop (Pouliot, Rochefort and Karofeld, 2011), and microhabitats or microrelief elements become, from then on, the main contributors to the heterogeneity of peatlands restored by MLTT. This is consistent with the knowledge on spatial and temporal heterogeneity in environments undergoing succession, such as ombrotrophic peatlands after fire (Benscoter & Vitt, 2008), which share several similarities with post-extracted vacuum-mined peatlands (Guéné-Nanchen, LeBlanc & Rochefort, 2021).

#### Influence of post-restoration micro-environment heterogeneity on bryophyte richness

The concept that environmental heterogeneity is an important driver of biological diversity in communities (Caners, Cristfield & Lieffers, 2019; Hulshof & Spasojevic, 2020; Stein, Gerstner & Kreft, 2014; Tews et al., 2004; Tilman & Pacala, 1993) is generally accepted. Through "niche partitioning," the coexistence of more species is facilitated when a greater diversity of habitats is available (Palmer, 1994). Specifically, structural heterogeneity is also one of the determining factors of bryophyte diversity (Newmaster et al., 2003). If moss diversity increases with microtopographic heterogeneity (Vivian-Smith, 1997), it is because competition, or competitive exclusion, is often a less significant force in heterogeneous communities (Salonen, Penttinen & Aila, 1992; Vivian-Smith, 1997).

In this project, heterogeneity was divided into two aspects: microhabitats and substrate types, with the latter appearing to be the main influencing factor of bryophyte richness in restored peatlands aged from 6 to 26 years. Such findings are consistent with the recognized importance of substrate type for bryophyte establishment (Hurtado et al., 2022; Vitt, House & Glaeser, 2023; Vitt & House, 2015), as well as the availability of diverse germination microsites for colonization by these species (Fowler, 1988). The heterogeneity expressed in terms of microhabitat diversity seems to structure the plant communities that colonize post-restoration peatlands more than to determine the number of species that compose them.

These results seem to contradict the findings of Vitt and House (2015) and Hurtado et al. (2022), who rather suggest that "microhabitats" or "microtopography" are important for bryophyte establishment. However, it

is challenging to clearly distinguish the definitions of "microhabitats," "substrate types," "microtopography," or "microsites" in the literature. Thus, it has not always been easy to interpret separately, from existing sources, the influence of microhabitat diversity versus substrate diversity on moss richness (Stein, Gerstner & Kreft, 2014). Presumably, the available hummocks, lawns, and hollows for colonization primarily rather dictate the distribution and spatial organization of these communities (Caners, Cristfield & Lieffers, 2019; Triisberg et al., 2014; Vivian-Smith, 1997), which is why the bryophyte richness in this project was not influenced by microhabitat diversity.

In summary, none of the species making up the bryophyte flora of *Sphagnum* peatlands completely fail to colonize MLTT-restored peatlands, with all identified recalcitrant species having been observed in at least three different restored sectors – although they may not necessarily have been found in the associated donor sectors. For three out of four recalcitrant species, the liverworts involved are species that, although common, remain low in abundance and often go unnoticed in plant inventories. They are also characteristic of more advanced successional stages and, in peatlands, are associated with highly specific microhabitats. Such microhabitats likely require more time to regenerate following restoration since the regenerating *Sphagnum* mosses must first expand into a continuous carpet – taking over disturbed substrates. The successful return of *Calypogeia sphagnicola* in peatlands restored by MLTT potentially indicates the fine-scale recovery of typical communities, this species being intimately linked to the hummocks and cushions of *Sphagnum* mosses that restoration aims to regenerate (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019). The identified recalcitrant bryophytes do not appear as particularly essential for the proper ecological functioning of *Sphagnum* peatlands. However, from the perspective of restoring their entire typical biodiversity, it would be interesting to ensure their recovery as well. The reintroduction of trees into restored peatlands to create shaded conditions, as it can lead to rapid afforestation (Heijmans et al., 2013), is not among the options to consider. Therefore, it may simply be necessary to allow more time for the existing trees to grow and to increase microhabitat diversity, thus enabling the recalcitrant bryophytes to recover after restoration.

## Bibliography

- Albinsson C. (1997). Niche relations and association analysis of southern Swedish mire hepatics. *Journal of Bryology*, 19(3), 409–424.
- Ayotte G., Rochefort L. (2019). *Les sphaignes de l'Est du Canada: Clé d'identification visuelle et cartes de répartition*. Editions JFD.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M. I., Hungate, B. A., Griffin, J. N. (2014). Linking biodiversity and ecosystem services: current uncertainties and the necessary next steps. *Bioscience*, 64(1), 49–57. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit003>
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D. (1987). *Terrestrial Plant Ecology*. Chapter 9: Method of sampling the plant community. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings Publishing Co.
- Bastien, D. F., Garneau, M. (1997). Clé d'identification macroscopique de 36 espèces de sphaignes de l'Est du Canada. Rapport divers 61. *Commission Géologique du Canada*.

- Benscoter, B. W., Vitt, D. H. (2008). Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. *Ecosystems*, 11(7), 1054–1064. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9178-4>
- Benscoter B. W. (2006). Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 647–652. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17\[647:PBEIAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[647:PBEIAC]2.0.CO;2)
- Borkenhagen, A. K., & Cooper, D. J. (2019). Establishing vegetation on a constructed fen in a post-mined landscape in Alberta's oil sands region: a four-year evaluation after species introduction. *Ecological Engineering*, 130, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.01.023>
- Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S. (2001). *Lichens of north America*. Yale University Press. 795 p.
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S.J., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P., Desmet, P. 2010. VASCAN, The database of vascular plants of Canada. [Online.] Available from <http://data.canadensys.net/vascan/> [accessed 16 February 2023].
- Callaghan, D. (2012). The inventory of bryophytes at sites: completeness and survey effort. *Journal of Bryology*, 34(1), 37–44.
- Campbell, D.R., Lavoie, C., Rochefort, L. (2002). Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*. 82: 85–95.
- Campbell D. R., Rochefort L., Lavoie C. (2003). Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 78–91.
- Caners R. T., Crisfield V., Lieffers V. J. (2019). Habitat heterogeneity stimulates regeneration of bryophytes and vascular plants on disturbed minerotrophic peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(3), 281–295. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0426>
- Caners R. T., Lieffers V. J. (2014). Divergent pathways of successional recovery for in situ oil sands exploration drilling pads on wooded moderate-rich fens in Alberta, Canada. *Restoration Ecology*, 22(5), 657–667. <https://doi.org/10.1111/rec.12123>
- Cardinale, B. J. (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472, 86–89. <https://doi.org/10.1038/nature09904>
- Cardinale, B. J., Venail, P., Narwani, A., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Kinzig, A. P., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Chirino, C., Campeau, S., Rochefort, L. (2006). Sphagnum establishment on bare peat: the importance of climatic variability and Sphagnum species richness. *Applied Vegetation Science*, 9(2), 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00678.x>
- Clayden S. R. (2010). Lichens and allied fungi of the Atlantic Maritime Ecozone. *Assessment of species diversity in the Atlantic Maritime Ecozone*. NRC Research Press, Ottawa, 153–178.
- Clements, F.E. (1905). *Research methods in ecology*. Woodruff-Collins, Lincoln, 334 pp.
- Clymo, R. S., Hayward, P. M. (1982). The ecology of Sphagnum. In *Bryophyte ecology*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 229–289.
- Cooper, D. J., MacDonald, L. H. (2000). Restoring the vegetation of mined peatlands in the southern Rocky Mountains of Colorado, U.S.A. *Restoration Ecology*, 8(2), 103–111. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80016.x>
- Crum H., Snider J. A. (1977). *Sphagnum quinquefarium* in the American west. *The Bryologist*, 80(1), 156–158.
- Diez, J. M., Pulliam, H. R. (2007). Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology*, 88(12), 3144–3152. <https://doi.org/10.1890/07-0047.1>
- Dirzo, R., Raven, P.H. (2003). Global State Of Biodiversity And Loss. *Annual Reviews On Environment And Resources*. Volume 28, pages 137–167.
- Donath, T. W., Bissels, S., Hözel, N., Otte, A. (2007). Large scale application of diaspora transfer with plant material in restoration practice—Impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation*, 138(1-2), 224–234.
- Errington, R.C., Pinno, B.D. (2015). Early successional plant community dynamics on a reclaimed oil sands mine in comparison with natural boreal forest communities, *Écoscience*, 22:2-4, 133-144, DOI: 10.1080/11956860.2016.1169385

- Evasdotter, L. (2011). *Restoration of a Rich Fen by top soil removal: temporal and spatial responses among vascular plants, bryophytes and land snails during 15 years*, Master's thesis, Biology Education Centre and Department of Ecology and Evolution, Plant Ecology, Uppsala University, Uppsala, Sweden.
- Faubert J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador*. Saint-Valérien, Québec: Société québécoise de bryologie.
- Favreau, M., Pellerin, S., Poulin, M. (2019). Tree encroachment induces biotic differentiation in Sphagnum-dominated bogs. *Wetlands*, 39, 841-852.
- Figueiredo, S. M. D. M., Venticinque, E. M., & Figueiredo, E. O. (2016). Spatial scale effects of sampling on the interpolation of species distribution models in the Southwestern Amazon. *Revista Árvore*, 40, 617-625.
- Fluet-Chouinard, E., Stocker, B. D., Zhang, Z., Malhotra, A., Melton, J. R., Poulter, B., McIntyre, P. B. (2023). Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature*, 614(7947), 281-286.
- Foster D. R., Glaser P. H. (1986). The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology*, 74(1), 47-71.
- Fowler N. L. (1988). What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4), 947-961.
- Frego, K. A. (1996). Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany*, 74(12), 1937-1942. <https://doi.org/10.1139/b96-231>
- Frego, K.A. (1994). Factors influencing the local distribution of four bryophyte species in mature upland black spruce forest. Ph.D. thesis, Department of Botany, The University of Toronto, Toronto
- Frego, K. A., Carleton, T. J. (1995). Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Canadian Journal of Botany*, 73(4), 544-551. <https://doi.org/10.1139/b95-056>
- Gaffney P. P. J., Hugron S., Jutras S., Marcoux O., Raymond S, Rochefort L. (2020). Ecohydrological change following rewetting of a deep-drained northern raised bog. *Ecohydrology*, 13(5). <https://doi.org/10.1002/eco.2210>
- Gauthier, M. E. (2014). *Restoring peatland plant communities on mineral well pads*. Ph.D. thesis, Department of Phytology, Université Laval, Québec.
- Gauthier, R., (2001). Chapitre 3 – Les sphaignes. In Payette, S. & Rochefort, L. (eds.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec. pp. 91-127.
- Gignac, L.D. (1992). Niche structure, resource partitioning and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in Western Canada. *The Bryologist*. 95: 406-418.
- Glaser P. H. (1992). Raised bogs in eastern North America – regional controls for species richness and floristic assemblages. *Journal of Ecology*. 80: 535-554.
- Glaser P. H., Janssens J. A. (1986). Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 395-415.
- González, E., Rochefort, L. (2019). Declaring success in *Sphagnum* peatland restoration: identifying outcomes from readily measurable vegetation descriptors. *Mires Peat*. Volume 24:19, pages 1-16.
- González, E., Rochefort, L. (2014). Drivers of success in 53 cutover bogs restored by a moss layer transfer technique. *Ecological Engineering*. Volume 68, pages 279-290.
- Gorham, E., (1990). Biotic impoverishment in Northern Peatlands. Dans G. M. Woodwell (ed.), *The Earth in Transition: Patterns and Processes of Biotic Impoverishment*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 65–98.
- Gorham E., Rochefort L. (2003). Peatland restoration: a brief assessment with special reference to *Sphagnum* bogs. *Wetlands Ecology and Management*, 11, 109-119.
- Goslee, S. C. (2006). Behavior of vegetation sampling methods in the presence of spatial autocorrelation. *Plant Ecology: An International Journal*, 187(2), 203–212. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3495-x>

- Graf, M. D., & Rochefort, L. (2010). Moss regeneration for fen restoration: field and greenhouse experiments. *Restoration Ecology*, 18(1), 121-130.
- Grosvernier P., Matthey Y. Buttler A. (1995). Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. Dans : Wheeler, B.D., Shaw, S.C., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.) *Restoration of temperate wetlands*, pp. 435-450. John Wiley & Sons, Chichester
- Guéné-Nanchen M., LeBlanc M.-C., Rochefort L. (2021). Post-fire peatland vegetation recovery: a case study in open rich fens of the Canadian boreal forest. *Botany*, 100(5), 435–447. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0194>
- Hedberg, P., Kotowski, W., Saetre, P., Mälson, K., Rydin, H., & Sundberg, S. (2012). Vegetation recovery after multiple-site experimental fen restorations. *Biological Conservation*, 147(1), 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.039>
- Hedberg, P., Kotowski, W. (2010). New nature by sowing? the current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation*, 18(4), 304–308. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.01.003>
- Heijmans M. M., van der Knaap Y. A., Holmgren M., Limpens J. (2013). Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events. *Global Change Biology*, 19(7), 2240-2250.
- Hill M. O., Preston C. D., Bosanquet S. D. S., Roy D. B. (2007). Bryoatt. *Attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts*. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- Hölzel, N., Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diasporae transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 131-140.
- Hugron, S., Guéné-Nanchen, M., Roux, N., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. 2020. Plant reintroduction in restored peatlands: 80% successfully transferred – Does the remaining 20% matter? *Global Ecology and Conservation*, 22 e01000.
- Hulshof, C. M., & Spasojevic, M. J. (2020). The edaphic control of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 29(10), 1634–1650. <https://doi.org/10.1111/geb.13151>
- Hurtado F., Estébanez B., Aragón P., Hortal J., Molina-Bustamante M., Medina N. G. (2022). Moss establishment success is determined by the interaction between propagule size and species identity. *Scientific Reports*, 12(1), 20777.
- IPBES (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Brondizio, E.S., Settele, J., Diaz, S., Ngo, H.T. (éditeurs). Secrétariat de l'IPBES, Bonn, Allemagne. 1148 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Diaz, S., Hector, A., Mace, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Jeschke, M. (2012). Cryptogams in calcareous grassland restoration: perspectives for artificial vs. natural colonization. *Tuexenia*, (32), 269-279.
- Johansen, M. D., Aker, P., Klanderud, K., Olsen, S. L., & Skrindo, A. B. (2017). Restoration of peatland by spontaneous revegetation after road construction. *Applied Vegetation Science*, 20(4), 631-640.
- Karofeld, E., Müür, M., & Vellak, K. (2015). Factors affecting re-vegetation dynamics of experimentally restored extracted peatland in Estonia. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 13706-13717.
- Kiehl, K., Kirmer, A., Donath, T.W., Rasran, L., Hölzel, N. (2010). Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic Applied Ecology*. 11, 285e299.
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Den Held, S., Brienen, R., Verbeek, S., Vegelin, K. (2009). Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. *Applied Vegetation Science*, 12(3), 304-315.
- Koch, J.M. (2007). Restoring a jarrah forest understorey vegetation after bauxite mining in Western Australia. *Restoration Ecology*. 15, S26eS39.
- Kotowski, W., van Diggelen, R. (2004). Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 15(5), 583–594. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02300.x>

- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Flatberg, K. I., Shaw, A. J., Brochmann, C., Stenøien, H. K. (2016). Long-distance dispersal and barriers shape genetic structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the northern hemisphere. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1215–1226. <https://doi.org/10.1111/jbi.12716>
- Lamarre, J. J., Dhar, A., & Naeth, M. A. (2023). A Propagation Technique For Native Tundra Bryophytes For Arctic Ecosystem Restoration. *Arctic Science*, (ja).
- Lavoie C., Grosvernier P., Girard M., Marcoux K. (2003). Spontaneous revegetation of mined peatlands: an useful restoration tool?. *Wetlands ecology and Management*, 11, 97-107.
- Lefebvre-Ruel, S., Jutras, S., Campbell, D., & Rochefort, L. (2019). Ecohydrological gradients and their restoration on the periphery of extracted peatlands. *Restoration Ecology*, 27(4), 782-792.
- Mace, G. M., Norris, K., Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Mälson, K., & Rydin, H. (2007). The regeneration capabilities of bryophytes for rich fen restoration. *Biological Conservation*, 135(3), 435-442.
- Michalska-Hejduk, D., Wolski, G. J., Harnisch, M., Otte, A., Bomanowska, A., & Donath, T. W. (2017). Restoration of floodplain meadows: Effects on the re-establishment of mosses. *Plos one*, 12(12), e0187944.
- Minayeva, T. Y., Bragg, O., & Sirin, A. A. (2017). Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity. *Mires and Peat*, 19(1), 1-36.
- Misik T., Misik-Bartók D. (2011). Distribution of *Sphagnum quinquefarium* in Hungary. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* (2.), 97-99.
- Misik T., Misik-Bartók D., Molják S. (2019). Distribution of *Sphagnum quinquefarium* in the Carpathian basin on the basis of literature and Herbarium data. *Contributii Botanice*, (54).
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot Francois, Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller Caroline, Obermaier, E., Prati, D., Socher, S. A., Sonnemann, I., Wäschke Nicole, Wubet, T., Wurst, S., Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the german biodiversity exploratories. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Moser, K., Ahn, C., Noe, G. (2007). Characterization of microtopography and its influence on vegetation patterns in created wetlands. *Wetlands*. 27: 1081–1097.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger Luca, Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz Sandra, Echeverría-Londoño Susy, Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Newmaster S.G, Belland R.J, Arsenault A., Vitt D.H. (2003) Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia. *Environmental Reviews*. 11: S159–S185.
- Olofsson J., Hulme P. E., Oksanen L., Suominen O. (2004). Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone. *Oikos*, 106(2), 324–334.
- Palmer M. W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29, 511-530.
- Paradis, É., & Rochefort, L. (2017). Management of the margins in cutover bogs: ecological conditions and effects of afforestation. *Wetlands Ecology and Management*, 25, 177-190.
- Paradis É, Rochefort L (2015) Management of marginal cutaway peat fields: pre-restoration ecological conditions and effects of afforestation. Pages 59–85 Dans: Paradis É, Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe. Thèse de doctorat. Université Laval. Canada
- Paradis, É., Rochefort, L., Langlois, M. (2015). The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*. 216, 999–1018. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0485-5>

- Pasche-Lisboa C. J., Booth T., Belland R. J., Piercy-Normore M. D. (2019). Moss and lichen asexual propagule dispersal may help to maintain the extant community in boreal forests. *Ecosphere*, 10(9). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2823>
- Pasquet S., Pellerin S., Poulin, M. (2015). Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 18(2), 220–229. <https://doi.org/10.1111/avsc.12142>
- Patzelt, A., Wild, U., Pfadenhauer, J. (2001). Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology*, 9(2), 127-136.
- Payette, S., Rochefort, L. (2001). Écologie des tourbières du Québec-Labrador. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada.
- Pellerin S., Lagneau L. A., Lavoie M., Larocque M. (2009). Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), 720-731.
- Pellerin, S., Lavoie, C. (2003). Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. *Journal of Ecology*, 1008-1021.
- Pellerin, S., Poulin, M. (2013). *Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable*. Ministère du Développement Durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs. Gouvernement du Québec. 104 pages.
- Pinceloup N, Poulin M, Brice MH, Pellerin S (2020) Vegetation changes in temperate ombrotrophic peatlands over a 35 year period. *PLOS ONE* 15(2): e0229146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229146>
- Pinno, B. D., Hawkes, V. C. (2015). Temporal trends of ecosystem development on different site types in reclaimed boreal forests. *Forests*, 6(6), 2109-2124.
- Poschlod, P., Biewer, H. (2005). Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica*, 40, 13-34.
- Poulin M., Rochefort L., Quinty F., Lavoie C. (2005). Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83(5), 539–557.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2012). Initiation of microtopography in re-vegetated cutover peatlands: evolution of plant species composition. *Applied Vegetation Science*. 15: 369-382.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2011). Initiation of microtopography in revegetated cutover peatlands. *Applied Vegetation Science*, 14(2), 158–171. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01118.x>
- Price J., Rochefort L., Quinty F. (1998) Energy and moisture considerations on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and *Sphagnum* regeneration. *Ecological Engineering*. 10 : 293-312.
- Purre, A. H., & Ilomets, M. (2021). Vegetation composition and carbon dioxide fluxes on rewetted milled peatlands—Comparison with undisturbed bogs. *Wetlands*, 41(8), 120.
- Quinty F., LeBlanc M.-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Épandage du matériel végétal, du paillis et du fertilisant*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Planification de la restauration*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Préparation du site et remouillage*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty F., LeBlanc M.C., Rochefort L. (2019). *Guide de restauration des tourbières - Récolte du matériel végétal et gestion des sites donneurs*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2007). Effects of topsoil removal, seed transfer with plant material and moderate grazing on restoration of riparian fen grasslands. *Applied Vegetation Science*, 10(3), 451-460.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2006). Seed content and conservation evaluation of hay material of fen grasslands. *Journal for Nature Conservation*, 14(1), 34-45.

- Reiter, K., Hülber, K., Grabherr, G. (2001). Semi-Objective Sampling Strategies as One Basis for a Vegetation Survey. In: Visconti, G., Beniston, M., Iannarelli, E.D., Barba, D. (eds) *Global Change and Protected Areas*. Advances in Global Change Research, vol 9. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/0-306-48051-4\\_21](https://doi.org/10.1007/0-306-48051-4_21)
- Rey Benayas, J. M., Newton, A. C., Diaz, A., & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325(5944), 1121-1124.
- Rochefort, L., Isselin-Nondedeu, F., Boudreau, S., & Poulin, M. (2013). Comparing survey methods for monitoring vegetation change through time in a restored peatland. *Wetlands Ecology and Management*, 21, 71-85.
- Rochefort, L., LeBlanc, M.-C., Bérubé V., Hugron, S., Boudreau S., & Pouliot R. (2016). Reintroduction of fen plant communities on a degraded minerotrophic peatland. *Botany*, 94(11), 1041–1051. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0023>
- Rochefort, L., Vitt, D.H. Bayley, S.E. (1990). Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*, 71: 1986–2000.
- Rothero, G., Dobson, D., Fasham, M. (2005) Bryophytes. In: D.Hill, M. Fasham, G. Tucker, M. Shewry & P. Shaw (eds.) *Handbook of biodiversity methods: survey, evaluation and monitoring*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 288–94.
- Ruokolainen, L., Salo, K. (2006). The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli national park, eastern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 43(5), 363–378.
- Rydin, H. (1993). Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. *Oikos*, 413-423.
- Salonen V. (1994). Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science*, 5(3), 403-408.
- Salonen V. (1990). Early plant succession in two abandoned cut-over peatland areas. *Holarctic Ecology*, 13(3), 217–223.
- Salonen V. (1987). Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Ecography*, 10(3), 171-174.
- Salonen, V., Penttinen, A., Aila, S. (1992). Plant colonization of a bare peat surface: population changes and spatial patterns. *Journal of Vegetation Science*, 3(1), 113–118.
- Salonen V., Setälä H. (1992). Plant colonization of bare peat surface-relative importance of seed availability and soil. *Ecography*, 15(2), 199-204.
- Singh P., Ekrtová E., Holá E., Stechová T., Grill, S., & Hájek M. (2021). Restoration of rare bryophytes in degraded rich fens: the effect of sod-and-moss removal. *Journal for Nature Conservation*, 59, 125928–125928. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125928>
- Sjörs, H. (1959). Bogs and fens in the Hudson Bay lowlands. *Arctic*, 12(1), 2-19.
- Slack, N.G. (1984). A new look at bryophyte community analysis: field and statistical methods. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55, 113–132. [https://doi.org/10.18968/jhbl.55.0\\_113](https://doi.org/10.18968/jhbl.55.0_113)
- Soro A., Sundberg S., Rydin H. (1999). Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. *Journal of Vegetation Science*, 10(4), 549–560.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Streitberger, M., Holtmann, L., Büttmann, H., Schmidt, C., & Fartmann, T. (2021). Restoration of montane heathlands—Early-and mid-successional stages promote phytodiversity. *Ecological Engineering*, 169, 106294.
- Sundberg S., Hansson J., Rydin H. (2006). Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1479–1491. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01520.x>
- Sundberg, S., Rydin H. (2002). Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores. *Journal of Ecology*, 90(2), 268–278. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00653.x>
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.

- Thompson E.H., Sorenson E.R. (2000) *Wetland, woodland, wildland – a guide to the natural communities of Vermont*. Vermont Department of Fish and Wildlife and The Nature Conservancy. University Press of New England, Hanover, U.S.A.
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman D., Pacala S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. *Scanning Electron Microscopy Meet at*, 13-25.
- Triisberg T., Karofeld E., Liira J., Orru M., Ramst R., Paal J. (2014). Microtopography and the properties of residual peat are convenient indicators for restoration planning of abandoned extracted peatlands. *Restoration Ecology*, 22(1), 31-39.
- UNEP (2022). Global Peatlands Assessment – The State of the World's Peatlands: Evidence for action toward the conservation, restoration, and sustainable management of peatlands. Main Report. *Global Peatlands Initiative*. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Vanderpoorten, A., Papp, B., Gradstein, R. (2010). Sampling of bryophytes. *Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories*, 8, 331-45.
- Vasander H, Tuittila E-S, Lode E, Lundin L, Ilomets M, Sallantaus T, Heikkila R, Pitkanen M-L, Laine J. (2003). Status and restoration of peatlands in northern Europe. *Wetlands Ecology and Management* 11: 51–63
- Virtanen, R., Henttonen, H., & Laine, K. (1997). Lemming grazing and structure of a snowbed plant community: a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 155-166.
- Vitt, D. H. (2014). A key and review of bryophytes common in North American peatlands. *Evansia*, 31(4), 121–158. <https://doi.org/10.1639/079.031.0402>
- Vitt D. H., House M. (2015). Establishment of bryophytes from indigenous sources after disturbance from oil sands mining. *The Bryologist*, 118(2), 123–129. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-118.2.123>
- Vitt D. H., House M., Glaeser L. C. (2023). The role of microhabitat for bryophyte establishment in reclamation of boreal wetlands. *Wetlands Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1007/s11273-023-09917-4>
- Vitt D.H., Li Y., Belland R.J. (1995). Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental western Canada. *Bryologist*, 98: 218–227. doi:10.2307/3243306.
- Vitt D. H., Wieder R. K., Xu B., Kaskie M., Koropchak S. (2011). Peatland establishment on mineral soils: effects of water level, amendments, and species after two growing seasons. *Ecological Engineering*, 37(2), 354–363.
- Vivian-Smith, G. (1997). Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85:71–82.
- Warner, B. G., Asada, T. (2006). Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences: Research Across Boundaries*, 68(3), 240–253. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0853-2>
- Wiens, J. A., Hobbs, R. J. (2015). Integrating conservation and restoration in a changing world. *BioScience*. Volume 65, pages 302-312.
- Xu, B., Rochefort, L., Bird, M., Khadka, B., & Strack, M. (2022). Restoration of boreal peatland impacted by an in-situ oil sands well-pad: Vegetation response. *Restoration Ecology*, 30(3), e13514.

## Online supplementary material

**Table S 1:** List of restored peatland sites ( $n = 18$ ) and sectors ( $n = 41$ ) surveyed in the summer of 2021, sorted by province (New Brunswick or Quebec) and by region (Bas-St-Laurent, Capitale-Nationale, Côte-Nord, Lac-St-jean and New Brunswick), along with their GPS coordinates, as well as the codes and coordinates for their associated donor sites ( $n = 23$ ).

Province	Region	Site	Restored sector		Donor site	
			Code	Coordinates	Code	Coordinates
New Brunswick	New Brunswick	Baie-Sainte-Anne	BSA-R2012	47° 1'1.43"N, 64°52'40.64"W	BSA-SD	47° 1'42.29"N, 64°51'9.67"W
		Inkerman-Ferry	INK-R1997	47°42'10.68"N, 64°48'59.34"W	Inkerman-SD	47°42'46.99"N, 64°50'35.13"W
		Inkerman-Ferry	INK-R2008	47°42'19.78"N, 64°49'6.50"W	Inkerman-SD	47°42'46.99"N, 64°50'35.13"W
		Kent	KENT-R2001	46°18'32.27"N, 65° 8'12.36"W	Kent-SD2001	46°18'30.17"N, 65° 8'25.56"W
			KENT-R2008C	46°19'1.23"N, 65° 8'17.02"W	Kent-SD2008	46°18'58.25"N, 65° 8'25.36"W
		Maisonnette	MAI-R2000	47°49'43.01"N, 65° 2'43.11"W	Lamèque-Portage	47°49'4.29"N, 64°33'16.16"W
		Maisonnette	MAI-R2006	47°49'35.10"N, 65° 1'46.37"W	Maisonnette-SD	47°48'52.86"N, 65° 3'12.84"W
		Pokesudie	MAI-R2010A	47°49'41.25"N, 65° 2'22.60"W	Maisonnette-SD	47°48'52.86"N, 65° 3'12.84"W
		Pokesudie	POK-R2008	47°48'39.58"N, 64°46'1.35"W	Lamèque-Portage	47°49'4.29"N, 64°33'16.16"W
		Shippagan 530	SHIP-R2006	47°41'14.66"N, 64°46'22.15"W	Shippagan-SD	47°40'52.86"N, 64°46'35.99"W
		Shippagan 530	SHIP-R2014	47°41'8.20"N, 64°46'7.77"W	Shippagan-SD	47°40'52.86"N, 64°46'35.99"W
Quebec	Bas-St-Laurent	Bois-des-Bel	BDB-R1999	47°58'1.20"N, 69°25'45.14"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
		Bois-des-Bel	CDL-R2001	47°45'36.60"N, 69°31'29.87"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
		Chemin-du-Lac	CDL-R2002	47°45'51.61"N, 69°31'31.23"W	St-Antoin-SD2002	47°47'2.10"N, 69°28'38.47"W
			CDL-R2003	47°45'38.90"N, 69°31'11.68"W	St-Antoin-SD2003	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
			CDL-R2011	47°46'16.03"N, 69°31'25.49"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
		Président-Ouest	PRO-R2012	47°47'5.39"N, 69°29'34.51"W	PRO-SD	47°46'50.92"N, 69°29'59.10"W
			PRO-R2013	47°46'52.80"N, 69°29'45.19"W	PRO-SD	47°46'50.92"N, 69°29'59.10"W
		Saint-Fabien-sur-Mer	SFM-R2011	48°18'29.99"N, 68°52'8.42"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
		Saint-Modeste	SMO-R1997	47°50'4.01"N, 69°27'45.50"W	Saint-Modeste-SD	47°49'20.50"N, 69°27'5.81"W
			SMO-R2010	47°50'1.80"N, 69°27'48.45"W	Saint-Modeste-SD	47°49'20.50"N, 69°27'5.81"W
		Verbois	VER-R2005	47°50'21.99"N, 69°26'39.38"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W
		Verbois	VER-R2006	47°50'16.33"N, 69°26'25.64"W	St-Antoin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W

Province	Region	Site	Restored sector		Donor site	
			Code	Coordinates	Code	Coordinates
Capitale-Nationale		VER-R2013	47°50'9.62"N, 69°26'28.49"W	St-Antonin (destroyed)	47°46'58.04"N, 69°28'36.11"W	
		Saint-Charles-de-Bellechasse	SCB-R1999	46°44'52.10"N, 70°59'46.06"W	SCB-SD	46°46'16.07"N, 70°59'33.86"W
		Saint-Henri	SCB-R2012	46°44'51.05"N, 70°59'48.35"W	SCB-SD	46°46'16.07"N, 70°59'33.86"W
Côte-Nord		Saint-Henri	STH-R2015	46°42'37.64"N, 71° 3'47.53"W	PRO-SD-STH	47°47'38.13"N, 69°30'17.85"W
		Les Escoumins	ESC-R2011	48°19'0.64"N, 69°26'15.83"W	Escoumins-SD	48°19'4.44"N, 69°26'1.68"W
		Pointe-Lebel	PTL-R2009	49° 8'49.34"N, 68°15'21.46"W	Pointe-Lebel-SD	49° 9'39.35"N, 68°15'34.37"W
		Pointe-Lebel	PTL-R2010	49° 9'15.13"N, 68°15'24.87"W	Pointe-Lebel-SD	49° 9'39.35"N, 68°15'34.37"W
Lac-St-Jean		Pointe-Lebel	PTL-R2015	49° 8'33.39"N, 68°15'5.31"W	Pointe-Lebel-SD	49° 9'39.35"N, 68°15'34.37"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R1995A	48°49'7.73"N, 72°10'8.04"W	SMM-SD1995-98	48°48'58.01"N, 72°10'57.48"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R1997H	48°48'39.37"N, 72°10'16.41"W	SMM-SD1995-98	48°48'58.01"N, 72°10'57.48"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R1998H	48°48'35.52"N, 72°10'24.39"W	SMM-SD1995-98	48°48'58.01"N, 72°10'57.48"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R1999H	48°48'35.09"N, 72°10'17.73"W	SMM-SD1999	48°50'13.29"N, 72°10'26.83"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R2000E	48°48'30.16"N, 72°10'58.97"W	SMM-SD2000	48°50'14.57"N, 72°10'10.58"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R2001G	48°49'4.99"N, 72°10'51.10"W	SMM-SD2001	48°50'2.53"N, 72°10'27.00"W
		Sainte-Marguerite-Marie	SMM-R2002J	48°48'22.94"N, 72°10'27.17"W	SMM-SD2002	48°50'1.59"N, 72°10'10.25"W
		Saint-Ludger-de-Milot	SMM-R2003AA	48°49'23.40"N, 72°10'40.32"W	SMM-SD2003	48°50'5.74"N, 72°10'6.52"W
		Saint-Ludger-de-Milot	SLUM-R2013	48°53'12.42"N, 71°48'31.20"W	SLUM-SD2012-13	48°52'12.29"N, 71°49'3.32"W
		Saint-Ludger-de-Milot	SLUM-R2014	48°53'4.74"N, 71°48'59.08"W	SLUM-SD2014	48°52'10.45"N, 71°48'57.40"W
Total	5 regions	18 sites	41 restored sectors		23 donor sites	

**Table S 2:** Detailed list of the 41 restored peatland sectors surveyed in the summer of 2021, with, for each one: the post-restoration age, the total bryophyte species richness, the number of paired occurrences (species present in both the donor and restored sector), as well as the species richness at the corresponding donor site, the calculated transfer rate for bryophytes and the proportion of spontaneous occurrences (%).

Sector code	Site name	Post-restoration age (years)	Total number of species surveyed in restored sector (paired + unpaired occurrences)	Number of surveyed species present in corresponding donor site (paired occurrences)	Total number of surveyed species in corresponding donor site	Transfer rate (%)	Spontaneous occurrences (%)
BDB-R1999	Bois-des-Bel	22	28	12	24	50	57
BSA-R2012	Baie-Ste-Anne	9	29	17	31	55	41
CDL-R2001	Chemin-du-Lac	20	26	19	24	79	27
CDL-R2002	Chemin-du-Lac	19	29	18	24	75	38
CDL-R2003	Chemin-du-Lac	18	29	11	24	46	62
CDL-R2011	Chemin-du-Lac	10	29	15	24	63	48
ESC-R2011	Les Escoumins	10	31	13	20	65	58
INK-R1997	Inkerman-Ferry	24	19	11	20	55	42
INK-R2008	Inkerman-Ferry	13	22	9	20	45	59
KENT-R2001	Kent	20	23	9	10	90	61
KENT-R2008	Kent	13	29	14	17	82	52
MAI-R2000	Maisonnette	21	33	13	20	65	61
MAI-R2006	Maisonnette	15	26	15	20	75	42
MAI-R2010	Maisonnette	11	24	14	20	70	42
POK-R2008	Pokesudie	13	39	19	28	68	51
PRO-R2012	Président-Ouest	9	33	17	23	74	48
PRO-R2013	Président-Ouest	8	48	20	23	87	58
PTL-R2009	Pointe-Lebel	12	24	10	18	56	58
PTL-R2010	Pointe-Lebel	11	27	12	18	67	56
PTL-R2015	Pointe-Lebel	6	30	9	18	50	70
SCB-R1999	St-Charles-de-Bellechasse	22	47	12	20	60	74
SCB-R2012	St-Charles-de-Bellechasse	9	22	12	20	60	45
SFM-R2011	St-Fabien-sur-Mer	10	42	18	24	75	57
SHIP-R2006	Shippagan	15	41	25	37	68	39
SHIP-R2014	Shippagan	7	48	27	37	73	44
SLUM-R2013A	St-Ludger-de-Milot	8	34	10	12	83	71
SLUM-R2014B	St-Ludger-de-Milot	7	27	12	20	60	56
SMM-R1995A	Ste-Marguerite-Marie	26	19	13	20	65	37
SMM-R1997H	Ste-Marguerite-Marie	24	17	6	13	46	59

Sector code	Site name	Post-restoration age (years)	Total number of species surveyed in restored sector (paired + unpaired occurrences)	Number of surveyed species present in corresponding donor site (paired occurrences)	Total number of surveyed species in corresponding donor site	Transfer rate (%)	Spontaneous occurrences (%)
<b>SMM-R1998H</b>	Ste-Marguerite-Marie	23	16	8	13	62	50
<b>SMM-R1999H</b>	Ste-Marguerite-Marie	22	15	12	13	92	20
<b>SMM-R2000E</b>	Ste-Marguerite-Marie	20	21	7	8	88	62
<b>SMM-R2001G</b>	Ste-Marguerite-Marie	19	26	5	6	83	69
<b>SMM-R2002J</b>	Ste-Marguerite-Marie	18	25	11	13	85	56
<b>SMM-R2003AA</b>	Ste-Marguerite-Marie	17	21	7	10	70	57
<b>SMO-R1997</b>	St-Modeste	24	25	11	12	92	56
<b>SMO-R2010</b>	St-Modeste	11	21	11	12	92	48
<b>STH-R2015</b>	St-Henri	6	25	13	21	62	48
<b>VER-R2005</b>	Verbois	16	30	18	24	75	40
<b>VER-R2006</b>	Verbois	15	22	19	24	79	14
<b>VER-R2013</b>	Verbois	8	23	15	24	63	35

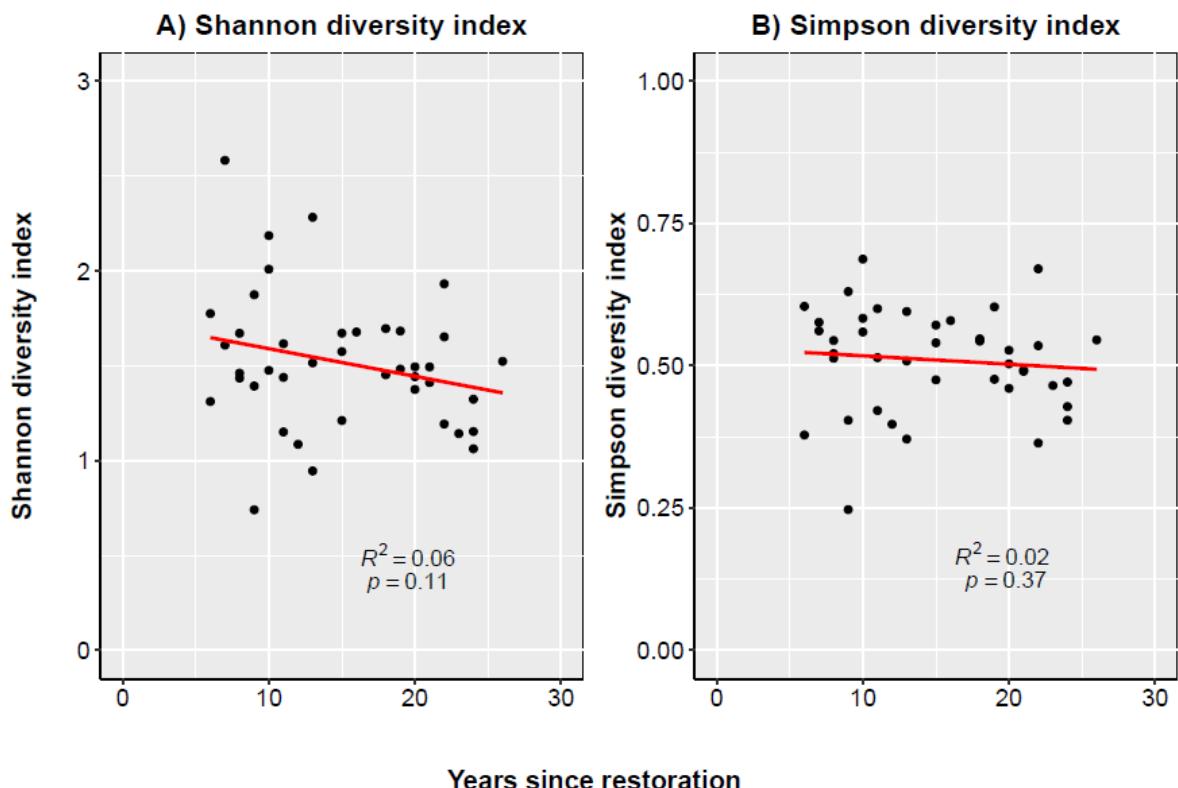
**Table S 3:** Detailed list of the 133 moss and liverwort species recorded in the restored bogs ( $n = 41$ ) and donor sites ( $n = 23$ ) during the summer of 2021, indicating their final recalcitrance status based on the decision tree (including subsequent translocations), as well as their ecological preference and succession stage classification determined from sources such as *Flora of North America* (1993+), Ayotte & Rochefort (2019), Faubert (2012), etc.

Accepted species name	Final recalcitrance status	Ecological preference	Successional stage
<i>Amblystegium serpens</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Early-successional
<i>Atrichum altecristatum</i> Renauld & Cardot	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Aulacomnium palustre</i> Hedw.	Common peatland	Wetland generalist	All stages
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmidel ex Schreb.) Loeske	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	All stages
<i>Barbilophozia hatcheri</i> (A. Evans) Loeske	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Bazzania trilobata</i> (L.) Gray	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Blepharostomum trichophyllum</i> subsp. <i>trichophyllum</i> (L.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Brachythecium acutum</i> (Mitt.) Sull.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Brachythecium novae-angliae</i> (Sull. & Lesq.) Jaeg.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Brotherella recurvans</i> (Michx.) M. Fleisch.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A. Crum	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Müll. Frib.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	All stages
<i>Calypogeia neesiana</i> (Mass. et Carest.) K.Müll.	Recalcitrant to MLTT	Wetland generalist	Late-successional
<i>Calypogeia sphagnicola</i> (Arnell & J. Perss.) Warnst. & Loeske	Recalcitrant to MLTT	Bog-associated	Late-successional
<i>Campylium stellatum</i> (Hedwig) C. E. O. Jensen	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Cephalozia macrostachya</i> Kaal.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Cephaloziella elachista</i> (J.B. Jack ex Gottsche & Rabenh.) Schiffn.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	All stages
<i>Cephaloziella hampeana</i> (Nees) Schiffn. ex Loeske	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Cephaloziella rubella</i> var. <i>rubella</i> (Nees) Warnst.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Cephaloziella spinigera</i> (Lindb.) Warnst.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	All stages
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Dicranum fuscescens</i> Turner	Spontanée	Various habitat generalist	All stages
<i>Dicranum leioneuron</i> Kindb.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	All stages
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	Common peatland	Woodland-associated	Late-successional
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Late-successional

Accepted species name	Final recalcitrance status	Ecological preference	Successional stage
<i>Dicranum undulatum</i> Schrad. ex Brid.	Common peatland	Bog-associated	All stages
<i>Fuscocephaloziopsis connivens</i> (Dicks.) Váňa & L. Söderstr.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	All stages
<i>Fuscocephaloziopsis leucantha</i> (Spruce) Váňa & L. Söderstr.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri</i> (Schiffn.) Váňa & L. Söderstr.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	All stages
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i> (Dumort.) Váňa & L. Söderstr.	Common peatland	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	All stages
<i>Gymnocolea inflata</i> subsp. <i>inflata</i> (Huds.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Helodium blandowii</i> var. <i>blandowii</i> (F. Weber & D. Mohr) Warnst.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Herzogiella turfacea</i> (Lindb.) Z. Iwats.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Hygrobiella laxifolia</i> (Hook.) Spruce	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Hypnum lindbergii</i> Mitt.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Late-successional
<i>Hypnum pallescens</i> (Hedw.) P. Beauv.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Kurzia pauciflora</i> (Dicks.) Grolle	Common peatland	Peatland generalist	All stages
<i>Liochlaena lanceolata</i> Nees.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Lophozia silvicola</i> H. Buch	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Early-successional
<i>Lophozia ventricosa</i> var. <i>ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Lophozia</i> sp. Dumort.	Untargeted by MLTT	NA	NA
<i>Mesoptchia rutheana</i> (Limpr.) L. Söderstr. & Váňa	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	All stages
<i>Moerckia fotoviana</i> (Nees) Schiffn.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray	Common peatland	Bog-associated	Early-successional
<i>Mylia taylorii</i> (Hook.) Gray	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Neoorthocaulis attenuatus</i> (Mart.) L. Söderstr., De Roo & Hedd.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Neoorthocaulis floerkei</i> (F. Weber & D. Mohr) L. Söderstr., De Roo & Hedd.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Odontoschisma denudatum</i> (Mart.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Odontoschisma fluitans</i> (Nees) L. Söderstr. & Váňa	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	All stages
<i>Odontoschisma francisci</i> (Hook.) L. Söderstr. & Váňa	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Onchophorus wahlenbergii</i> Brid.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional

Accepted species name	Final recalcitrance status	Ecological preference	Successional stage
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	Common peatland	Woodland-associated	Late-successional
<i>Pohlia drummondii</i> (Müll. Hal.) A.L. Andrews	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	Common peatland	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Early-successional
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Brid.	Common peatland	Bog-associated	All stages
<i>Pseudocampylium radicale</i> (P. Beauv.) Vanderp. & Hedenäs	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i> (Brid.) Z. Iwats.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	Recalcitrant to MLTT	Various habitat generalist	Late-successional
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Ptychostomum weigelii</i> (Biehler) J.R.Spence	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	All stages
<i>Rhynchosstegium serrulatum</i> (Hedw.) A. Jaeger	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Riccardia latifrons</i> (Lindb.) Lindb.	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Early-successional
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Schimp.) Hedenäs	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Schistochilopsis incisa</i> var. <i>incisa</i> (Schrad.) Konstant.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Sciuro-hypnum latifolium</i> (Kindb.) Ignatov & Huttunen	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Sphagnum angermanicum</i> Melin.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jensen	Common peatland	Peatland generalist	All stages
<i>Sphagnum annulatum</i> Warnst.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sphagnum austini</i> Sull.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen	Untargeted by MLTT	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum beothuk</i> R.E. Andrus	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	Common peatland	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O Jensen	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum compactum</i> Lam. & DC.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg & Hassel	Common peatland	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum fallax</i> H. Klinggr.	Common peatland	Bog-associated	Late successional
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional

Accepted species name	Final recalcitrance status	Ecological preference	Successional stage
<i>Sphagnum flavidum</i> (Cardot) Warnst.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.	Common peatland	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Sphagnum isoottiae</i> Flatberg	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum lindbergii</i> Schimp.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum majus</i> subsp. <i>majus</i> C.E.O Jensen	Untargeted by MLTT	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum medium</i> Limpr.	Common peatland	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum molle</i> Sull.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Undefined - Sporadic occurrence
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum pulchrum</i> (Lindb.) Warnst.	Common peatland	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (Lindb.) Warnst.	Recalcitrant to MLTT	Woodland-associated	Late-successional
<i>Sphagnum riparium</i> Ångström	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	Common peatland	Bog-associated	Late successional
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	Common peatland	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum subfulvum</i> Sjörs	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum tenellum</i> (Brid.) Brid.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	Late-successional
<i>Sphagnum tenerum</i> Sull. & Lesq. ex Sull.	Common peatland	Peatland generalist	Early-successional
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångström	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Late-successional
<i>Sphagnum torreyanum</i> Sull.	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	Late-successional
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	Common peatland	Fen-associated	Late-successional
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	Untargeted by MLTT	Fen-associated	All stages
<i>Syzygiella autumnalis</i> (DC.) K. Feldberg, Váňa, Hentschel & Heinrichs	Untargeted by MLTT	Wetland generalist	Early-successional
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	Early-successional
<i>Trichocolea tomentella</i> (Ehrh.) Dumort.	Untargeted by MLTT	Woodland-associated	All stages
<i>Tritomaria laxa</i> (Lindb.) Stotler & Crand.-Stotl.	Untargeted by MLTT	Bog-associated	All stages
<i>Tritomaria quinquedentata</i> subsp. <i>quinquedentata</i> (Huds.) H. Buch	Untargeted by MLTT	Various habitat generalist	All stages
<i>Warnstorffia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	Untargeted by MLTT	Peatland generalist	All stages
<i>Warnstorffia pseudostraminea</i> (Müll. Hal.) Tuom. & T.J. Kop.	Untargeted by MLTT	Fen-associated	Undefined - Sporadic occurrence



**Figure S 1:** Relationship between bryophyte diversity in terms of A) Shannon's diversity index and B) Simpson's diversity index, and the age of restoration in years for the 41 restored sectors inventoried in the summer of 2021. The post-restoration ages range from 6 to 26 years. The red curves represent the equation predicted by a linear function. The presented  $R^2$  values correspond to the marginal  $R^2$ , indicating the variation attributed to the fixed effect only.

## Conclusion générale

Ce projet, en plus de s'intéresser aux espèces de bryophytes qui peinent à s'établir dans les tourbières restaurées par la MTCM, a permis d'étudier l'effet du temps écoulé depuis la restauration sur la diversité non seulement bryophytique, mais aussi en lichens, en microhabitats et en types de substrats disponibles à la colonisation.

La comparaison des pools d'espèces de 41 paires de secteurs restaurés-sites donneurs a permis de déterminer que près de 70 % des espèces muscinales transférées se rétablissent avec succès après la restauration. De plus, le temps écoulé depuis la restauration ne semble pas avoir d'incidence sur le taux de transfert de cette dernière pour les bryophytes. Pour s'en assurer, il faudrait néanmoins évaluer le taux de transfert d'un même secteur restauré à différents âges post-restauration, tout comme il faudrait se pencher sur la façon dont le taux de transfert évolue avant six ans post-restauration; ce qu'il serait intéressant de réaliser lors de futures recherches. La majorité des espèces de bryophytes typiques des tourbières à sphagnes colonisent sans difficulté les tourbières restaurées, avec seulement quatre espèces « récalcitrantes » parmi les bryophytes communes dans les sites donneurs naturels. Toutes, sauf une, sont des espèces associées, sinon restreintes à des conditions ombragées : *Ptilidium ciliare*, *Calypogeia neesiana* et *Sphagnum quinquefarium*. Si la première est observée sous les bosquets d'épinette noire qui nécessitent plus de temps à se régénérer après la restauration, les deux autres ne sont pas typiquement retrouvées dans les tourbières à sphagnes de type « bog ouvert ». Bien qu'il soit souhaitable que ces « récalcitrantes » se rétablissent, dans la perspective de rétablir toute la biodiversité de l'écosystème de référence ciblé, aucune intervention supplémentaire n'est proposée pour favoriser leur retour. Ne voulant pas introduire des arbres dans les tourbières restaurées pour y accélérer la régénération des bosquets, il semble préférable de, simplement, laisser plus de temps à ces derniers pour qu'ils se développent naturellement et d'évaluer le rétablissement des récalcitrantes en réalisant un suivi à plus long terme, qui inclurait des secteurs restaurés depuis plus de 26 ans.

Parallèlement, la réintroduction active de sphagnes avec la restauration par transfert de la couche muscinale ne semble pas interférer avec le déroulement naturel des mécanismes de succession écologique post-perturbation, du moins, pour ce qui est des communautés de bryophytes. Un pic de richesse spécifique a bien été observé dans les premières années post-restauration, avec la dominance initiale d'espèces de début de succession, combinée à la présence, celle-ci attendue, des espèces tourbicoles spécialistes activement réintroduites. Ces dernières gagnent progressivement en abondance au détriment des bryophytes à « tendance pionnière » qui deviennent de moins en moins importantes au fil de l'expansion du tapis de sphagnes. D'autre part, le bon déroulement de ces mécanismes de succession écologique semble nécessaire pour s'assurer que, lors de l'initiation de la succession secondaire, ce soient les sphagnes réintroduites qui deviennent la

composante dominante des tourbières restaurées. L'initiation de la succession avec des espèces plus opportunistes permet ainsi de « pavé le chemin » aux sphaignes réintroduites afin qu'elles colonisent efficacement la surface restaurée. Certaines avenues de recherches restent pourtant à explorer, comme l'analyse et la comparaison des changements de la richesse muscinale à différentes échelles (quadrat, secteur, site, région...), surtout sachant que les tendances en termes de richesse spécifique d'une communauté peuvent varier selon l'échelle considérée (Chase et coll. 2019).

L'évolution de l'hétérogénéité environnementale des tourbières après la restauration, avec une diminution de la diversité en substrats disponibles à la colonisation et une augmentation de celle des microhabitats typiques des tourbières à sphaignes, est une des raisons derrière la richesse décroissante des communautés muscinales post-restauration. Malgré cette diminution, il est possible d'affirmer que les tourbières restaurées évoluent bel et bien vers la référence ciblée, laquelle est naturellement pauvre en espèces. Vu la confusion qui existe dans la littérature autour des termes liés à l'hétérogénéité environnementale (Stein, Gerstner & Kreft, 2014), il s'est avéré difficile d'interpréter séparément les deux aspects qui ont été évalués lors de ce projet, tout comme leur lien avec la diversité muscinale des tourbières restaurées. Il serait intéressant, dans le futur, de combiner ces aspects en une seule mesure quantitative et davantage objective de l'hétérogénéité de l'environnement qui pourrait par la suite être reliée à la diversité en bryophytes.

Bien qu'étant la première étude s'étant intéressée au taux de transfert et au retour de la diversité spécifiquement pour les bryophytes dans les tourbières restaurées, ce projet comporte tout de même ses limites. Notamment, vu l'impossibilité d'inventorier certains des sites donneurs naturels qui n'existent plus aujourd'hui et l'obligation d'empiéter légèrement dans le lagg de la tourbière pour les inventaires, il en a résulté un biais se traduisant par une surreprésentation des bryophytes forestières et qui influence les bryophytes récalcitrantes identifiées, lesquelles seraient vraisemblablement différentes en l'absence dudit biais. Le taux de transfert de la restauration pour les bryophytes s'en trouve lui aussi affecté, probablement sous-estimé par rapport au succès réel de rétablissement des bryophytes post-restauration. Bref, le portrait des communautés muscinales « de référence » qui est obtenu est un peu décalé par rapport à celui qui serait généré à partir d'inventaires des sites donneurs réalisés avant la récolte du matériel végétal.

La façon de représenter la diversité muscinale dans ce projet peut également être questionnée, puisque c'est surtout la richesse spécifique qui a été utilisée, étant la mesure la plus couramment rencontrée pour représenter la diversité, particulièrement en contexte de perturbation anthropique. Pourtant, l'utilisation de la richesse spécifique pour représenter des changements dans la diversité générale, dans certains cas, des résultats imprévisibles et ne permet pas toujours de détecter des changements mêmes drastiques de diversité (Chase et coll., 2019; Hillebrand et coll., 2018) – comme le renouvellement des espèces – ou *species turnover* – lorsque

le nombre total d'espèces reste stable. La richesse spécifique et l'abondance relative des espèces n'étant que deux composantes du concept plus complexe de « changement de biodiversité », de futures recherches pourraient examiner l'évolution post-restauration de la diversité des communautés muscinales et lichéniques en utilisant d'autres mesures de diversité. L'incorporation du renouvellement des espèces plus spécifiquement, par exemple, permettrait une interprétation plus juste de la réponse des communautés muscinales et lichéniques à des changements environnementaux (Hillebrand et coll., 2018).

Finalement, comme le prévoyait le protocole initial pour ce projet, il serait pertinent d'évaluer quantitativement et objectivement le développement de la microtopographie dans les tourbières restaurées par MTCM (voir Annexe A – Complément à la méthodologie), pour obtenir, pour chaque secteur restauré, un profil d'épaisseur du tapis de sphaignes régénéré. Cela nécessitera la mesure d'un niveau de référence propre à chaque point de mesure, pour prendre en compte l'irrégularité de l'élévation de la tourbe résiduelle et, ultimement, cela permettra de représenter l'hétérogénéité des microhabitats après la restauration de façon plus juste et plus détaillée que ne le permettent les descriptions des microhabitats. Sachant que la position par rapport à la nappe phréatique est un facteur déterminant pour la répartition des bryophytes en tourbières (Mulligan & Gignac, 2001; Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012), de telles mesures permettraient de représenter le partitionnement de l'espace écologique qui s'opère graduellement après la restauration avec le développement des microstructures typiques des tourbières à sphaignes.

## Bibliographie

- Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão Laura H, Bates, A. E., Blowes, S. A., Dornelas, M., Gonzalez, A., Magurran, A. E., Supp, S. R., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bruelheide, H., Byrnes, J. E. K., Cabral, J. S., Elahi, R., Gomez, C., Guzman, H. M., Isbell, F., ... O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128(8), 1079–1091. <https://doi.org/10.1111/oik.05968>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., & Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184.
- Mulligan, R. C., & Gignac, L. D. (2001). Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants. *Canadian Journal of Botany*, 79(4), 404–411.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2012). Initiation of microtopography in re-vegetated cutover peatlands: evolution of plant species composition. *Applied Vegetation Science*. 15: 369-382.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>

# Bibliographie générale

- Albinsson C. (1997). Niche relations and association analysis of southern Swedish mire hepatics. *Journal of Bryology*, 19(3), 409–424.
- Albrecht, J., Peters, M. K., Becker, J. N., Behler, C., Classen, A., Ensslin, A., ... & Schleuning, M. (2021). Species richness is more important for ecosystem functioning than species turnover along an elevational gradient. *Nature ecology & evolution*, 5(12), 1582-1593.
- Anderson D. S., Davis R. B. (1997). The vegetation and its environments in Maine peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 75(10), 1785–1805. <https://doi.org/10.1139/b97-893>
- Andrus R. E. (2006) Six new species of Sphagnum (Bryophyta: Sphagnaceae) from North America. — SIDA, Contrib. Bot. 22: 959–972.
- Andrus R.E. (1986). Some aspects of Sphagnum ecology. *Canadian Journal of Botany*. 64: 416-426.
- Andrus R. E., Wagner D. J., Titus J. E. (1983). Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. *Canadian Journal of Botany*, 61(12), 3128-3139.
- Asada T., Warner B. G., Pojar J. (2003). Environmental factors responsible for shaping an open peatland-forest complex on the hypermaritime north coast of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2380–2394. <https://doi.org/10.1139/x03-174>
- Ayotte G., Rochefort L. (2019). *Les sphaignes de l'Est du Canada: Clé d'identification visuelle et cartes de répartition*. Editions JFD.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M. I., Hungate, B. A., Griffin, J. N. (2014). Linking biodiversity and ecosystem services: current uncertainties and the necessary next steps. *Bioscience*, 64(1), 49–57. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit003>
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D. (1987). *Terrestrial Plant Ecology*. Chapter 9: Method of sampling the plant community. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings Publishing Co.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomaia, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51-57.
- Bastien, D. F., Garneau, M. (1997). Clé d'identification macroscopique de 36 espèces de sphaignes de l'Est du Canada. Rapport divers 61. Commission Géologique du Canada.
- Belland R. (2005). A multivariate study of moss distributions in relation to environment in the gulf of st. Lawrence region, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83, 243–263.
- Belyea, L.R. (1996). Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. *Oikos*. 77(3), 529-539.
- Belyea, L.R., Clymo, R.S. (2001). Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings Of The Royal Society Of London*. 268: 1315-1321.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A., & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325(5944), 1121-1124.
- Benscoter, B. W., Vitt, D. H. (2008). Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. *Ecosystems*, 11(7), 1054–1064. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9178-4>
- Benscoter B. W. (2006). Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 647–652. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17\[647:PBEIAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[647:PBEIAC]2.0.CO;2)
- Bledsoe B. P., Shear T.H. (2000). Vegetation along hydrologic and edaphic gradients in a North Carolina coastal plain creek bottom and implications for restoration. *Wetlands*. 20:126–47.
- Borkenhagen, A. K., & Cooper, D. J. (2019). Establishing vegetation on a constructed fen in a post-mined landscape in Alberta's oil sands region: a four-year evaluation after species introduction. *Ecological Engineering*, 130, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.01.023>

- Bragazza L., Rydin H., Gerdol R. (2005). Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, 177, 223-236.
- Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S. (2001). *Lichens of north America*. Yale University Press. 795 p.
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S.J., Favreau, M., Anions, M., Béliele, P., Desmet, P. 2010. VASCAN, The database of vascular plants of Canada. [Online.] Available from <http://data.canadensys.net/vascan/> [accessed 16 February 2023].
- Bruland G. L., Richardson C.J. (2005). Hydrologic, edaphic, and vegetative responses to microtopographic reestablishment in a restored wetland. *Restoration Ecology*, 13:515–23.
- Bunch, W. D., Cowden, C. C., Wurzburger, N., & Shefferson, R. P. (2013). Geography and soil chemistry drive the distribution of fungal associations in lady's slipper orchid, *Cypripedium acaule*. *Botany*, 91(12), 850-856.
- Callaghan, D. (2012). The inventory of bryophytes at sites: completeness and survey effort. *Journal of Bryology*, 34(1), 37-44.
- Callaghan, D., Lyons, J., & Slater, F. (2022). Responses of *Sphagnum austini* and *S. beothuk* on Cors Fochno to significant habitat improvement. *Field Bryology*, (128), 16-21.
- Campbell, D.R., Lavoie, C., Rochefort, L. (2002). Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*. 82: 85–95.
- Campbell D. R., Rochefort L., Lavoie C. (2003). Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 78-91.
- Campbell, D., Rochefort, L. (2001). La végétation : gradients. Dans : Payette, S. & Rochefort, L. (éds.). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada, pp. 129-140
- Campeau S., Rochefort L. (2000). Production rate and water content of *Sphagnum* on restored cutover peatlands: comparison with natural areas. Dans: Rochefort, L. & Daigle, J.- Y. (eds.) *Sustaining our peatlands: Proceedings of the 11th International Peat Congress, Québec City, Canada (6-12 August 2000)*, Vol. II, pp. 727-730. Canadian Society of Peat and Peatlands & International Peat Society, Edmonton, AB, CA.
- Campeau S., Rochefort L. (1996). *Sphagnum* regeneration on bare peat surfaces: field and greenhouse experiments. *Journal of Applied Ecology*, 599-608.
- Caners R. T., Crisfield V., Lieffers V. J. (2019). Habitat heterogeneity stimulates regeneration of bryophytes and vascular plants on disturbed minerotrophic peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(3), 281–295. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0426>
- Caners R. T., Lieffers V. J. (2014). Divergent pathways of successional recovery for in situ oil sands exploration drilling pads on wooded moderate-rich fens in Alberta, Canada. *Restoration Ecology*, 22(5), 657–667. <https://doi.org/10.1111/rec.12123>
- Cardinale, B. J. (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472, 86–89. <https://doi.org/10.1038/nature09904>
- Cardinale, B. J., Venail, P., Narwani, A., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Kinzig, A. P., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão Laura H, Bates, A. E., Blowes, S. A., Dornelas, M., Gonzalez, A., Magurran, A. E., Supp, S. R., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bruelheide, H., Byrnes, J. E. K., Cabral, J. S., Elahi, R., Gomez, C., Guzman, H. M., Isbell, F., ... O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128(8), 1079–1091. <https://doi.org/10.1111/oik.05968>
- Chimner R. A., Cooper D. J., Wurster F. C., Rochefort, L. (2017). An overview of peatland restoration in North America: where are we after 25 years? *Restoration Ecology*, 25(2), 283–292. <https://doi.org/10.1111/rec.12434>
- Chirino, C., Campeau, S., Rochefort, L. (2006). *Sphagnum* establishment on bare peat: the importance of climatic variability and *Sphagnum* species richness. *Applied Vegetation Science*, 9(2), 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00678.x>

- Clayden, S. R. (2010). Lichens and allied fungi of the Atlantic Maritime Ecozone. *Assessment of species diversity in the Atlantic Maritime Ecozone*. NRC Research Press, Ottawa, 153-178.
- Clements, F.E. (1905). *Research methods in ecology*. Woodruff-Collins, Lincoln, 334 pp.
- Clymo, R. S., Hayward, P. M. (1982). The ecology of Sphagnum. In *Bryophyte ecology*. Springer. Dordrecht, Netherlands, pp 229-289.
- Cooper, D. J., MacDonald, L. H. (2000). Restoring the vegetation of mined peatlands in the southern Rocky Mountains of Colorado, U.S.A. *Restoration Ecology*, 8(2), 103–111. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80016.x>
- Crum, H. (1984). Sphagnopsida : Sphagnaceae. North American flora. Série ii, partie 11. New York Botanical Garden.
- Crum, H., Snider, J. A. (1977). *Sphagnum quinquefarium* in the American west. *The Bryologist*, 80(1), 156–158.
- Damman, A. W. H. (1986). Hydrology, development, and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 384–394. <https://doi.org/10.1139/b86-055>
- Damman, A. W. H. (1978). Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. *Oikos*, 30(3), 480–480. <https://doi.org/10.2307/3543344>
- Damman, A. W. H. (1977). Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, 35(3), 137–151. <https://doi.org/10.1007/BF02097065>
- Damman, A. W. H., Dowhan, J. J. (1981). Vegetation and habitat conditions in western head bog, a southern Nova Scotian plateau bog. *Canadian Journal of Botany*, 59(7), 1343–1359. <https://doi.org/10.1139/b81-181>
- Damman, A.W.H., French, T.W. (1987) The ecology of peat bogs of the glaciated northeastern United States: a community profile. US Fish and Wildlife Service Biological Report 85.
- Daniels, R.E., Eddy, A. (1990) Handbook of European Sphagna. 2nd impression with minor corrections. Abbots Ripton, Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology.
- Dhar A., Comeau P. G., Vassov R. (2019). Effects of cover soil stockpiling on plant community development following reclamation of oil sands sites in Alberta. *Restoration Ecology*. 27:352–360. doi:10.1111/rec.12858.
- Dierßen K. (2001) Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytum bibliotheca*, 56: 289.
- Diez, J. M., Pulliam, H. R. (2007). Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology*, 88(12), 3144–3152. <https://doi.org/10.1890/07-0047.1>
- Dirzo, R., Raven, P.H. (2003). Global State Of Biodiversity And Loss. *Annual Reviews On Environment And Resources*. Volume 28, pages 137-167.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D., Baker, A. J. M. (1997). Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science*, 277(5325), 515–522. <http://www.jstor.org/stable/2892540>
- Donath, T. W., Bissels, S., Hözel, N., Otte, A. (2007). Large scale application of diasporae transfer with plant material in restoration practice—Impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation*, 138(1-2), 224-234.
- Errington, R.C., Pinno, B.D. (2015). Early successional plant community dynamics on a reclaimed oil sands mine in comparison with natural boreal forest communities, *Écoscience*, 22:2-4, 133-144, DOI: 10.1080/11956860.2016.1169385
- Evasdotter, L. (2011). *Restoration of a Rich Fen by top soil removal: temporal and spatial responses among vascular plants, bryophytes and land snails during 15 years*, Master's thesis, Biology Education Centre and Department of Ecology and Evolution, Plant Ecology, Uppsala University, Uppsala, Sweden.
- Faubert J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador*. Saint-Valérien, Québec: Société québécoise de bryologie.
- Favreau, M., Pellerin, S., Poulin, M. (2019). Tree encroachment induces biotic differentiation in Sphagnum-dominated bogs. *Wetlands*, 39, 841-852.

- Figueiredo, S. M. D. M., Venticinque, E. M., & Figueiredo, E. O. (2016). Spatial scale effects of sampling on the interpolation of species distribution models in the Southwestern Amazon. *Revista Árvore*, 40, 617-625.
- Flora of North America Editorial Committee, eds. (1993+). Flora of North America North of Mexico [Online]. 22+ vols. New York and Oxford. <http://beta.floranorthamerica.org>. Accessed [April 12<sup>th</sup> 2023].
- Fluet-Chouinard, E., Stocker, B. D., Zhang, Z., Malhotra, A., Melton, J. R., Poulter, B., McIntyre, P. B. (2023). Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature*, 614(7947), 281-286.
- Foster D. R., Glaser P. H. (1986). The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology*, 74(1), 47–71.
- Fowler N. L. (1988). What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4), 947-961.
- Frahm J. P. (2012). Zum taxonomischen Status von *Sphagnum tenerum* Sull. & Lesq., *Sphagnum tenerum* (Warnst.) Röll und *Sphagnum schimperi* (Warnst.) Röll. *Archive for Bryology*, 147.
- Frego, K. A. (1996). Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany*, 74(12), 1937–1942. <https://doi.org/10.1139/b96-231>
- Frego, K.A. (1994). Factors influencing the local distribution of four bryophyte species in mature upland black spruce forest. Ph.D. thesis, Department of Botany, The University of Toronto, Toronto
- Frego, K. A., Carleton, T. J. (1995). Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Canadian Journal of Botany*, 73(4), 544–551. <https://doi.org/10.1139/b95-056>
- Gaffney P. P. J., Hugron S., Jutras S., Marcoux O., Raymond S., Rochefort L. (2020). Ecohydrological change following rewetting of a deep-drained northern raised bog. *Ecohydrology*, 13(5). <https://doi.org/10.1002/eco.2210>
- Gauthier, M. E. (2014). *Restoring peatland plant communities on mineral well pads*. Ph.D. thesis, Department of Phytology, Université Laval, Québec.
- Gauthier, R. (2001) Chapitre 3 – Les sphagnes. Dans : Payette, S. & Rochefort, L. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval. Québec, pp. 91-127.
- Gignac, L.D. (1992). Niche structure, resource partitioning and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in Western Canada. *The Bryologist*. 95: 406–418.
- Glaser P. H. (1992). Raised bogs in eastern North America – regional controls for species richness and floristic assemblages. *Journal of Ecology*. 80: 535–554.
- Glaser P. H., Janssens J. A. (1986). Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 395-415.
- Gonzalez, A., Cardinale, B. J., Allington, G. R. H., Byrnes, J., Arthur Endsley, K., Brown, D. G., Hooper, D. U., Isbell, F., O'Connor, M. I., & Loreau, M. (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>
- González, E., Rochefort, L. (2019). Declaring success in *Sphagnum* peatland restoration: identifying outcomes from readily measurable vegetation descriptors. *Mires Peat*. Volume 24:19, pages 1-16.
- González, E., Rochefort, L. (2014). Drivers of success in 53 cutover bogs restored by a moss layer transfer technique. *Ecological Engineering*. Volume 68, pages 279-290.
- Gorham, E., (1990). Biotic impoverishment in Northern Peatlands. Dans G. M. Woodwell (ed.), *The Earth in Transition: Patterns and Processes of Biotic Impoverishment*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 65–98.
- Gorham E., Rochefort L. (2003). Peatland restoration: a brief assessment with special reference to *Sphagnum* bogs. *Wetlands Ecology and Management*, 11, 109-119.
- Goslee, S. C. (2006). Behavior of vegetation sampling methods in the presence of spatial autocorrelation. *Plant Ecology: An International Journal*, 187(2), 203–212. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3495-x>

- Graf, M. D., & Rochefort, L. (2010). Moss regeneration for fen restoration: field and greenhouse experiments. *Restoration Ecology*, 18(1), 121-130.
- Groeneveld, E., Massé, A., Rochefort, L. (2007). *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology*, 15(4), 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Groeneveld E., Rochefort L. (2005). *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology*. 13: 74–82.
- Groeneveld E., Rochefort L. (2002). Nursing plants in peatland restoration: on their potential use to alleviate frost heaving problems. *Suo*, 53: 73–85.
- Grosvernier P., Matthey Y. Buttler A. (1995). Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. Dans : Wheeler, B.D., Shaw, S.C., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.) *Restoration of temperate wetlands*, pp. 435-450. John Wiley & Sons, Chichester
- Guéné-Nanchen, M., Hugron, S., Rochefort, L. (2018). Harvesting surface vegetation does not impede self-recovery of *Sphagnum* peatlands. *Restoration Ecology*, 27(1), 178–188. <https://doi.org/10.1111/rec.12834>
- Guéné-Nanchen M., LeBlanc M.-C., Rochefort L. (2021). Post-fire peatland vegetation recovery: a case study in open rich fens of the Canadian boreal forest. *Botany*, 100(5), 435–447. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0194>
- Hájek T., Beckett R. P. (2008). Effect of water content components on desiccation and recovery in *Sphagnum* mosses. *Annals of Botany*, 101(1), 165-173.
- Hedberg, P., Kotowski, W., Saetre, P., Mälson, K., Rydin, H., & Sundberg, S. (2012). Vegetation recovery after multiple-site experimental fen restorations. *Biological Conservation*, 147(1), 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.039>
- Hedberg, P., Kotowski, W. (2010). New nature by sowing? the current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation*, 18(4), 304–308. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.01.003>
- Heijmans M. M., van der Knaap Y. A., Holmgren M., Limpens J. (2013). Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events. *Global Change Biology*, 19(7), 2240-2250.
- Hill M. O., Preston C. D., Bosanquet S. D. S., Roy D. B. (2007). *Bryoatt. Attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts*. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., & Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184.
- Hölzel, N., Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 131-140.
- Howie, S.A. (2013) Bogs and their laggs in coastal British Columbia, Canada: characteristics of topography, depth to water table, hydrochemistry, peat properties, and vegetation at the bog margin. Dissertation, Simon Fraser University.
- Howie, S. A., Meerveld, I. T.-van. (2011). The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands: Official Scholarly Journal of the Society of Wetland Scientists*, 31(3), 613–622. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0168-5>.
- Hugron, S., Guéné-Nanchen, M., Roux, N., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. 2020. Plant reintroduction in restored peatlands: 80% successfully transferred – Does the remaining 20% matter? *Global Ecology and Conservation*, 22 e01000.
- Hulshof, C. M., & Spasojevic, M. J. (2020). The edaphic control of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 29(10), 1634–1650. <https://doi.org/10.1111/geb.13151>
- Hurtado F., Estébanez B., Aragón P., Hortal J., Molina-Bustamante M., Medina N. G. (2022). Moss establishment success is determined by the interaction between propagule size and species identity. *Scientific Reports*, 12(1), 20777.
- Ingram, H. A. P. (1978) Soil layers in mires: function and terminology. *Journal of Soil Science*, 29(2), 224–227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1978.tb02053.x>

- IPBES (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Brondizio, E.S., Settele, J., Díaz, S., Ngo, H.T. (éditeurs). Secrétariat de l'IPBES, Bonn, Allemagne. 1148 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>.
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., Mace, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Jeschke, M. (2012). Cryptogams in calcareous grassland restoration: perspectives for artificial vs. natural colonization. *Tuexenia*, (32), 269-279.
- Johansen, M. D., Aker, P., Klanderud, K., Olsen, S. L., & Skrindo, A. B. (2017). Restoration of peatland by spontaneous revegetation after road construction. *Applied Vegetation Science*, 20(4), 631-640.
- Karlin, E. F., Bliss, L. C. (1984). Variation in substrate chemistry along microtopographical and water-chemistry gradients in peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 62(1), 142–153. <https://doi.org/10.1139/b84-023>
- Karofeld, E., Müür, M., & Vellak, K. (2015). Factors affecting re-vegetation dynamics of experimentally restored extracted peatland in Estonia. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 13706-13717.
- Ketcheson S. J., Price J. (2011) The impact of peatland restoration on the site hydrology of an abandoned block-cut bog. *Wetlands*. 31:1263-1274
- Kiehl, K., Kimer, A., Donath, T.W., Rasran, L., Hözel, N. (2010). Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic Applied Ecology*. 11, 285e299.
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Den Held, S., Brienen, R., Verbeek, S., Vegelin, K. (2009). Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. *Applied Vegetation Science*, 12(3), 304-315.
- Koch, J.M. (2007). Restoring a jarrah forest understorey vegetation after bauxite mining in Western Australia. *Restoration Ecology*. 15, S26eS39.
- Kotowski, W., van Diggelen, R. (2004). Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 15(5), 583–594. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02300.x>
- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Flatberg, K. I., Shaw, A. J., Brochmann, C., Stenøien, H. K. (2016). Long-distance dispersal and barriers shape genetic structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the northern hemisphere. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1215–1226. <https://doi.org/10.1111/jbi.12716>
- Lachance, D., Fortin, G., Dufour Tremblay, G. (2021). *Identification et délimitation des milieux humides du Québec méridional – version décembre 2021*. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction adjointe de la conservation des milieux humides, 119p. En ligne, <https://www.environnement.gouv.qc.ca/eau/rives/guide-identif-dellimit-milieux-humides.pdf>. Consulté le 23 octobre 2023.
- Lamarre, J. J., Dhar, A., & Naeth, M. A. (2023). A Propagation Technique For Native Tundra Bryophytes For Arctic Ecosystem Restoration. *Arctic Science*, (ja).
- Langlois, M. (2014). Landscape analysis & boundary detection of bog peatlands' transition to mineral land: The laggs of the eastern New Brunswick Lowlands, Canada. Mémoire de maitrise, Université de Waterloo.
- Larkin, D., Vivian-Smith, G., Zedler, J.B. (2006). Topographic heterogeneity theory and ecological restoration. p. 142–64. Dans D. A. Falk, M. A. Palmer, J. B. Zedler (eds.) *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, Washington, DC, USA.
- Lavoie C., Grosvernier P., Girard M., Marcoux K. (2003). Spontaneous revegetation of mined peatlands: an useful restoration tool?. *Wetlands ecology and Management*, 11, 97-107.
- Lefebvre-Ruel, S., Jutras, S., Campbell, D., & Rochefort, L. (2019). Ecohydrological gradients and their restoration on the periphery of extracted peatlands. *Restoration Ecology*, 27(4), 782-792.
- Legendre, P., Xiangcheng, M., Haibao, R., Keping, M., Mingjian, Y., I-Fang, S., Fangliang, H. (2009). Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*. Volume 90:3, pages 663-674.

- Li Y., Vitt D.H. (1994). The dynamics of moss establishment: temporal responses to nutrient gradients. *Bryologist*, 97: 337-365.
- Lönnell, N. (2017). Sphagnum beothuk new to Sweden. *Lindbergia*, 40(5), 11-13.
- Loreau, M., Mazancourt, C., & Duffy, E. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Mace, G. M., Norris, K., Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Malmer, N. (1986). Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 375–383. <https://doi.org/10.1139/b86-054>
- Mälson, K., & Rydin, H. (2007). The regeneration capabilities of bryophytes for rich fen restoration. *Biological Conservation*, 135(3), 435-442.
- Manukjanová A, Štechová T, Kučera J (2014). Drought Survival Test of Eight Fen Moss Species. *Cryptogamie, Bryologie*, 35(4), 397-403
- McCarter C. P. R., Price J. (2013) The hydrology of the Bois-des-Bel bog peatland restoration: 10 years post-restoration. *Ecological Engineering*. 55:73–81
- McCune B., Grace J. B. (2002). *Analysis of ecological communities*. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- McQueen, C.B. (1990). Field guide to the peat mosses of boreal North America. *University Press of New England*, Hanover, NH.
- Meilleur, S., Guéné-Nanchen, M., Hugron, S., Fenton, N. J., Rochefort, L. (2022). Towards the regeneration of brown mosses for fen restoration. *The Bryologist*, 125(1), 23–35. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-125.1.023>
- Melosik I., Såstad S. M. (2005). In vitro propagation of selected *Sphagnum* species (section *Subsecunda*). *Lindbergia*, 21-31.
- Michalska-Hejduk, D., Wolski, G. J., Harnisch, M., Otte, A., Bomanowska, A., & Donath, T. W. (2017). Restoration of floodplain meadows: Effects on the re-establishment of mosses. *Plos one*, 12(12), e0187944.
- Minayeva, T. Y., Bragg, O., & Sirin, A. A. (2017). Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity. *Mires and Peat*, 19(1), 1-36.
- Misik T., Misik-Bartók D. (2011). Distribution of *Sphagnum quinquefarium* in Hungary. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* (2.), 97-99.
- Misik T., Misik-Bartók D., Molják S. (2019). Distribution of *Sphagnum quinquefarium* in the Carpathian basin on the basis of literature and Herbarium data. *Contributii Botanice*, (54).
- Moisan C., Pellerin S. (2011). Présence de la céphalozié des marais (*Cephalozia macrostachya* Kaal., Cephaloziaceae, Marchantiophyta) au Québec. *Carnets de bryologie*, 1, 23-25.
- Moore, P. D. (1991). Ups and downs in peatland. *Nature*, 353: 299–300. <https://doi.org/10.1038/353299a0>
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot Francois, Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller Caroline, Obermaier, E., Prati, D., Socher, S. A., Sonnemann, I., Wäschke Nicole, Wubet, T., Wurst, S., Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the german biodiversity exploratories. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Moser, K., Ahn, C., Noe, G. (2007). Characterization of microtopography and its influence on vegetation patterns in created wetlands. *Wetlands*. 27: 1081–1097.
- Mulligan, R. C., & Gignac, L. D. (2001). Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants. *Canadian Journal of Botany*, 79(4), 404–411.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger Luca, Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz Sandra, Echeverría-Londoño Susy, Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>

- Newmaster S.G, Belland R.J, Arsenault A., Vitt D.H. (2003) Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia. *Environmental Reviews*. 11: S159–S185.
- Nungesser, M.K. (2003). Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecological Modelling*, 65: 175-207.
- Olofsson J., Hulme P. E., Oksanen L., Suominen O. (2004). Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone. *Oikos*, 106(2), 324–334.
- Økland R. H. (1990). A phytoecological study of the mire northern Kisselbergmosen, SE Norway. iii. diversity and habitat niche relationships. *Nordic Journal of Botany*, 10(2), 191–220. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1990.tb01766.x>
- Palmer M. W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29, 511-530.
- Paradis, É., & Rochefort, L. (2017). Management of the margins in cutover bogs: ecological conditions and effects of afforestation. *Wetlands Ecology and Management*, 25, 177-190.
- Paradis É, Rochefort L (2015) Management of marginal cutaway peat fields: pre-restoration ecological conditions and effects of afforestation. Pages 59–85 Dans: Paradis É, Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe. Thèse de doctorat. Université Laval. Canada
- Paradis, É., Rochefort, L., Langlois, M. (2015). The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*. 216, 999–1018. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0485-5>
- Pasiche-Lisboa C. J., Booth T., Belland R. J., Piercy-Normore M. D. (2019). Moss and lichen asexual propagule dispersal may help to maintain the extant community in boreal forests. *Ecosphere*, 10(9). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2823>
- Pasquet S., Pellerin S., Poulin, M. (2015). Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 18(2), 220–229. <https://doi.org/10.1111/avsc.12142>
- Patzelt, A., Wild, U., Pfadenhauer, J. (2001). Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology*, 9(2), 127-136.
- Payette, S. (2001). Chapitre 2 : Les principaux types de tourbières. Dans : Payette, S. & Rochefort, L. (éds.). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada, pp.39-89.
- Payette, S., Rochefort, L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada.
- Pellerin S., Lagneau L. A., Lavoie M., Larocque M. (2009). Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), 720-731.
- Pellerin, S., Lavoie, C. (2003). Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. *Journal of Ecology*, 1008-1021.
- Pellerin, S., Poulin, M. (2013). *Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable*. Ministère du Développement Durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs. Gouvernement du Québec. 104 pages.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca Vânia, Alkemade, R., Scharlemann Jórn P. W., Fernandez-Manjarrés Juan F, Araújo Miguel B, Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, H. D., Gilman, E. L., Guénette S, Hurtt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., ... Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330(6010), 1496–1501.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., & Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246752.
- Pinceloup N, Poulin M, Brice MH, Pellerin S (2020) Vegetation changes in temperate ombrotrophic peatlands over a 35 year period. *PLOS ONE* 15(2): e0229146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229146>
- Pinno, B. D., Hawkes, V. C. (2015). Temporal trends of ecosystem development on different site types in reclaimed boreal forests. *Forests*, 6(6), 2109-2124.

- Poschlod, P., Biewer, H. (2005). Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica*, 40, 13-34.
- Poulin M., Rochefort L., Quinty F., Lavoie C. (2005). Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83(5), 539–557.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2012). Initiation of microtopography in re-vegetated cutover peatlands: evolution of plant species composition. *Applied Vegetation Science*. 15: 369-382.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2011). Initiation of microtopography in revegetated cutover peatlands. *Applied Vegetation Science*, 14(2), 158–171. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01118.x>
- Price, J. (1996). Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*. Volume 10, pages 1263-1272.
- Price J., Heathwaite A. L., Baird A. J. (2003). Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: An overview of management approaches. *Wetlands Ecology & Management*, 11.
- Price J., Rochefort L., Quinty F. (1998) Energy and moisture considerations on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and Sphagnum regeneration. *Ecological Engineering*. 10 : 293-312.
- Purre, A. H., & Ilomets, M. (2021). Vegetation composition and carbon dioxide fluxes on rewetted milled peatlands—Comparison with undisturbed bogs. *Wetlands*, 41(8), 120.
- Purre A.-H., Ilomets M. (2018). Relationships between bryophyte production and substrate properties in restored milled peatlands. *Restoration Ecology*, 26(5), 858–864. <https://doi.org/10.1111/rec.12656>
- Purre, A. H., Truuus, L., & Ilomets, M. (2021). A decade of vegetation development on two revegetated milled peatlands with different trophic status. *Mires & Peat*, (27).
- Purvis A., Hector A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212–9.
- Quinty F., LeBlanc M.-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Épandage du matériel végétal, du paillis et du fertilisant*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Planification de la restauration*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty, F., LeBlanc, M-C., Rochefort, L. (2020). *Guide de restauration des tourbières – Préparation du site et remouillage*. GRET, CSPMA et APTHQ, Québec.
- Quinty F., LeBlanc M.C., Rochefort L. (2019). *Guide de restauration des tourbières - Récolte du matériel végétal et gestion des sites donneurs*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Räsänen, A., Albrecht, E., Annala, M., Aro, L., Laine, A. M., Maanavilja, L., ... & Tolvanen, A. (2023). After-use of peat extraction sites—A systematic review of biodiversity, climate, hydrological and social impacts. *Science of the Total Environment*, 163583.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2007). Effects of topsoil removal, seed transfer with plant material and moderate grazing on restoration of riparian fen grasslands. *Applied Vegetation Science*, 10(3), 451-460.
- Rasran, L., Vogt, K., Jensen, K. (2006). Seed content and conservation evaluation of hay material of fen grasslands. *Journal for Nature Conservation*, 14(1), 34-45.
- Reiter, K., Hülber, K., Grabherr, G. (2001). Semi-Objective Sampling Strategies as One Basis for a Vegetation Survey. In: Visconti, G., Beniston, M., Iannarelli, E.D., Barba, D. (eds) Global Change and Protected Areas. Advances in Global Change Research, vol 9. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/0-306-48051-4\\_21](https://doi.org/10.1007/0-306-48051-4_21)
- Rey Benayas, J. M., Newton, A. C., Diaz, A., & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325(5944), 1121-1124.
- Rochefort, L., & Bastien, D. F. (1998). Réintroduction de sphagnes dans une tourbière exploitée: Évaluation de divers moyens de protection contre la dessiccation. *Écoscience*, 5(1), 117-127.

- Rochefort, L., Isselin-Nondedeu, F., Boudreau, S., & Poulin, M. (2013). Comparing survey methods for monitoring vegetation change through time in a restored peatland. *Wetlands Ecology and Management*, 21, 71-85.
- Rochefort, L., LeBlanc, M.-C., Bérubé V., Hugron, S., Boudreau S., & Pouliot R. (2016). Reintroduction of fen plant communities on a degraded minerotrophic peatland. *Botany*, 94(11), 1041–1051. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0023>
- Rochefort, L., Lode, E. (2006). Restoration of degraded boreal peatlands. Pages 381–423 dans R. K. Wieder et D. H. Vitt, éditeurs. *Boreal peatlands ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Rochefort, L., Quinty, F., Campeau, S., Johnson, K., & Malterer, T. (2003). North American approach to the restoration of Sphagnum dominated peatlands. *Wetlands Ecology and Management*, 11, 3-20.
- Rochefort, L., Vitt, D.H. Bayley, S.E. (1990). Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*, 71: 1986–2000.
- Rothero, G., Dobson, D., Fasham, M. (2005) Bryophytes. Dans : D.Hill, M. Fasham, G. Tucker, M. Shewry & P. Shaw (éds.) *Handbook of biodiversity methods: survey, evaluation and monitoring*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 288–94.
- Ruokolainen, L., Salo, K. (2006). The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli national park, eastern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 43(5), 363–378.
- Rydin, H. (1997). Competition among bryophytes. *Advances in Bryology*, 6: 135–168.
- Rydin, H. (1993). Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. *Oikos*, 413-423.
- Rydin, H., Sjörs, H., Lofroth, M. (1999) Mires. Dans: Rydin, H., Snoejis, P., Diekmann, M. (eds) Swedish Plant Geography. *Acta Phytogeographica Suecica* 84:91–112.
- Sagot C., Rochefort L. (1996). *Sphagnum* desiccation tolerance. *Cryptogamie Bryologie Et Lichenologie*, 17(3), 171–184.
- Salonen V. (1994). Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science*, 5(3), 403-408.
- Salonen V. (1990). Early plant succession in two abandoned cut-over peatland areas. *Holarctic Ecology*, 13(3), 217–223.
- Salonen V. (1987). Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Ecography*, 10(3), 171-174.
- Salonen, V., Penttinen, A., Aila, S. (1992). Plant colonization of a bare peat surface: population changes and spatial patterns. *Journal of Vegetation Science*, 3(1), 113–118.
- Salonen V., Setälä H. (1992). Plant colonization of bare peat surface-relative importance of seed availability and soil. *Ecography*, 15(2), 199-204.
- Shannon C. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*. 27:379–423, 623–656.
- Shaw A. J., Cox C. J. (2005). Variation in “biodiversity value” of peatmoss species in *Sphagnum* section *Acutifolia* (*Sphagnaceae*). *American Journal of Botany*, 92(11), 1774-1783.
- Shefferson, R. P., Weiss, M., Kull, T. I. I. U., & Taylor, D. L. (2005). High specificity generally characterizes mycorrhizal association in rare lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Molecular ecology*, 14(2), 613-626.
- Singh P., Ekrtová E., Holá E., Stechová T., Grill, S., & Hájek M. (2021). Restoration of rare bryophytes in degraded rich fens: the effect of sod-and-moss removal. *Journal for Nature Conservation*, 59, 125928–125928. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125928>
- Sjörs, H. (1983). Mires of Sweden. Dans: Gore, A.J.P. (ed.) *Mires: swamp, bog, fen and moor, B. Regional studies*, pp. 69-94. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Sjörs, H. (1959). Bogs and fens in the Hudson Bay lowlands. *Arctic*, 12(1), 2-19.
- Sjörs, H. (1948). Myrvegetation i bergslagen. *Acta Phytogeographica Suecica*, 21, Uppsala

- Slack, N.G. (1984). A new look at bryophyte community analysis: field and statistical methods. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55, 113–132. [https://doi.org/10.18968/jhbl.55.0\\_113](https://doi.org/10.18968/jhbl.55.0_113)
- Smith A.J.E. (2004) The moss flora of Britain and Ireland. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Soro A., Sundberg S., Rydin H. (1999). Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. *Journal of Vegetation Science*, 10(4), 549–560.
- Sottocornalo M., Boudreau S., & Rochefort L. (2007). Peat bog restoration: effects of phosphorus on plant re-establishment. *Ecological Engineering* 31: 29–40.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Streitberger, M., Holtmann, L., Büttmann, H., Schmidt, C., & Fartmann, T. (2021). Restoration of montane heathlands—Early-and mid-successional stages promote phytodiversity. *Ecological Engineering*, 169, 106294.
- Sundberg S., Hansson J., Rydin H. (2006). Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1479–1491. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01520.x>
- Sundberg, S., Rydin H. (2002). Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores. *Journal of Ecology*, 90(2), 268–278. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00653.x>
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.
- Thompson E.H., Sorenson E.R. (2000) *Wetland, woodland, wildland – a guide to the natural communities of Vermont*. Vermont Department of Fish and Wildlife and The Nature Conservancy. University Press of New England, Hanover, U.S.A.
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman D., Pacala S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. *Scanning Electron Microscopy Meet at*, 13-25.
- Török, P., Vida, E., Deák, B., Lengyel, S., Tóthmérész, B. (2011). Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation*, 20, 2311-2332.
- Triisberg T., Karofeld E., Liira J., Orru M., Ramst R., Paal J. (2014). Microtopography and the properties of residual peat are convenient indicators for restoration planning of abandoned extracted peatlands. *Restoration Ecology*, 22(1), 31-39.
- UNEP (2022). Global Peatlands Assessment – The State of the World's Peatlands: Evidence for action toward the conservation, restoration, and sustainable management of peatlands. Main Report. *Global Peatlands Initiative*. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Vanderpoorten, A., Papp, B., Gradstein, R. (2010). Sampling of bryophytes. *Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories*, 8, 331-45.
- Vasander H., Tuittila E-S., Lode E., Lundin L., Ilomets M., Sallantaus T., Heikkila R., Pitkanen M-L., Laine J. (2003). Status and restoration of peatlands in northern Europe. *Wetlands Ecology and Management* 11: 51–63
- Virtanen, R., Henttonen, H., & Laine, K. (1997). Lemming grazing and structure of a snowbed plant community: a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 155-166.
- Vitt, D. H. (2014). A key and review of bryophytes common in North American peatlands. *Evansia*, 31(4), 121–158. <https://doi.org/10.1639/079.031.0402>
- Vitt, D. H., Crum, H., Snider, J. A. (1975). Vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. *Michigan Botanist*. 14, 190-200
- Vitt, D. H., House, M. (2021). Bryophytes as key indicators of ecosystem function and structure of northern peatlands. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 43(1), 253-264.

- Vitt D. H., House M. (2015). Establishment of bryophytes from indigenous sources after disturbance from oil sands mining. *The Bryologist*, 118(2), 123–129. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-118.2.123>
- Vitt D. H., House M., Glaeser L. C. (2023). The role of microhabitat for bryophyte establishment in reclamation of boreal wetlands. *Wetlands Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1007/s11273-023-09917-4>
- Vitt D. H., Li Y., Belland R. J. (1995). Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental western Canada. *Bryologist*, 98: 218–227. doi:10.2307/3243306.
- Vitt D. H., Wieder R. K., Xu B., Kaskie M., Koropchak S. (2011). Peatland establishment on mineral soils: effects of water level, amendments, and species after two growing seasons. *Ecological Engineering*, 37(2), 354–363.
- Vivian-Smith, G. (1997). Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85:71–82.
- Wagner D.J., Titus J.E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia* 62: 182–187.
- Warner, B. G., Asada, T. (2006). Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences: Research Across Boundaries*, 68(3), 240–253. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0853-2>
- Wiens, J. A., Hobbs, R. J. (2015). Integrating conservation and restoration in a changing world. *BioScience*. Volume 65, pages 302-312.
- Wind-Mulder, H. L., Vitt, D. H. (2000). Comparisons of water and peat chemistries of a post-harvested and undisturbed peatland with relevance to restoration. *Wetlands*. Volume 20, pages 616-628.
- Wolters, M., de Vries, S., Ozinga, W. A., Bakker, J. P. (2017). Restoration of inland brackish vegetation by large-scale transfer of coastal driftline material. *Applied Vegetation Science*, 20(4), 641-650.
- Wortley L., Hero J.-M., Howes M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537–543. <https://doi.org/10.1111/rec.12028>
- Xu, B., Rochefort, L., Bird, M., Khadka, B., & Strack, M. (2022). Restoration of boreal peatland impacted by an in-situ oil sands well-pad: Vegetation response. *Restoration Ecology*, 30(3), e13514.

# Annexe A Complément à la méthodologie

## Méthodologie initiale

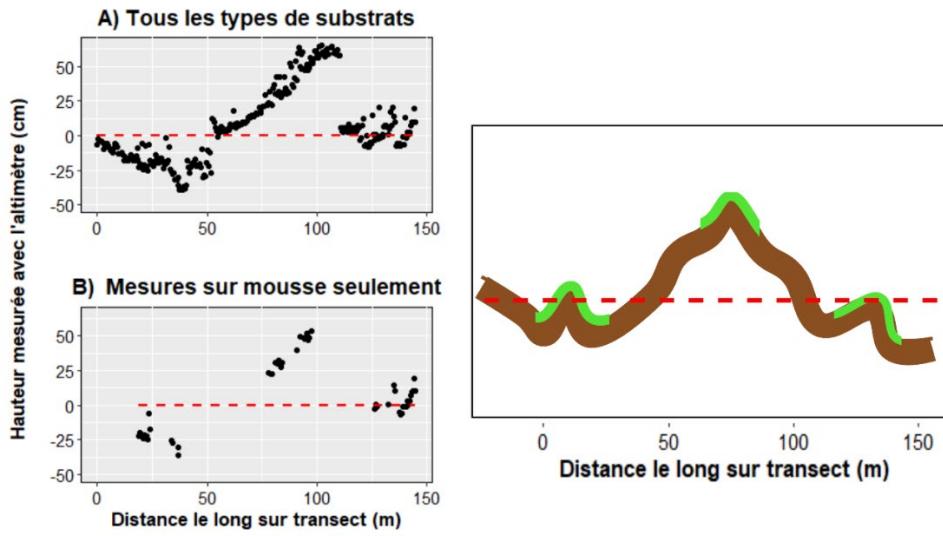
### Mesures du développement de la microtopographie des tourbières restaurées

Des mesures du niveau de développement de la microtopographie typique de buttes et de dépressions ont également été prises le long de la branche centrale du W d'échantillonnage selon une technique inspirée de celle employée par Pouliot, Rochefort et Karofeld (2011). À l'aide d'un altimètre à haute précision, la hauteur du tapis muscinal qui s'est regénéré dans les secteurs restaurés a été déterminée à intervalle de 50 cm par rapport à un point de référence local : l'altitude de la tourbe résiduelle. Ce niveau de référence a été réinitialisé entre une et cinq fois par secteur, selon les dimensions de ces derniers.

### Prémissse à l'analyse de la diversité des microhabitats/substrats

À partir des mesures prises avec l'altimètre haute précision le long du transect de microtopographie, plusieurs essais ont été effectués pour trouver un indicateur de développement de la microtopographie dans les secteurs restaurés. Ainsi, les secteurs auraient dû pouvoir être classés selon le niveau de développement des buttes et des dépressions. En examinant les profils de microtopographie selon la distance le long du transect, les mesures prises sur un type de couvert autre que les bryophytes ont rapidement été exclues. À partir des données prises sur couvert muscinal, l'écart type de la hauteur du tapis muscinal ( $SD_{mousse}$ ) a d'abord été calculé. Selon les données récoltées,  $SD_{mousse}$  ne serait pas influencé par l'âge post-restauration, que ce soit en considérant chaque transect de mesure comme un tout, ou en les divisant en sections qui correspondent à l'intervalle entre deux niveaux de référence ( $R^2 = 0,11$ ). Pourtant, plusieurs recherches dans les tourbières restaurées ont déjà déterminé qu'il y a développement des patrons microtopographiques avec l'âge de la restauration (Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2011; Purre, Truu & Ilomets, 2021; Rochefort et coll., 2003). En l'absence de corrélation avec l'âge, la variable  $SD_{mousse}$  ne constitue donc pas un indicateur approprié du développement de la microtopographie dans les tourbières restaurées par transfert de la couche muscinale.

De plus, l'échelle de mesure du niveau de référence (une à cinq fois par transect) s'est avérée inadéquate par rapport à l'échelle des mesures prises (intervalle de 50 cm) et à l'échelle de détection des patrons microtopographiques, comme présenté à la Figure 13. En effet, pour obtenir une mesure représentative de l'épaisseur du tapis muscinal, le niveau de référence aurait dû être réinitialisé à tous les 50 cm.



**Figure 13 :** Exemple du profil de microtopographie obtenu le long du transect central du W d'échantillonnage pour le secteur restauré PRO-R2012 présentant A) les mesures sur tous les types de substrats (à intervalle de 50 cm le long du transect; mousse, tourbe nue, litière, paille, touradon, eau libre, soulèvement gélival), B) les mesures sur le type de substrat « mousse » uniquement et C) la représentation approximative du profil du secteur PRO-R2012.

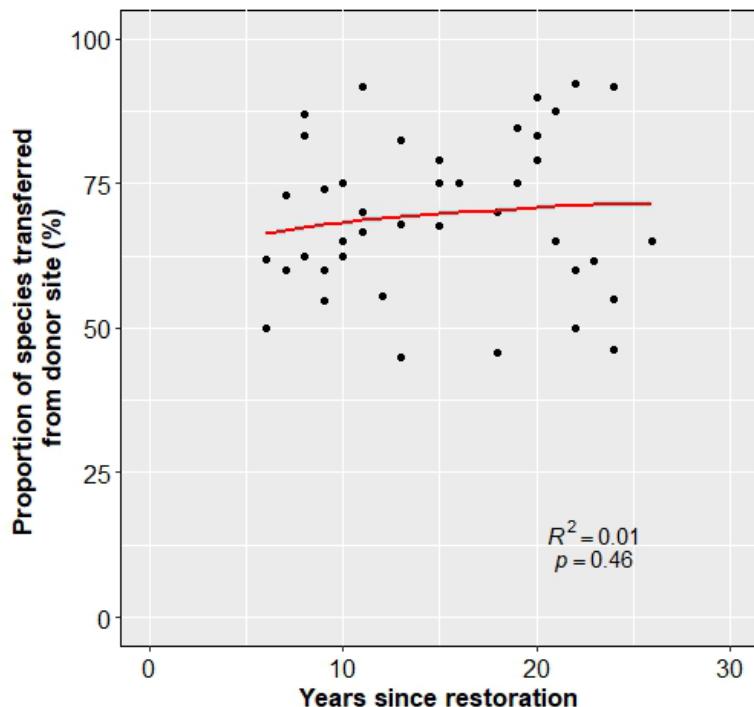
Vu la difficulté de trouver un indicateur, ce volet a servi à étudier le concept d'hétérogénéité de l'environnement (davantage basé sur des données qualitatives) influençant la diversité muscinale, plutôt qu'à évaluer quantitativement le développement de la microtopographie. L'hétérogénéité de l'environnement a été calculée de deux manières, soit 1) en termes de diversité des microhabitats ou 2) de diversité des types de substrats disponibles à la colonisation par les bryophytes.

Selon l'option considérée, deux ensembles de données différents ont été utilisés : les notes descriptives des données d'inventaire ou les types de substrats le long du transect de microtopographie (explication détaillée au chapitre 1 du présent mémoire).

## Annexe B Figures supplémentaires

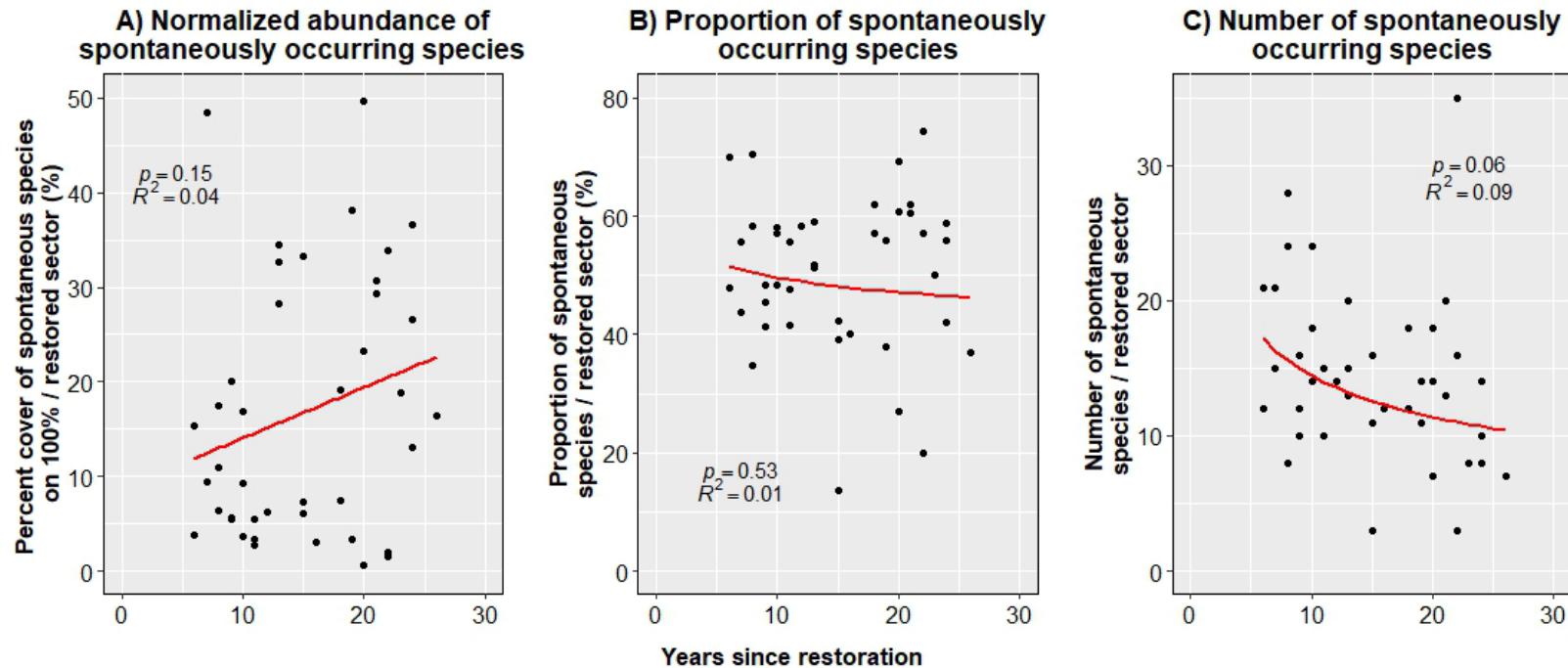
### B.1 – Taux de transfert et recolonisation spontanée

La proportion des espèces de bryophytes transférées des sites donneurs naturels qui s'établissent avec succès dans les tourbières restaurées par MTCM n'est pas influencée par le temps écoulé depuis la restauration ( $p = 0,46$ ; Figure 14).



**Figure 14 :** Relation entre le taux de transfert, soit la proportion des espèces de bryophytes transférées avec succès du site donneur (% des espèces), et l'âge de la restauration, en années, pour les 41 secteurs restaurés inventoriés à l'été 2021. Les âges post-restauration varient entre six et 26 ans. La courbe en rouge représente l'équation prédictive par une fonction logarithmique. Le  $R^2$  présenté correspond au  $R^2$  marginal, représentant la variation attribuée à l'effet fixe seulement.

Dans les tourbières à sphagnes restaurées par MTCM suivant l'extraction mécanique de tourbe horticole, l'âge de la restauration n'influence pas l'importance de la recolonisation spontanée par les bryophytes, ni en termes d'abondance (% recouvrement dans les quadrats;  $p = 0,15$ ; Figure 15.A), ni en termes de proportion des espèces présentes ( $p = 0,53$ ; Figure 15.B), ni en termes de nombres d'espèces apparues spontanément ( $p = 0,06$ ; Figure 15.C).

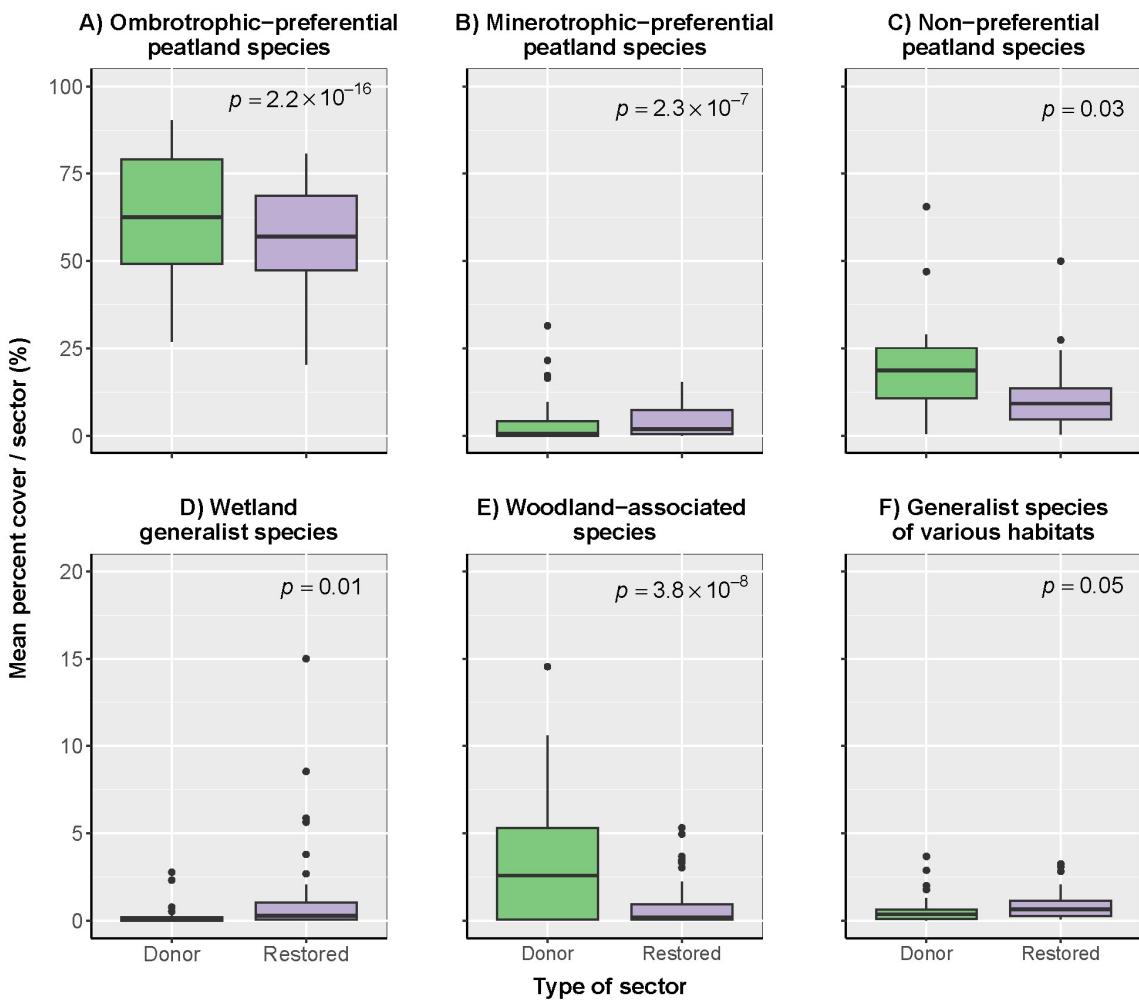


**Figure 15 :** Relation entre A) l'abondance normalisée sur 100 % en termes de pourcentage de recouvrement par secteur restauré ( $n = 41$ ), B) la proportion du total des espèces inventoriées (%) et C) le nombre d'espèces par secteur restauré, et ce pour les espèces apparues spontanément post-restauration (absentes du site donneur correspondant) en fonction de l'âge de la restauration, en années post-restauration. Les courbes en rouge représentent l'équation prédictive par une fonction A) linéaire, B) et C) exponentiel. Les  $R^2$  présentés correspondent aux  $R^2$  marginaux.

## B.2 – Comparaison de la bryoflore des secteurs restaurés et donneurs

Les bryophytes caractéristiques des tourbières ombrotrophes, occupant en moyenne plus de 50 % de la surface des tourbières restaurées depuis 6 à 26 ans, y sont plus abondantes que dans les secteurs naturels où la végétation réintroduite a été récoltée ( $p < 0,0001$ ; Figure 16.A). Dans ces derniers, la contribution des espèces turbicoles ombrotrophes au couvert muscinal total est d'en moyenne 40 % inférieure à leur contribution dans les secteurs restaurés par MTCM. En ce qui concerne les bryophytes davantage typiques des tourbières minérotrophes, c'est plutôt la situation inverse : c'est dans les secteurs donneurs naturels qu'elles sont plus abondantes ( $p < 0,0001$ ; Figure 16.B). En comparaison, dans les tourbières restaurées, ces espèces occupent en moyenne 4 % de l'espace disponible, ce qui représente 14 % de moins que dans les secteurs donneurs. Si ce sont les mousses et les hépatiques turbicoles sans préférence particulière pour les fens ni les bogs (généralistes des tourbières), le portrait est nettement plus ressemblant entre les tourbières restaurées et leur secteur donneur ( $p = 0,03$ ; Figure 16.C). Bien que les espèces turbicoles généralistes soient plus abondantes dans les secteurs restaurés, c'est dans des secteurs donneurs naturels que les valeurs maximales de recouvrement par ces espèces ont été enregistrées.

Quant aux espèces muscinale de milieux humides, mais non restreintes aux tourbières, ce n'est que rarement qu'elles occupent plus de 10 % de la surface disponible, que ce soit dans les tourbières restaurées ou dans les secteurs donneurs naturels. C'est tout de même dans ces derniers qu'elles plus abondantes ( $p = 0,01$ ; Figure 16.D), leur contribution au couvert muscinal total y étant d'en moyenne 2 % supérieure. Parallèlement, mais de façon encore plus marquée, c'est aussi dans les tourbières naturelles ciblées pour la récolte du matériel réintroduit lors de la restauration que les bryophytes forestières sont plus abondantes ( $p < 0,001$ ; Figure 16.E). En termes de surface recouverte, les espèces de mousses et d'hépatiques forestières occupent 19 % de moins, en moyenne, de la surface des tourbières restaurées. L'abondance des bryophytes préférant les milieux forestiers est également plus variable dans les sites donneurs que dans les secteurs restaurés depuis entre six et 26 ans. Enfin, bien que l'écart ne soit pas aussi net, les espèces généralistes de milieux divers ne sont pas aussi abondantes dans les secteurs restaurés par MTCM en comparaison à dans leur site donneur ( $p = 0,05$ ; Figure 16.F). Néanmoins, la contribution au couvert muscinal total attribuée à ces mousses et à ces hépatiques colonisant une variété d'habitats demeure faible. En effet, elle ne dépasse que rarement les 5 % de recouvrement moyen par secteur, quel qu'en soit le type – donneur (en moyenne 2 %) ou restauré (en moyenne 1 %).



**Figure 16:** Comparaison de l'abondance, en termes de % de recouvrement moyen dans les quadrats d'échantillonnage, des espèces A) tourbicoles ombrotropes, B) tourbicoles minérotropes, C) tourbicoles généralistes, D) généralistes de milieux humides, E) forestières ou F) généralistes de milieux divers, entre les tourbières restaurées inventorierées à l'été 2021 ( $n = 41$ ) et leur site donneur ( $n = 23$ ). À noter : les échelles diffèrent entre le panneau du haut et du bas.

## Annexe C Discussion supplémentaire

### C.1 – Bryophytes récalcitrantes à la restauration

#### Le cas d'*Aulacomnium palustre*

Selon l’arbre décisionnel, *A. palustre* devrait figurer parmi les espèces récalcitrantes à la méthode de restauration, mais l’espèce a subséquemment été déplacée vers la catégorie des tourbicoles communes. Ce sont principalement les connaissances actuelles quant à sa capacité de régénération en tourbière après différents types de perturbations et lors de divers essais expérimentaux qui ont motivé cette translocation. En serre, l’espèce s’établit rapidement sur la tourbe à nu, peu importe la teneur en nutriments du substrat (Li & Vitt, 1994), en plus de présenter un bon potentiel de régénération après-feu, autant dans les fens riches (Guéné-Nanchen, LeBlanc & Rochefort, 2021; Meilleur et coll., 2022) que dans un bog continental de la forêt boréale canadienne (Benscoter, 2006). La proportion d’occurrences spontanées d’*A. palustre* dans les secteurs restaurés inventoriés constitue un autre indice de sa capacité à recoloniser les tourbières restaurées : 40 % des occurrences de l’espèce correspondent à des apparitions spontanées post-restauration.

La fragmentation mécanique du matériel donneur réintroduit n’est probablement pas en cause pour la presque récalcitrance d’*A. palustre*, laquelle possède la capacité de se régénérer efficacement à partir de fragments (Meilleur et coll., 2022). Toutefois, ses performances lors de tests de résistance à la dessication ont laissé à désirer malgré une résistance à la sécheresse, normalement, plutôt bonne (Manukjanová, Štechová & Kučera, 2014). Une des explications proposées par les auteurs pourrait potentiellement s’appliquer au cas des tourbières restaurées : des conditions expérimentales suboptimales. Sur les surfaces tourbeuses post-extraction, les conditions sont dites hostiles à la colonisation végétale (Campbell, Lavoie & Rochefort, 2002; Poulin et coll., 2005; Salonen, 1994; Salonen & Setälä, 1992), donc forcément « sous-optimales ». D’autre part, il existe une corrélation négative entre la biomasse produite par *A. palustre* et le contenu en eau de la tourbe dans des tourbières restaurées (Purre & Ilomets, 2018). Les variations hydrologiques, qui tendent à y être plus importantes que dans les tourbières naturelles, expliquent peut-être, en partie, la difficulté qu’a l’espèce à recoloniser certains des secteurs restaurés entre 6 et 26 ans. Les auteurs ont également documenté le même type de relation pour *Dicranum polysetum* et pour *Pleurozium schreberi*. Le taux de récalcitrance de ces deux espèces dans le présent projet est similaire à celui d’*A. palustre*, ce qui vient supporter cette piste d’explication.

## C.2 – Contributions d'intérêt à la bryoflore

L'appartenance d'une espèce de sphaigne en particulier à la catégorie des « tourbicoles communes » est plutôt inattendue : *Sphagnum tenerum* semble en effet beaucoup plus commune que ce qui est actuellement documenté. La sous-représentation de l'espèce dans la littérature et dans les données d'inventaires passés vient probablement du fait que l'espèce n'a été décrite que relativement récemment (Frahm, 2012; Shaw & Cox, 2005). Elle fait aussi l'objet d'une réticence d'identification par les bryologues, puisque très ressemblante, et difficile à distinguer de son espèce sœur : *S. capillifolium* (Crum, 1984; Shaw & Cox, 2005). Si les données du présent projet sont exactes, l'espèce semble présente autant dans les sites donneurs que dans les tourbières restaurées, bien que beaucoup plus fréquente dans ces dernières. L'abondance de *S. tenerum* est d'ailleurs nettement plus marquée dans les tourbières restaurées, tout comme l'est sa fréquence (29 secteurs restaurés sur 41, contre six secteurs donneurs sur 23), possiblement en lien avec sa catégorie de stade de succession : « début de succession » (Table S 3.; matériel supplémentaire). *Sphagnum tenerum* a été attribuée à ce groupe en raison des commentaires à son sujet dans la Flore des bryophytes du Québec-Labrador (Faubert, 2012) et dans *Flora of North America* (1993+).

*Sphagnum beothuk*, une sphaigne initialement décrite par Andrus (2006) et dont la présence n'avait jusqu'alors été rapportée que pour la province de Terre-Neuve-et-Labrador (FNA, 1993+), figure aussi parmi les espèces de mousses et d'hépatiques inventoriées lors de ce projet. Selon de récentes recherches dans les tourbières à sphaignes européennes, l'espèce se retrouverait notamment sur les îles Britanniques (Hill, 2017), en plus d'en Suède (Lönnell, 2017) et d'en Norvège (Kyrkjeeide et coll., 2015). *Sphagnum beothuk* était auparavant décrite comme la forme foncée de *S. fuscum* en Europe en raison de sa ressemblance macroscopique avec cette dernière. Pourtant, en comparaison, *S. beothuk* semble se retrouver à des altitudes plus près du niveau de la mer que *S. fuscum*, préférant un climat à influence plus océanique que l'espèce qui lui ressemble, et présentant une phytogéographie proche à celle de *S. austini* selon Callaghan, Lyon et Slater (2022). Cela concorde avec ce qui a été observé au cours du présent projet : les occurrences de *S. beothuk* sont localisées au Nouveau-Brunswick, dans les complexes tourbeux de Pokesudie, de Shippagan et d'Inkerman Ferry, tous localisés sur la péninsule acadienne.

Autre contribution de ce projet aux connaissances sur la bryoflore des tourbières de l'Est du Canada : l'observation de *Sphagnum molle*, espèce avec seulement deux occurrences répertoriées au Québec et dans les provinces Atlantiques (Ayotte & Rochefort, 2019). Celle-ci croît en coussins compacts (Dierßen, 2001; FNA, 1993+) au sein desquels les tiges individuelles sont difficilement distinguables (Ayotte & Rochefort, 2019), en conditions faiblement minérotropes (Dierßen, 2001; FNA, 1993+) et souvent à influence océanique (Belland, 2005). Lors des inventaires, elle a été observée dans la tourbière de Président-Ouest, au Bas-Saint-Laurent, et identifiée grâce à des feuilles raméales bordées d'un sillon de résorption et aux marges aux denticules

caractéristiques (Ayotte & Rochefort, 2019; FNA, 1993+; Smith, 2004). Suivant la consultation de la documentation disponible quant à l'écologie et la distribution de *S. molle*, d'autres occurrences présumées (à la suite d'une identification préliminaire) dans des secteurs de tourbière restaurée ont subséquemment été rectifiées. Ces dernières ont été considérées comme des occurrences de *S. tenerum*, la sphaigne du sous-genre *Acutifolia* lui ressemblant le plus, ou de *S. capillifolium*, dont les feuilles raméales peuvent parfois être similaires à celles de *S. molle* – sans sillon de résorption (Eddy & Daniels, 1990).

Enfin, la présence de l'hépatique *Cephalozia macrostachya* dans le secteur restauré en 1999 de la tourbière de Saint-Charles-de-Bellechasse, constitue la dernière, mais non la moindre, contribution d'intérêt à la bryoflore des tourbières de l'Est du Canada. Malgré une répartition en Amérique du Nord peu connue et incomplète selon Moisan et Pellerin (2011), une colonie de cette espèce, qui serait rare au Québec (Faubert, 2012), a été répertoriée à La Durantaye en 2010. La colonie en question est localisée dans la bordure plus boisée, dominée par *Picea mariana* et *Larix laricina*, d'une tourbière ombrotrophe avec une portion centrale ouverte que dominent les sphaignes et les éricacées (Moisan & Pellerin, 2011). C'est dans des conditions similaires, et à quelques kilomètres de La Durantaye, que l'espèce a été aperçue à Saint-Charles-de-Bellechasse lors du présent projet : dans un secteur restauré en bordure de la tourbière et au couvert arborescent important.

### **C.3 – Constats quant aux préférences écologiques des bryophytes inventoriées**

Lors d'une précédente recherche au sujet des bryophytes recolonisant les tourbières ombrotrophes restaurées (Soro, Sundberg & Rydin, 1999), il a été constaté que ces dernières abritaient davantage de bryophytes capables de supporter des conditions plus minérotropes que leur équivalent naturel, retrouvées le plus souvent dans les microsites les plus humides de ces tourbières ombrotrophes. L'ajout de telles espèces tourbicoles plus généralistes à la bryoflore des tourbières à sphaignes restaurées, alors qu'elles étaient absentes des sites naturels, permettrait d'expliquer, en partie, la diversité accrue documentée dans les tourbières restaurées par rapport aux sites donneurs.

Les préférences écologiques des mousses et des hépatiques inventoriées dans les secteurs restaurés et donneurs semblent pourtant contredire les conclusions de ces auteurs. Du moins, c'est le cas des espèces tourbicoles préférant des conditions minérotropes, qui ne sont pas plus, mais bien moins, abondantes dans les secteurs restaurés inclus dans cette étude par rapport à dans leur site donneur. Ces résultats méritent tout de même d'être nuancés.

Les comparaisons des bryophytes des diverses catégories de préférences écologiques ont révélé plusieurs indices d'un biais lors de l'échantillonnage des secteurs donneurs d'où provient le matériel réintroduit. Comme mentionné pour expliquer la récalcitrance de *Sphagnum quinquefarium*, faute de portion intacte encore existante pour représenter les communautés muscinales des secteurs donneurs, l'échantillonnage de plusieurs d'entre eux a dû été réalisé dans les bordures de la tourbière. Dans le lagg et dans le rand, les conditions sont typiquement plus minérotropes (Langlois, 2014; Paradis, Rochefort & Langlois, 2015), ce qui pourrait expliquer la plus forte abondance d'espèces tourbicoles minérotropes dans les secteurs donneurs par rapport aux tourbières restaurées. Les zones marginales des tourbières à sphaignes présentent également une densité plus importante d'espèces arborescentes et arbustives (Damman & French, 1987; Howie & van-Meerveld, 2011; Rydin, Sjörs & Lofroth, 1999) que le centre du dôme ombrotrophe des complexes tourbeux. La comparaison de l'abondance des espèces forestières dépeint un portrait similaire, la proportion de l'espace occupé par celles-ci après la restauration étant bien inférieur à dans les tourbières naturelles. Or, ce n'est pas le portrait obtenu par Soro, Sundberg et Rydin (1999) au cours de précédentes recherches où, bien que les méthodes d'extraction et de restauration diffèrent (coupe par bloc vs par aspiration; MTCM non appliquée), les bryophytes associées aux tourbières boisées se sont, au contraire, avérées plus diversifiées (trois espèces contre une) et plus abondantes dans les tourbières post-extraction que dans une tourbière bombée intacte du paysage régional.

Ce décalage avec l'état des connaissances, quoique nuancée par un contexte de restauration différent, supporte encore davantage l'existence dudit biais d'échantillonnage des sites donneurs. D'ailleurs, si ce n'était pas d'un tel décalage, les résultats des comparaisons de l'abondance des bryophytes tourbicoles ombrotropes pourraient laisser penser que les lieux de récolte du matériel pour la restauration ont été sélectionnés inadéquatement. En effet, la forte présence d'espèces forestières figure parmi les indices d'un site donneur inadéquat, alors qu'un recouvrement par des sphaignes de tourbières ombrotropes dépassant 50 % fait partie de leurs critères de sélection (Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019). Pourtant, c'est l'inverse que semble indiquer l'abondance des bryophytes préférant des conditions ombrotropes dans les secteurs restaurés, dont elles sont la composante dominante de la bryoflore. La dominance des bryophytes préférant des conditions ombrotropes dans les tourbières restaurées est cohérente avec les connaissances actuelles sur la colonisation de surfaces de tourbe à nu (Poulin et coll., 2005; Salonen, Penttinen & Aila, 1992), ainsi que sur la restauration des tourbières à sphaignes. Il est maintenant établi que le choix des sites donneurs pour la restauration confère un avantage de colonisation à court-terme aux sphaignes du sous-genre *Acutifolia*, surtout *Sphagnum fuscum* et *S. rubellum*, et à la mousse *Polytrichum strictum*. C'est parce que ces espèces sont typiquement retrouvées dans les secteurs moins mouillés choisis pour la récolte du matériel donneur (Chirino, Campeau & Rochefort, 2006; Pouliot, Rochefort & Karofeld, 2012; Quinty, LeBlanc & Rochefort, 2019). Vraisemblablement, tout va dans le sens de secteurs donneurs qui ont été correctement choisis au moment des travaux de restauration, et d'un portrait décalé des communautés muscinales de ces secteurs lié à un biais lors de leur échantillonnage.

## Références supplémentaires

- Andrus R. E. (2006) Six new species of *Sphagnum* (Bryophyta: Sphagnaceae) from North America. — SIDA, Contrib. Bot. 22: 959–972.
- Ayotte G., Rochefort L. (2019). *Les sphaignes de l'Est du Canada: Clé d'identification visuelle et cartes de répartition*. Editions JFD.
- Belland R. (2005). A multivariate study of moss distributions in relation to environment in the gulf of st. Lawrence region, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83, 243–263.
- Benscoter B. W. (2006). Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 647–652. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17\[647:PBEIAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[647:PBEIAC]2.0.CO;2)
- Callaghan, D., Lyons, J., & Slater, F. (2022). Responses of *Sphagnum austini* and *S. beothuk* on Cors Fochno to significant habitat improvement. *Field Bryology*, (128), 16-21.
- Campbell, D.R., Lavoie, C., Rochefort, L. (2002). Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*. 82: 85–95.
- Chirino, C., Campeau, S., Rochefort, L. (2006). *Sphagnum* establishment on bare peat: the importance of climatic variability and *Sphagnum* species richness. *Applied Vegetation Science*, 9(2), 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00678.x>
- Crum H. (1984). *Sphagnopsida : Sphagnaceae*. North American flora. Série ii, partie 11. New York Botanical Garden.
- Damman A.W.H., French T.W. (1987) The ecology of peat bogs of the glaciated northeastern United States: a community profile. US Fish and Wildlife Service Biological Report 85.
- Daniels R.E., Eddy A. (1990) Handbook of European Sphagna. 2nd impression with minor corrections. Abbots Ripton, Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology.
- Dierßen K. (2001) Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum bibliotheca*, 56: 289.
- Faubert J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador*. Saint-Valérien, Québec: Société québécoise de bryologie.
- Flora of North America Editorial Committee, eds. (1993+). Flora of North America North of Mexico [Online]. 22+ vols. New York and Oxford. <http://beta.floranorthamerica.org>. Accessed [April 12<sup>th</sup> 2023].
- Frahm J. P. (2012). Zum taxonomischen Status von *Sphagnum tenerum* Sull. & Lesq., *Sphagnum tenerum* (Warnst.) Röll und *Sphagnum schimperi* (Warnst.) Röll. *Archive for Bryology*, 147.
- Guéné-Nanchen M., LeBlanc M.-C., Rochefort L. (2021). Post-fire peatland vegetation recovery: a case study in open rich fens of the Canadian boreal forest. *Botany*, 100(5), 435–447. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0194>
- Hill, M. O. (2017). *Sphagnum fuscum* and *Sphagnum beothuk* in Britain and Ireland. *Field Bryology*, 117, 24-30.
- Howie, S. A., Meerveld, I. T.-van. (2011). The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands: Official Scholarly Journal of the Society of Wetland Scientists*, 31(3), 613–622. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0168-5>.
- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Stenøien, H. K., Prestø, T., Boström, E., Shaw, A. J., Flatberg, K. I. (2015). The dark morph of *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. in Europe is conspecific with the North American *S. beothuk*. *Journal of Bryology*, 37(4), 251–266.
- Langlois, M. (2014). Landscape analysis & boundary detection of bog peatlands' transition to mineral land: The lags of the eastern New Brunswick Lowlands, Canada. Mémoire de maîtrise, Université de Waterloo.
- Li Y., Vitt D.H. (1994). The dynamics of moss establishment: temporal responses to nutrient gradients. *Bryologist*. 97: 337-365.
- Lönnell, N. (2017). *Sphagnum beothuk* new to Sweden. *Lindbergia*, 40(5), 11-13.
- Manukjanová A, Štechová T, Kučera J (2014). Drought Survival Test of Eight Fen Moss Species. *Cryptogamie, Bryologie*, 35(4), 397-403

- Meilleur, S., Guéné-Nanchen, M., Hugron, S., Fenton, N. J., Rochefort, L. (2022). Towards the regeneration of brown mosses for fen restoration. *The Bryologist*, 125(1), 23–35. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-125.1.023>
- Moisan C., Pellerin S. (2011). Présence de la céphalozie des marais (*Cephalozia macrostachya* Kaal., Cephaloziaceae, Marchantiophyta) au Québec. *Carnets de bryologie*, 1, 23-25.
- Paradis, É., Rochefort, L., Langlois, M. (2015). The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*. 216, 999–1018. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0485-5>
- Poulin M., Rochefort L., Quinty F., Lavoie C. (2005). Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 83(5), 539–557.
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E. (2012). Initiation of microtopography in re-vegetated cutover peatlands: evolution of plant species composition. *Applied Vegetation Science*. 15: 369-382.
- Purre A.-H., Ilomets M. (2018). Relationships between bryophyte production and substrate properties in restored milled peatlands. *Restoration Ecology*, 26(5), 858–864. <https://doi.org/10.1111/rec.12656>
- Purre, A. H., Truuus, L., & Ilomets, M. (2021). A decade of vegetation development on two revegetated milled peatlands with different trophic status. *Mires & Peat*, (27).
- Quinty F., LeBlanc M.C., Rochefort L. (2019). *Guide de restauration des tourbières - Récolte du matériel végétal et gestion des sites donneurs*. GRET, CSPMA et APTHQ. Québec, Québec.
- Rochefort, L., Quinty, F., Campeau, S., Johnson, K., & Malterer, T. (2003). North American approach to the restoration of Sphagnum dominated peatlands. *Wetlands Ecology and Management*, 11, 3-20.
- Rydin, H., Sjörs, H., Lofroth, M. (1999) Mires. Dans: Rydin, H., Snoeijis, P., Diekmann, M. (eds) Swedish Plant Geography. *Acta Phytogeographica Suecica* 84:91–112.
- Salonen V. (1994). Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science*, 5(3), 403-408.
- Salonen, V., Penttinen, A., Aila, S. (1992). Plant colonization of a bare peat surface: population changes and spatial patterns. *Journal of Vegetation Science*, 3(1), 113–118.
- Salonen V., Setälä H. (1992). Plant colonization of bare peat surface-relative importance of seed availability and soil. *Ecography*, 15(2), 199-204.
- Shaw A. J., Cox C. J. (2005). Variation in “biodiversity value” of peatmoss species in *Sphagnum* section *Acutifolia* (*Sphagnaceae*). *American Journal of Botany*, 92(11), 1774-1783.
- Smith A.J.E. (2004) The moss flora of Britain and Ireland. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Soro A., Sundberg S., Rydin H. (1999). Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. *Journal of Vegetation Science*, 10(4), 549–560.