



***Le *Scirpus cyperinus****  
**Germination, établissement et compétition**  
**en contexte de restauration de fen**

**Mémoire**

**Julie Lajoie**

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

Québec, Canada

© Julie Lajoie, 2015



## Résumé

L'évolution récente des méthodes d'extraction de la tourbe laisse les tourbières dans un état près d'un stade historique de développement de type minérotrophe plutôt qu'ombrotrophe. Conséquemment, les tourbières industrielles post-exploitation sont fréquemment envahies de colonies monospécifiques de *Scirpus cyperinus*. Cette étude porte sur l'élaboration de nouvelles méthodes d'intervention visant l'intégration du *S. cyperinus* dans une biodiversité représentative d'un écosystème de référence. Pour ce faire, deux expériences en serre ont été réalisées. La première expérience évalue la performance de quatre couverts végétaux pour limiter la germination du *Scirpus cyperinus* en fonction des conditions hydrologiques. Deux couverts végétaux, le *Sphagnum warnstorffii* et les plants de graminées, ont efficacement limité la germination du *Scirpus cyperinus*. La seconde expérience évalue le potentiel de deux espèces cibles de restauration à s'implanter parmi le *Scirpus cyperinus* sous deux régimes hydriques. Une seule espèce, le *Calamagrostis canadensis*, a réussi à se maintenir en présence du *Scirpus cyperinus*.



## Abstract

Recent advances in peat extraction methods now leave the environment in a state closer to an historical development stage designated as minerotrophic (fen) rather than ombrotrophic (bog). Consequently, industrial peatlands are commonly invaded monospecifically by *Scirpus cyperinus* soon after the end of operations. This study investigates new intervention techniques promoting biodiversity of the degraded ecosystem. In this context, two greenhouse experiments were carried out. The first one compared the performance of four plant covers to prevent *S. cyperinus* germination in relation to hydrologic conditions. *Sphagnum warnstorffii* and graminoid plants mats efficiently limited *Scirpus cyperinus* germination. The second experiment looked at the potential of two species targeted for reintroduction to grow and compete with *Scirpus cyperinus* under two hydrologic regimes. The biomass production of one of the two selected species (*Calamagrostis canadensis*) was able to maintain itself in presence of *Scirpus cyperinus*.



# Table des matières

<b>Résumé</b> .....	<b>iii</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>v</b>
<b>Table des matières</b> .....	<b>vii</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>ix</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>xi</b>
<b>Liste des abréviations</b> .....	<b>xiii</b>
<b>Remerciements</b> .....	<b>xvii</b>
<b>Chapitre 1. Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
1.1. L'impact de l'extraction de la tourbe sur l'écosystème .....	1
1.2. Contexte de restauration écologique des tourbières minérotrophes .....	2
1.2.1. Les objectifs de la restauration écologique des tourbières exploitées.....	2
1.2.2. Les écosystèmes de référence .....	3
1.2.3. Les tourbières minérotrophes (fens).....	3
1.2.4. Description et répartition du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	4
1.2.5. Importance de la gestion et des coûts de la restauration écologique.....	5
1.3. La formation des communautés végétales et la restauration écologique .....	6
1.3.1. La théorie des règles d'assemblage appliquée à la restauration écologique .....	6
1.3.2. Niches écologiques et structure des communautés .....	8
1.3.3. L'importance des règles d'assemblage en restauration écologique .....	9
1.4. Régime hydrique .....	9
1.4.1. L'influence du régime hydrique sur la formation des communautés végétales .....	9
1.4.2. L'influence du régime hydrique sur l'adaptation morphologique des plantes.....	10
1.5. Structurer les communautés végétales à l'aide de la compétition .....	11
1.5.1. Définir la compétition .....	11
1.5.2. Les effets de la compétition sur la structure des communautés végétales .....	11
1.6. Hypothèses et objectifs .....	12
<b>Chapitre 2. Germination et établissement du <i>Scirpus cyperinus</i> dans un contexte de restauration de fen</b> .....	<b>15</b>
2.1. Résumé .....	15
2.2. Introduction .....	16
2.3. Matériel et méthode .....	19
2.3.1. Couverts végétaux et régimes hydriques.....	19

2.3.2. Évaluation de la performance des couverts végétaux à limiter la germination du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	22
2.3.3. Analyses statistiques .....	23
2.4. Résultats .....	23
2.5. Discussion .....	27
2.6. Conclusion .....	30
<b>Chapitre 3. Compétition entre le <i>Scirpus cyperinus</i> et deux espèces de graminées dans un contexte de restauration de fen .....</b>	<b>31</b>
3.1. Résumé .....	31
3.2. Introduction .....	31
3.3. Matériel et méthode .....	33
3.3.1. Provenance des plants et de la tourbe, régimes hydriques et mise en place de l'expérience.....	33
3.3.2. Récolte de la biomasse et suivi de croissance .....	35
3.3.3. Évaluation de l'intensité de la compétition .....	36
3.3.4. Analyses statistiques .....	36
3.4. Résultats .....	37
3.4.1. Impact du régime hydrique sur la réponse compétitive du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	37
3.4.2. Impact du régime hydrique sur l'effet compétitif du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	39
3.4.3. Évaluation de l'intensité de la compétition .....	40
3.4.4. Croissance du <i>Scirpus cyperinus</i> , du <i>Glyceria canadensis</i> et du <i>Calamagrostis canadensis</i> dans le temps.....	41
3.4.5. Impact du régime hydrique sur la production de biomasse racinaire.....	42
3.4.6. Taux de survie des plants .....	43
3.5. Discussion .....	44
3.5.1. Impact du régime hydrique sur la compétition.....	44
3.5.2. Réponse compétitive et effet compétitif du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	45
3.5.3. Facteurs influençant la compétitivité du <i>Scirpus cyperinus</i> .....	46
3.5.4. Conclusion.....	47
<b>Chapitre 4. Conclusion générale.....</b>	<b>48</b>
<b>Bibliographie .....</b>	<b>51</b>
<b>Annexe A: Tables d'ANOVA.....</b>	<b>59</b>

## Liste des tableaux

Tableau 2-1 : Description des traitements de couvert végétal testés pour limiter la germination du <i>Scirpus cyperinus</i>	20
Tableau 2-2 : Taux de germination des espèces cibles de restauration récoltées en milieu naturel. Test en chambre de croissance après trois mois de stratification.	21
Tableau 2-3 : Facteurs pressentis pour influencer la germination, la croissance et l'établissement du <i>Scirpus cyperinus</i> .	30
Tableau 3-1 : Indices de compétition calculés selon l'indice lnRR	41

## Annexe A

Tableau A-1 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du couvert végétal et du régime hydrique sur les taux de germination et d'établissement du <i>Scirpus cyperinus</i> et sur la hauteur maximale des plantules après 45 jours de croissance.	59
Tableau A-2 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur le nombre de tiges, la hauteur des feuilles et la circonférence des touradons du <i>Scirpus cyperinus</i> .	59
Tableau A-3 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur la production de biomasse aérienne (g) du <i>Scirpus cyperinus</i> , du <i>Glyceria canadensis</i> et du <i>Calamagrostis canadensis</i> . Les espèces ont été analysées indépendamment.	59
Tableau A-4 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur le nombre de tiges du <i>Glyceria canadensis</i> et du <i>Calamagrostis canadensis</i> .	60
Tableau A-5 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur la hauteur des feuilles <i>Glyceria canadensis</i> et du <i>Calamagrostis canadensis</i> .	60
Tableau A-6 : Tables d'ANOVA à trois voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de régime hydrique et de densité sur la production de biomasse racinaire (g) du <i>Scirpus cyperinus</i> , du <i>Glyceria canadensis</i> et du <i>Calamagrostis canadensis</i> .	60



## Liste des figures

Figure 1-1 : Schématisation de la théorie des règles d'assemblage.	7
Figure 1-2 : Localisation des filtres d'intervention à l'étude dans le schéma conceptuel de la théorie des règles d'assemblage.	13
Figure 2-1 : Ensemencement du <i>Scirpus cyperinus</i> sur : a) <i>Sphagnum warnstorffii</i> et b) <i>Tomenthypnum nitens</i> .	22
Figure 2-2 : Taux de germination du <i>Scirpus cyperinus</i> sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue.	24
Figure 2-3 : Taux d'établissement (%) du <i>Scirpus cyperinus</i> sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue.	25
Figure 2-4 : Photo de la croissance des deux couverts végétaux d'espèces herbacées : a) « semences de fen » et b) « plants de fen » après huit semaines de traitement sous trois régimes hydriques..	26
Figure 2-5 : Hauteurs des plants de <i>Scirpus cyperinus</i> sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue.	27
Figure 3-1 : Schématisation d'une unité expérimentale. Les régimes hydriques étaient en parcelles principales et les traitements de compétition étaient en sous-parcelles (huit par sous-parcelle).	35
Figure 3-2 : Production de biomasse aérienne par plant de <i>Scirpus cyperinus</i> sous trois traitements de compétition.	38
Figure 3-3 : Production de biomasse aérienne (g/plant) du <i>Glyceria canadensis</i> en compétition intraspécifique et interspécifique avec le <i>Scirpus cyperinus</i> .	39
Figure 3-4 : Interaction entre le régime hydrique et le traitement de compétition pour la production de biomasse aérienne (g/plants) du <i>Calamagrostis canadensis</i> .	40
Figure 3-5 : Influence du régime hydrique sur la production de biomasse racinaire (g/tube) du <i>Scirpus cyperinus</i> , du <i>Calamagrostis canadensis</i> et du <i>Glyceria canadensis</i> en fonction de la densité.	43



## Liste des abréviations

<i>C. flava</i>	<i>Carex flava</i> ( <i>C.</i> utilisé en général pour le genre <i>Carex</i> )
<i>C. magellanica</i>	<i>Carex magellanica</i>
CAL	<i>Calamagrostis canadensis</i>
Co	Compétition
Cv	Couvert végétal
D	Densité
dF	Degré de liberté
GLY	<i>Glyceria canadensis</i>
<i>I. versicolor</i>	<i>Iris versicolor</i>
Inter	Interspécifique
Intra	Intraspécifique
LnRR	<i>Log-response ratio</i>
LS-means	<i>Least squares means</i> , méthode des moindres carrés
<i>M. trifoliata</i>	<i>Menyanthes trifoliata</i>
Mou	Mousse (p. ex. <i>Tomenthypnum nitens</i> )
Plants	Jeunes plants d'espèces de fen
Rh	Régime hydrique
<i>S. cyperinus</i>	<i>Scirpus cyperinus</i>
<i>S. warnstorffii</i>	<i>Sphagnum warnstorffii</i>
SCY	<i>Scirpus cyperinus</i>
Sem	Semences d'espèces de fen
sp.	Espèce
Sph	Sphaigne (p. ex. <i>Sphagnum warnstorffii</i> )
spp.	Espèces
T-	Témoin négatif
<i>T. nitens</i>	<i>Tomenthypnum nitens</i>
Tnue	Tourbe nue



*« Se donner du mal pour les petites choses, c'est parvenir aux grandes avec le temps »  
Samuel Beckett*

*Pour Raphaël et Éléonore*



## Remerciements

Je tiens à remercier ma directrice, Line Rochefort, de m'avoir offert l'opportunité d'accomplir un projet aussi formateur que l'est une maîtrise en biologie végétale.

Je suis reconnaissante pour la confiance que tu m'as octroyée pendant mes activités de recherche, de ton ouverture d'esprit, de tes conseils et recommandations avisés et de ta patience. J'aimerais aussi remercier toute l'équipe du GRET qui offre par sa générosité et son expertise un support indispensable aux étudiants. En particulier, Gilles Ayotte qui m'a permis de développer ma passion pour la botanique, Claire Boismenu qui est toujours disponible pour orienter les étudiants, Rémy Pouliot (stagiaire postdoctoral) et Marie-Claire LeBlanc, Sandrine Hogue-Hugron, Noémie D'Amour et Brigitte Vimard (professionnelles de recherche) qui m'ont soutenue et aidée de leur indispensable savoir. Merci aussi aux personnes qui m'ont conseillée en cours de route : Étienne Paradis, Vicky Bérubé, Bénéreger Bourgeois, Eduardo González, Catherine Emond et tous les assistants de recherche qui ont participé à mon projet.

Merci aux partenaires financiers qui ont permis la réalisation de ce projet de recherche : le ministère des Transports du Québec, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, Fafard et Frères Ltée et l'Université Laval. Merci également aux intervenants impliqués dans l'aménagement de la tourbière de Saint-Fabien-sur-Mer pour les discussions au sujet des buts de la restauration qui m'ont permis de mieux cibler mes objectifs, les participants de l'excursion du Symposium 2011 organisé par l'IPS/CSPMA et ses membres, le Parc national du Bic et les comités locaux de citoyens, le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, l'Association des producteurs de tourbe horticole du Québec et Planirest Environnement.

Je remercie ma famille, Vicki et les membres de ma communauté Cohabitat Québec pour leur support et leurs encouragements.

Finalement, un merci spécial à mon conjoint, Frédéric, qui m'a épaulée pour que j'accomplisse mon projet et à mes enfants qui ont su vivre pleinement avec une mère étudiante malgré tous les avantages et les inconvénients que cela comporte.

# Chapitre 1. Introduction générale

Cette revue de littérature a pour objectif de cerner les facteurs potentiellement liés à l'envahissement de plusieurs tourbières par le *Scirpus cyperinus*, après la fin des activités d'extraction de la tourbe horticole et d'assoir sur des bases théoriques la recherche d'orientations d'intervention pour leur restauration. L'élément central de cette recherche est d'orienter les efforts de restauration des tourbières vers un retour à une biodiversité plus représentative et fonctionnelle de l'écosystème cible. Le recensement des impacts de l'exploitation industrielle de la tourbe sur les caractéristiques floristiques et géochimiques des tourbières exploitées permet de cerner la problématique. La théorie des règles d'assemblage des communautés végétales sert de fondement théorique au choix des facteurs d'intervention utilisés dans les expériences. Finalement, on effectue un survol des connaissances actuelles de l'impact de la compétition entre les plantes et de l'impact de l'hydrologie du site sur la structure des communautés végétales afin de proposer de nouvelles orientations d'interventions de restauration.

## 1.1. L'impact de l'extraction de la tourbe sur l'écosystème

Les méthodes modernes d'extraction de la tourbe à des fins horticoles s'appliquent de manière extensive sur de grandes superficies. Elles modifient l'hydrologie (Price 2003), la faune et la flore (Desrochers *et al.* 1998) et les propriétés physicochimiques des tourbières exploitées (Wind-Mulder et Vitt 2000). L'extraction du dépôt de tourbe nécessite la construction de canaux de drainage qui assèchent les couches supérieures de tourbe, ce qui a pour conséquence d'accélérer sa décomposition (Glatzel *et al.* 2004). De plus, suite à l'exploitation par aspiration, la couche résiduelle de tourbe se trouve près de l'horizon minéral du sol. Dans ces conditions, la surface résiduelle exposée est connectée avec la nappe d'eau souterraine et l'eau de ruissellement des sols environnants. Une fois les activités industrielles terminées, la tourbière possède des propriétés physicochimiques et une hydrologie correspondant à un stade historique du développement de la tourbière dit minérotrophe (Graf *et al.* 2008). En Amérique du nord, le stade minérotrophe précède souvent la phase d'ombrotrophie lors du développement de la tourbière. Un autre impact de

l'extraction de la tourbe par aspiration est que la capacité de stockage de l'eau de la tourbière est réduite à cause des canaux de drainage et du changement dans la structure de la tourbe. L'équilibre hydrique est modifié de telle sorte que l'amplitude des fluctuations du régime hydrique est significativement plus grande en tourbière exploitée qu'en tourbière naturelle (Price 2003). La couche résiduelle de tourbe d'espèces herbacées, plus riche en éléments minéraux, est recolonisée plus rapidement que celle laissée avec une épaisseur de tourbe de sphaigne. Par contre, la végétation qui s'implante spontanément n'est pas nécessairement représentative de la biodiversité visée par les objectifs de restauration (Cooper et MacDonald 2000). Le *S. cyperinus* envahit fréquemment ces sites pour couvrir de 50 à 100 % du milieu alors qu'il ne représente que 0 à 5 % de la biodiversité des tourbières minérotrophes en milieu naturel (Graf 2008). Ces nouvelles conditions édaphiques et floristiques devront être prises en compte pour établir les stratégies de restauration et fixer les objectifs de la restauration écologique de ces tourbières.

## **1.2. Contexte de restauration écologique des tourbières minérotrophes**

### 1.2.1. Les objectifs de la restauration écologique des tourbières exploitées

La restauration écologique est un processus qui assiste l'autoréparation d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit (SER 2004) et dont les objectifs sont définis en tenant compte à la fois de l'écosystème précédant la perturbation et des conditions qui règnent à la fin des travaux d'extraction (Joosten et Clarke 2002). Comme l'état du site à restaurer se rapproche d'un stade historique de développement de la tourbière qui est très différent de son état ombrotrophe précédent l'exploitation (Wind-Mulder et Vitt 2000), les objectifs de restauration d'une tourbière exploitée par aspiration sont alors définis autrement que par les conditions précédant l'exploitation. On cherchera alors à obtenir le rétablissement des fonctions d'un écosystème de tourbière (l'accumulation de la tourbe) et l'établissement d'une biodiversité représentative des espèces indigènes d'un **écosystème de référence** (SER 2004) de type fen (Wind-Mulder *et al.* 1996, Cobbaert 2003, Graf *et al.* 2008, Graf et Rochefort 2008). En plus des objectifs théoriques, les efforts de restauration sont aussi contraints par la logistique et les coûts de la restauration associés aux interventions sur le site (voir section 1.2.5).

### 1.2.2. Les écosystèmes de référence

Lors d'un effort de restauration, il est généralement recommandé d'utiliser un ou plusieurs écosystèmes de référence afin de définir les espèces cibles à réintroduire (SER 2004). Un écosystème de référence est choisi en fonction des caractéristiques hydrologiques et géochimiques du site à aménager. Il s'agit généralement de trouver une tourbière qui possède un assemblage d'espèces cibles et dont la végétation n'est pas perturbée dans la région du site à restaurer. Ces sites, dont les conditions physicochimiques et hydrologiques du sol devront ressembler au site à aménager (Wind-Mulder *et al.* 1996), serviront à établir les objectifs de restauration. En conjuguant une observation attentive du milieu à restaurer et la notion d'écosystème de référence, il est ainsi possible d'orienter les efforts de restauration en terme d'espèces cibles, de conditions hydrologiques (pH, conductivité, régime hydrique) et de définir les critères d'évaluation du succès de restauration (Quinty et Rochefort 2003).

### 1.2.3. Les tourbières minérotrophes (fens)

Les fens sont des écosystèmes complexes et diversifiés. Il existe à ce jour plusieurs descriptions pour les définir dont certaines sont contradictoires. Malgré cela, on reconnaît comme éléments communs aux différents types de fens, la connexion à la nappe d'eau souterraine et de ruissellement (Bedfort et Godwin 2003) et une végétation dominée par les *Carex* et les mousses brunes de la famille des Amblystegiaceae (sauf pour les fens pauvres où le genre *Sphagnum* est dominant; Vitt et Chee 1990). Le Canadian Wetlands Classification System (CWCS) définit trois sous-catégories de fens : pauvres, modérément riches et riches. Le pH, la disponibilité des éléments minéraux et le type de végétation dominante du milieu varient de l'un à l'autre. Le pH des tourbières minérotrophes est très variable et peut être compris entre 4,0 et 7,0, voire 8,5. C'est un facteur qui dépend surtout de la nature du sol environnant et du développement de la tourbière. L'analyse des concentrations en éléments minéraux montre que les trois sous-catégories de fens se situent le long d'un gradient de minérotrophie. Cette diversité de conditions physicochimiques permet une grande diversité d'assemblages floristiques. Les fens, qui sont parmi les milieux humides les plus diversifiés, sont constitués de plusieurs variétés d'espèces rares de

bryophytes et de vasculaires herbacées (Wheeler 1988, Bedford 2003), d'où l'importance de leur restauration.

Considérant la recolonisation spontanée des tourbières après l'extraction de la tourbe qui est limitée en nombre d'espèces, l'objectif de restauration sera d'augmenter la biodiversité de plantes graminoides représentatives des fens riches (Cooper et MacDonald 2000, Wind-Mulder et Vitt 2000, Cobbaert *et al.* 2004) et des mousses brunes et, dans le cas d'une géochimie typique des fens pauvres, de certaines espèces de *Sphagnum* (*S. centrale*, *S. flexuosum* et autres; Vitt et Chee 2000). Les agencements floristiques varieront selon le type de fen, on trouve une plus grande diversité végétale dans les fens riches et modérément riches que pauvre. On y trouve une dominance de *Carex* spp. (*C. aquatilis*, *C. flava*, *C. equinata*, *C. magellanica*, *C. utriculata* etc.) et d'autres plantes herbacées (*Calamagrostis canadensis*, *Glyceria canadensis*, *Iris versicolor*, *Menyanthes trifolia*, *Solidago* spp., *Scirpus* spp., et des *Juncus*), quelques sphaignes (*S. warnstorffii*) et plusieurs mousses telles que *Tomenthypnum nitens*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus* spp., *Campylium* spp. et *Calliargon* spp.. Quelques arbustes (*Spireae* spp., *Salix* spp.) et quelques arbres (*Betula* spp., *Alnus rugosa*) peuvent aussi être présents (Cobbaert 2003). Les fen pauvres possèdent quant à eux, une présence plus importante de sphaignes tel que mentionné plus haut.

#### 1.2.4. Description et répartition du *Scirpus cyperinus*

Le *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Brouillet *et al.* 2010) est une plante herbacée cespiteuse à rhizome court et volumineux très commune dans l'est de l'Amérique du Nord. Elle possède une tige érigée entourée de 5 à 10 longues feuilles étroites (3-10 mm). La plante mesure en moyenne de 1 à 1,5 m de hauteur à maturité (Arsenault *et al.* 2013). Elle croît activement au printemps et génère de denses touradons. L'inflorescence terminale est composée de centaines de petits épillets eux-mêmes formés de dizaines de petits achaines trigones ovoïdes parvenant à maturité en août et en septembre. Le périanthe porte six longues soies tordues de couleur brun-roux donnant un aspect laineux à l'inflorescence, d'où le nom commun anglais « woolgrass ». Elle se propage principalement par anémochorie sur de longues distances, mais peut aussi se reproduire de manière végétative (USDA 2015). Le *S. cyperinus* est une espèce indigène présente naturellement dans les marais, les marécages et

les fens naturels, sans être envahissante. Il est très peu fréquent dans les fens naturels (0 à 5 % du couvert végétal), alors qu'il est souvent dominant (50 % et plus du couvert végétal) dans les tourbières post-industrielles (Graf 2008). Le *S. cyperinus* peut couvrir de grandes étendues rapidement et créer de vastes zones monospécifiques. Il peut aussi envahir des cannebergières où les cultivateurs ont perdu le contrôle des fluctuations du régime hydrique (Sam Chauvette CETAQ, communication personnelle). Plus spécifiquement, le *S. cyperinus* forme de denses colonies monospécifiques dans des milieux humides ayant une amplitude de fluctuation du régime hydrique plus grande qu'en milieu naturel (Kadlec 1958) ou ayant un mauvais drainage (Wilcox *et al.* 1985, Graf *et al.* 2008), deux caractéristiques des tourbières après exploitation. Le premier article soulevant la dominance du *S. cyperinus* dans une communauté végétale remonte à 1951 alors que la « U. S. Fish and Wildlife Service » effectuait un relevé de végétation de deux marécages artificiels du « Necedah National Wildlife Refuge » au Wisconsin, dont les canaux de drainage s'étaient colmatés. Dans ce milieu, l'auteur (Kadlec 1958) soulève que le *S. cyperinus* domine et semble occuper une strate écologique similaire au *Typha* sp. Pour expliquer cette dominance, l'auteur émet l'hypothèse que l'amplitude des fluctuations du régime hydrique pourrait déterminer lequel, du *S. cyperinus* ou du *Typha* sp., va dominer. Un régime hydrique similaire à ceux qui ont cours en milieu naturel avec une hausse des niveaux d'eau au printemps puis une baisse graduelle dans l'année va favoriser le *Typha* sp., alors qu'un régime fluctuant en dehors de cette période favorisera le *S. cyperinus*. Un second article (Wilcox *et al.* 1985) décrit le *S. cyperinus* comme une plante tolérante à une multitude de conditions environnementales : des sols contaminés par le sel, humides ou non, riches ou pauvres en nutriments. Finalement, Graf *et al.* (2008) observent aussi une colonisation très importante par le *S. cyperinus* de tourbières post-exploitation dont les canaux de drainage se sont bloqués. Le blocage des canaux a pour conséquence de modifier le régime hydrique naturel. Malgré ces observations, aucune expérience à ce jour n'a été effectuée pour évaluer l'impact des fluctuations du régime hydrique sur l'établissement du *S. cyperinus*.

#### 1.2.5. Importance de la gestion et des coûts de la restauration écologique

Le succès d'un projet de restauration environnementale dépend de plusieurs facteurs. Dans une analyse multivariée, González et Rochefort (2014), ont démontré que le volet de

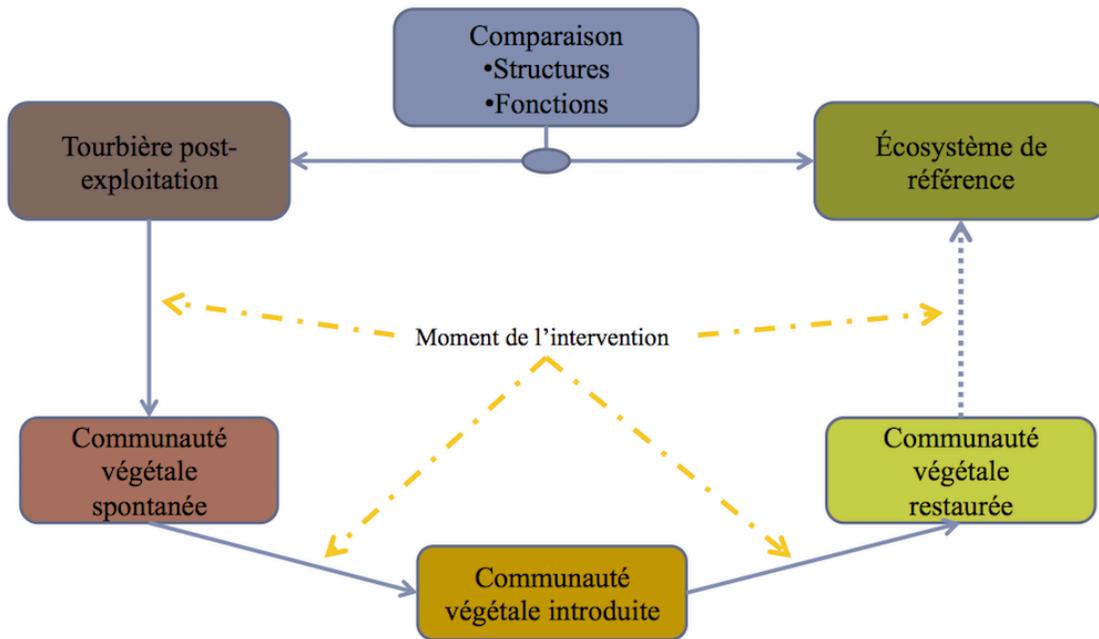
gestion du projet de restauration apparaît comme l'élément le plus important (19 %) pour l'atteinte des objectifs. Il a aussi été démontré que les échecs de restauration sont souvent causés par des contraintes logistiques plutôt que conceptuelles (Geist et Galatowitsch 1999). Ces résultats soulèvent l'importance de favoriser une prise de décisions simple, efficace et économique. Selon Bradshaw (2000), souvent, la méthode de restauration la plus efficace et économique consiste à intervenir en ciblant les facteurs critiques empêchant une restauration naturelle adéquate puis, de laisser la nature faire le reste. La théorie des règles d'assemblage (voir section suivante) offre un cadre conceptuel qui fournit les outils théoriques pour guider les interventions de restauration écologique qui permettront d'influencer la composition végétale d'un milieu tout en tenant compte des conditions présentes après les activités anthropiques d'exploitation (facteurs abiotiques) et de la colonisation spontanée (facteurs biotiques) de la tourbière (Keddy 1992, Temperton *et al.* 2004). Cette approche cible les interventions ayant une influence sur la trajectoire évolutive des communautés végétales et pourrait permettre une rationalisation des coûts favorisant l'atteinte des objectifs de restauration en optimisant les efforts d'interventions.

### **1.3. La formation des communautés végétales et la restauration écologique**

#### 1.3.1. La théorie des règles d'assemblage appliquée à la restauration écologique

La théorie des règles d'assemblage explique l'existence de différentes communautés végétales dans le paysage par les processus d'interactions biotiques et abiotiques des plantes avec leur milieu (Keddy 1992, Temperton *et al.* 2004). Elle soutient qu'il est possible de déterminer des règles ou des processus importants qui régissent les assemblages des végétaux en communauté, car seules certaines espèces s'y établissant, y survivent et ces combinaisons d'espèces se répètent dans le temps ou l'espace.

Ces processus d'interaction vont mener à une communauté végétale particulière en suivant une trajectoire dépendante des contraintes biotiques (dispersion, compétition, facilitation) et abiotiques (disponibilité des nutriments, régime hydrique) de l'écosystème (Figure 1-1).



**Figure 1-1 : Schématisation de la théorie des règles d'assemblage.** Les conditions qui règnent sur la tourbière en fin de vie active sont associées à un écosystème de référence qui permet d'établir les objectifs de restauration. Les événements de succession végétale qui suivent la fin des travaux d'extraction sont influencés par différents filtres abiotiques (conditions physicochimiques et hydrologiques du site) et biotiques (interactions entre les plantes tel que la compétition ou la facilitation). La restauration écologique est l'intervention sélective sur ces filtres permettant d'orienter l'évolution d'un site ou d'une communauté végétale spontanée vers une communauté végétale restaurée près de l'écosystème de référence. Modifié de Graf (2008).

Dans un contexte de restauration de fen, ces éléments peuvent être manipulés par des interventions de restauration pour influencer la trajectoire d'une communauté végétale qui a spontanément colonisé le site ou qui a été introduite, mais qui ne correspond pas aux objectifs de restauration. La trajectoire de la communauté initiale d'un site à restaurer, qui est générée par l'historique de dispersion et les conditions géochimiques du sol, est modifiée de façon à atteindre la cible de restauration respectant l'écosystème de référence et les objectifs de restauration, soit l'accumulation de tourbe et le retour d'une biodiversité spécifique à l'écosystème de référence. Dans les fens naturels de la région d'étude, les communautés végétales sont dominées par des *Carex* et des mousses brunes, mais plusieurs autres espèces sont observées. Dans les tourbières industrielles, après l'extraction de la tourbe et l'établissement d'une végétation spontanée, le pourcentage de couvert de chaque

espèce peut changer complètement comparé à un écosystème cible. Par exemple, dans plusieurs cas le *S. cyperinus* devient dominant et plusieurs espèces disparaissent. À ce moment, plusieurs conditions abiotiques mesurées sont similaires (pH et nutriments) à celles des fens des milieux naturels; il est donc important de déterminer quels facteurs (ou filtres) sont responsables de ce nouvel agencement floristique. L'identification des filtres biotiques (capacité de dispersion, interactions entre les plantes) et abiotiques (disponibilité des nutriments, régime hydrique) qui régissent cette structure végétale est préliminaire à la planification des travaux d'intervention. Il devient alors possible d'atteindre les objectifs de restauration en manipulant certains de ces filtres dominants.

### 1.3.2. Niches écologiques et structure des communautés

La structure initiale d'une communauté est déterminée par deux grands facteurs principaux : 1) la structure et l'hétérogénéité du paysage et 2) les interactions du bassin d'espèces environnant qui déterminent les espèces colonisatrices (Gardner et Engelhardt 2008).

L'espace où une espèce peut s'implanter en l'absence de compétition correspond à sa **niche fondamentale** (Begon et al. 2006). Divers facteurs environnementaux affectant la dispersion, la germination et la mortalité d'une espèce vont déterminer sa **niche de régénération**, soit l'espace où elle peut réellement apparaître. La niche de régénération de chaque espèce est une caractéristique critique dans le développement de la structure des communautés (Seabloom et al. 1998). Les espèces réussissant à s'installer les premières formeront la communauté initiale sur un site post-exploitation et pourront dominer l'espace, même si elles ne sont pas les mieux adaptées au site. La répartition et la diversité des plantes adultes d'une espèce, **la niche réalisée**, seront fonction de l'interaction entre la diversité du bassin initial d'espèces et des conditions environnementales prédominantes lors de la colonisation du site (Welling et al. 1988, Seabloom et al. 1998). Dans certains milieux isolés et de taille restreinte comme les fens, il arrive que des espèces cibles soient manquantes faute de sources de propagules (Cooper et MacDonald 2000) même si les conditions hydrologiques sont favorables. Leur niche réalisée est donc restreinte par une contrainte de dispersion.

### 1.3.3. L'importance des règles d'assemblage en restauration écologique

Dans un contexte de restauration de fen, la détermination des facteurs limitant de l'écosystème suite à l'exploitation du dépôt de tourbe pourrait permettre d'orienter les efforts de restauration et diriger la communauté perturbée vers une communauté cible. Parallèlement, ces facteurs pourraient permettre le rétablissement des fonctions essentielles de l'écosystème. Dans la théorie des règles d'assemblage, l'une des plus pertinentes en restauration (Keddy 1992, Temperton *et al.* 2004), ces contraintes sont vues comme des filtres au travers desquels certaines espèces (désirables ou non) passent et réussissent à coloniser le milieu. On travaille donc sur la niche réalisée des espèces. Lorsqu'on agit sur ces filtres pour orienter la structure de la communauté végétale vers un but précis, il s'agit de **restauration active**, c'est à dire par intervention humaine sur le milieu. L'accent est généralement mis sur l'amélioration des contraintes environnementales (régime hydrique, substrat de croissance, protection face aux intempéries) et sur les contraintes de dispersion, mais il est aussi possible d'intervenir de manière efficace en utilisant les interactions entre les plantes comme la compétition ou la facilitation pour atteindre les objectifs de restauration (Gómez-Aparicio 2009).

Dans un contexte de restauration active, travailler sur la niche de régénération du *S. cyperinus* pourrait fournir des outils intéressants pour orienter les efforts de restauration d'une communauté végétale plus diversifiée et représentative de l'écosystème de référence. Utiliser l'approche de la théorie des règles d'assemblage en déterminant les filtres clés pour modifier la trajectoire évolutive d'une communauté semble être une avenue de restauration prometteuse.

## 1.4. Régime hydrique

### 1.4.1. L'influence du régime hydrique sur la formation des communautés végétales

Le régime hydrique d'une tourbière est un facteur qui est directement impliqué dans la formation des communautés végétales. Sa perturbation peut être la cause d'invasions par certaines espèces tolérantes aux nouvelles conditions (Galatowitsch *et al.* 1999). Le régime hydrique d'un site varie selon le type de milieu humide (bog, fen, marais, marécage etc.) et à l'intérieur même de celui-ci en raison des échanges hydriques au niveau du sol et du sous-

sol, des précipitations et de l'évapotranspiration. En modifiant l'équilibre du milieu, un changement dans le régime hydrique constitue un stress pour plusieurs espèces (Johnson *et al.* 2007) et influence le développement des communautés végétales en exerçant une pression sélective sur les espèces déjà présentes et sur les espèces colonisatrices (van der Valk 1994). Des recherches démontrent d'ailleurs que la fluctuation du régime hydrique dans les milieux humides est un facteur dominant dans la détermination de la répartition des espèces (van den Brink *et al.* 1995, Galatowitsch *et al.* 1999, Cooper et MacDonald 2000). Plus précisément, Casanova et Brock (2000) démontrent que l'amplitude, la durée et la fréquence des variations du régime hydrique déterminent la composition spécifique des communautés végétales des milieux humides.

#### 1.4.2. L'influence du régime hydrique sur l'adaptation morphologique des plantes

Tout comme le régime hydrique d'un site influence de façon majeure la répartition des espèces, il a aussi été démontré qu'il influence la croissance, la compétitivité et le schéma d'allocation des ressources. Les plantes développent différentes stratégies afin de s'adapter à diverses conditions d'inondation et leurs adaptations varient d'une famille à l'autre, voire d'une espèce à l'autre. Par exemple, dans une expérience d'une durée de deux ans qui a porté sur des héliophytes de la famille des Cypéracées et des Poacées, on a démontré que les Poacées ont une perte de biomasse significative après deux saisons de croissance en condition de submersion prolongée sous une nappe phréatique à 30 cm au-dessus du niveau du sol, tandis que les Cypéracées ne sont pas affectées, même à une hauteur de nappe phréatique à 80 cm au-dessus du niveau du sol (Coops *et al.* 1996). En réponse à une submersion prolongée, la majorité des espèces montrent une élongation des racines et de la tige, la production d'aérenchyme et de racines adventives (Davis *et al.* 2009). De plus, Davis *et al.* (2009) et Budelsky et Galatowitsch (2000) soulèvent que les variations phénotypiques des espèces en réponse aux fluctuations du régime hydrique peuvent modifier l'habileté compétitive de celles-ci. Une meilleure connaissance de la réponse des espèces aux variations du régime hydrique et de leur aptitude compétitive pour la restauration des milieux humides perturbés permettrait des interventions plus ciblées.

## 1.5. Structurer les communautés végétales à l'aide de la compétition

### 1.5.1. Définir la compétition

Les interactions entre les plantes peuvent être classées en trois catégories : compétition, neutralité et facilitation (Tilman 1990). La compétition est l'interaction la plus étudiée entre les plantes et généralement, en restauration, l'accent a été mis sur sa réduction (Gomez-Aparicio 2009). Depuis Darwin (1859), et à plusieurs reprises par la suite, (Clements *et al.* 1929, Connell 1983, Seabloom *et al.* 1998), la compétition interspécifique a été décrite comme un agent de sélection important entre les espèces. Plusieurs définitions de la compétition ont été développées. Elles vont du spécifique au général, de l'opérationnel au conceptuel, du phénoménologique au mécanique (Grace 1990). Toutefois, en recherche appliquée, il est nécessaire de considérer la compétition d'un point de vue opérationnel permettant de la mesurer quantitativement. Il existe donc deux approches pour mesurer l'intensité de la compétition : 1) évaluer l'impact d'une espèce sur le milieu par l'utilisation d'une ou des ressources en mesurant la prise de nutriments, 2) évaluer l'impact du milieu sur l'espèce en mesurant certains paramètres physiologiques de l'espèce comme le taux de germination, de survie, la densité de tiges ou la perte de biomasse des espèces en compétition (Tilman 1990, Zimdhal 2004). Par exemple, Bleasdale et Nelder (1960) donnent une définition de la compétition opérationnelle se référant à la perte de biomasse; deux plantes sont en compétition lorsque la croissance d'une ou des plantes présentes est réduite ou que leur schéma d'allocation des ressources est modifié en comparaison avec celui établi en absence de compétition. Cette définition de la compétition est pratique en ce sens qu'elle permet une évaluation quantitative de son intensité dans un contexte expérimental.

### 1.5.2. Les effets de la compétition sur la structure des communautés végétales

La compétition est souvent considérée comme un des facteurs les plus influents sur la formation des patrons floristiques (Connell et Slatyer 1977, Bazzaz 1990, Zimdhal 2004) et il est généralement admis que la réponse compétitive d'une plante change le long des gradients environnementaux (Grime 1977, Keddy *et al.* 1998). Par contre, Turkington (1990) soulève que peu d'études démontrent de manière univoque, pour une communauté,

que la compétition est la force de sélection dominante. D'autres facteurs entrent donc en jeu. Dans un contexte de restauration de fen, les caractéristiques environnementales des sites à restaurer et la niche de régénération des espèces colonisatrices établissent les paramètres de base où se développera la compétition.

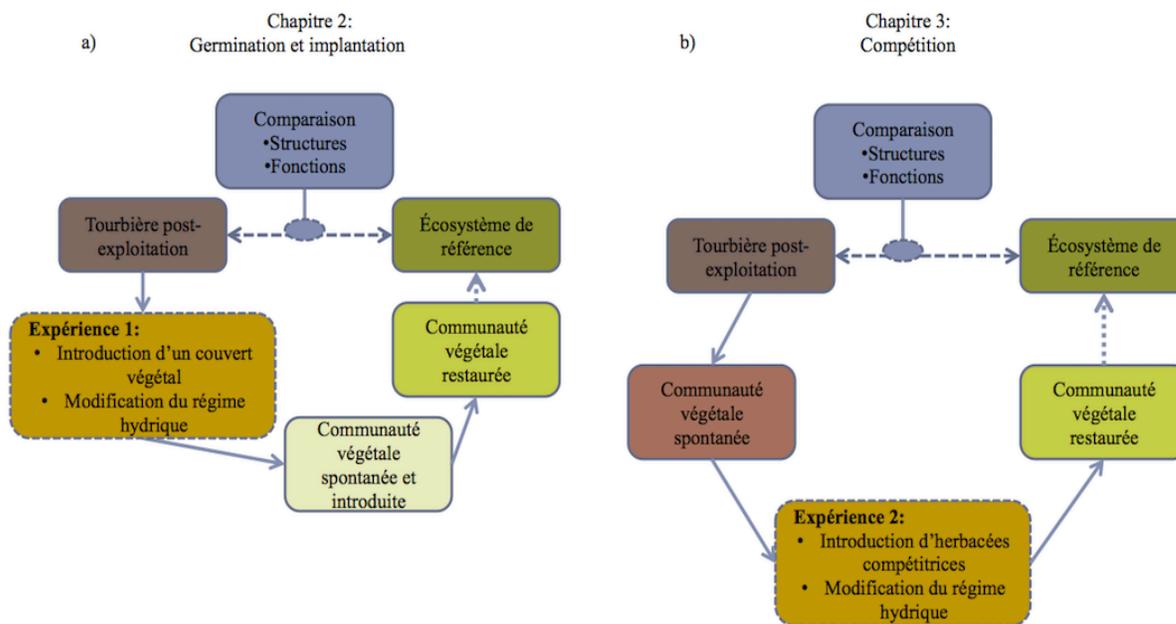
La compétition est influencée par les traits d'histoire de vie des plantes ou « plants histories traits », et par les conditions abiotiques du milieu (Grime 1979, Bazzaz 1990, Keddy *et al.* 1998). Ceci suggère qu'en intervenant sur la séquence de colonisation et/ou sur des facteurs abiotiques, on peut modifier l'aptitude compétitive d'une plante. Ainsi, il est possible d'envisager l'utilisation de la compétition comme un outil d'intégration d'une espèce en complémentarité avec l'intervention sur d'autres facteurs influençant la structure des communautés végétales, comme la stabilisation du régime hydrique ou l'accès à la lumière. La compétition, dans ce contexte, sert à diminuer l'emprise d'une espèce sur le milieu sans viser son élimination.

## **1.6. Hypothèses et objectifs**

La présente recherche a pour but de mieux cerner la nature compétitive du *S. cyperinus* et la possibilité de son intégration dans un contexte de restauration de fen. Les hypothèses de cette étude sont : 1) l'établissement d'un couvert végétal et la stabilisation du régime hydrique, dès la fin des activités d'extraction de la tourbe, limitent l'établissement du *S. cyperinus*, 2) un régime hydrique fluctuant favorise la dominance du *S. cyperinus* et 3) l'établissement de certaines espèces cibles de restauration de fen dans une colonie de *S. cyperinus* limitera la croissance de celui-ci et augmentera la biodiversité.

Les objectifs de cette étude sont : 1) de déterminer les couverts végétaux de restauration les plus efficaces pour limiter l'établissement du *S. cyperinus*, 2) d'évaluer l'impact de la stabilisation du régime hydrique sur la compétitivité du *S. cyperinus*, du *Calamagrostis canadensis* et du *Glyceria canadensis* et 3) de mesurer l'impact de deux espèces cibles de restauration, le *Calamagrostis canadensis* et le *Glyceria canadensis*, sur la croissance du *S. cyperinus* ainsi que leur propre croissance et taux de survie parmi le *S. cyperinus*. La Figure 1-2 illustre, selon la théorie des règles d'assemblage, que les objectifs de restauration testés se situent dans deux contextes différents de restauration liés au choix du moment de

l'intervention. En effet, on peut choisir d'intervenir dès la fin de l'exploitation sur le substrat résiduel ou quelques années plus tard, parmi une colonie quasi monospécifique de *S. cyperinus*.



**Figure 1-2 : Localisation des filtres d'intervention à l'étude dans le schéma conceptuel de la théorie des règles d'assemblage.** a) Intervention sur le couvert végétal et le régime hydrique avant l'implantation d'une végétation spontanée, b) intervention sur les espèces présentes et le régime hydrique après l'établissement spontané de *Scirpus cyperinus*. Les flèches pointillées représentent des éléments de comparaison et les rectangles pointillés représentent la localisation séquentielle de l'intervention selon la logistique d'intervention préconisée.

Le premier filtre à être testé en interaction avec la stabilisation du régime hydrique est la colonisation du substrat de tourbe nue par un couvert végétal (Figure 1-2 a), alors que le deuxième est l'introduction d'espèces cibles parmi le *S. cyperinus* (Figure 1-2 b). La première expérience a été conduite à partir de semences de *S. cyperinus*, alors que la deuxième l'a été à partir de plants produits en serre. Ceci simule deux types d'interventions bien différentes. La première expérience simule l'intervention dès la fin de l'extraction de la tourbe dans un milieu perturbé non recolonisé, alors que l'autre simule une intervention plus tardive, à la suite d'une recolonisation spontanée du milieu par le *S. cyperinus*, mais dont on voudrait améliorer la composition végétale. Elles permettent de simuler l'impact de différents types d'intervention sur la germination et la production de biomasse de *S. cyperinus* et de vérifier si elles sont modifiables par la manipulation de facteurs abiotiques

(régime hydrique) ou biotiques (compétition d'espèces cibles, couverts végétaux). Des mesures ont été prise pour représenter le mieux possible le contexte *in situ* des tourbières post-exploitation; choix de la tourbe, arrosage à l'eau de pluie, système de gestion du régime hydrique, récolte des espèces cibles en milieu naturel (excepté pour le *Calamagrostis* et le *Glyceria* sous forme de plant), période de dormance et stratification des semences infligées aux différentes espèces et durée des expériences. L'expérience a été réalisée à l'aide de microcosmes artificiels. Un microcosme artificiel est un écosystème à échelle réduite construit dans un contenant pouvant être un pot ou un bac (Fraser et Keddy, 1997). Les microcosmes artificiels présentent des caractéristiques fondamentales ciblées des écosystèmes étudiés. Pour représenter les tourbières en attente de restauration, nous avons utilisé de la tourbe prélevée sur ces milieux, contrôlé les niveaux d'eau selon les données recueillies en milieu naturel, utilisé des espèces typiques et de l'eau de pluie pour les arrosages.

Malgré ces précautions, le microcosme présente des limites; la densité des plantes est supérieur au milieu naturel et les plantes en bordure reçoivent plus de lumière ce qui génère une variation dans le taux de photosynthèse, la production de biomasse et le « relative growth rate » (RGR) (Poorter et al. 2012). Ces impacts n'invalident pas les résultats mais invitent à la prudence lors de la planification de l'expérience, la prise de données et dans l'interprétation des résultats. L'avantage du microcosme artificiel est de simplifier la nature complexe du milieu naturel et de cibler des facteurs précis. Ils permettent donc de détecter des effets plus subtils. Une reprise des résultats intéressants en milieu naturel est recommandée pour vérifier l'importance de ces effets en milieux plus complexe (Srivastava et al. 2004).

Bien sûr, ces expériences en serre, avec un nombre d'espèces limité et des conditions contrôlées, ne révèlent qu'une infime partie de la complexité des interactions du *S. cyperinus* avec le milieu.

## Chapitre 2. Germination et établissement du *Scirpus cyperinus* dans un contexte de restauration de fen

### 2.1. Résumé

Les tourbières industrielles à restaurer après extraction de la tourbe sont de plus en plus fréquemment envahies par le *Scirpus cyperinus* à cause d'une récolte plus en profondeur de la tourbe de sphaigne laissant en place un substrat plus riche, de type fen. Bien que le *S. cyperinus* soit une espèce indigène de milieux humides intéressante pour son faible indice de décomposition, la faible biodiversité des tourbières envahies par le *S. cyperinus* mérite une attention particulière lors de leur restauration écologique.

Est-ce que le substrat de tourbe mis à nue favorise l'implantation du *S. cyperinus*? Est-ce qu'une modification du régime hydrique et une restauration de la flore indigène typique, qui serait dominée par des sphaignes, des mousses brunes et des espèces vasculaires (*Carex* et autres plantes herbacées), dès l'abandon de la tourbière, permettrait de limiter la colonisation spontanée par les semences du *S. cyperinus*?

La capacité de quatre couverts végétaux à limiter les taux de germination et d'établissement du *S. cyperinus* a été évaluée en comparant ceux-ci aux taux obtenus sur un substrat de tourbe nue. Les couverts sont : 1) *Sphagnum warnstorffii*, 2) *Tomenthypnum nitens*, 3) un couvert de jeunes plants d'espèces herbacées de fen (*Carex echinata*, *C. flava*, *C. magellanica*, *Glyceria canadensis*, *Iris versicolor*, *Menyanthes trifoliata*, *Trichophorum alpinum*) et 4) un lit de semences des mêmes espèces.

Dans une expérience sous forme de plan en tiroirs, les quatre couverts végétaux et la tourbe nue ont été soumis à trois types de régimes hydriques. Les régimes testés; bas (assèchement), fluctuant (neuf jours d'assèchement alternés avec trois jours d'inondation à  $+ 0,01 \pm 0,01$  m) et haut ( $- 0,05 \pm 0,02$  m) – simulent des conditions pouvant se présenter en milieu naturel.

Dans cette expérience, il a été démontré que le couvert végétal, selon sa nature, affecte différemment la germination et l'établissement de *S. cyperinus*. La tourbe nue est le milieu

le plus favorable à la germination et à l'établissement du *S. cyperinus*. En revanche, la sphaigne *Sphagnum warnstorffii* et les plantes vasculaires de fen sont les couverts végétaux qui ont le mieux réussi à limiter l'établissement du *S. cyperinus* en régime hydrique restauré simulé (haut et stable). Un assèchement de la tourbe résiduelle inhibe la germination, l'établissement et la croissance du *S. cyperinus* dans tous les traitements. La mousse *T. nitens* limite efficacement l'établissement du *S. cyperinus* en régime hydrique fluctuant seulement. Il sera judicieux de prendre en compte ces résultats lors d'essais *in situ* de restauration de tourbières exploitées par aspiration afin de limiter l'établissement du *S. cyperinus*.

## 2.2. Introduction

Depuis une vingtaine d'années, les avancements technologiques et l'ouverture des marchés pour un plus grand éventail de types de tourbe ont ouvert la porte à l'optimisation de l'extraction de la tourbe. La tourbe est maintenant extraite jusqu'à un horizon plus près de la couche minérale du sol. Dans ces circonstances, les caractéristiques physicochimiques de la tourbe résiduelle sont similaires à celles d'un stade historique de développement de la tourbière de type fen (Wind-Mulder *et al.* 1996, Cobbaert 2003, Graf *et al.* 2008).

Les tourbières industrielles post-exploitation sont souvent massivement colonisées par le *Scirpus cyperinus* qui, une fois implanté en denses touradons, forme de grandes colonies qui empêchent l'arrivée d'autres espèces sur le site (Wilcox *et al.* 1985). Alors qu'en milieu naturel il représente de 0 à 5 % du couvert végétal, il peut couvrir de 50 à 100 % de l'espace sur les tourbières industrielles à réaménager (Graf 2008).

L'objectif de la restauration environnementale des tourbières industrielles horticoles est de ramener les fonctions écologiques et une biodiversité typique d'un écosystème cible (SER 2004) cohérentes avec les conditions prévalant à la cessation des activités industrielles lorsque le retour aux conditions initiales semble impossible. Dans ce contexte, le *S. cyperinus* est perçu comme une espèce indigène ayant un impact négatif sur la biodiversité (Richardson *et al.* 2000, Sakai *et al.* 2001). Il forme d'importantes monocultures dans des sites perturbés où le régime hydrique et les conditions environnementales sont très variables (Kadlec 1958, Wilcox *et al.* 1985, Graf 2008). Il produit aussi de nombreuses

graines de petites tailles qui se dispersent sur de grandes distances par anémochorie et par hydrochorie. Selon Baker *et al.* (1965): « a plant is a “weed” if, in any specified geographical area, its population grows entirely or predominantly in situations markedly disturbed by man (without, of course, being deliberately cultivated plants) », le *S. cyperinus* est donc une espèce qui peut avoir un comportement d’adventice.

À la suite de la recolonisation spontanée des tourbières post-exploitation, le *S. cyperinus* côtoie essentiellement des espèces rudérales (*Solidago* spp., *Anaphalis margaritacea*, *Equisetum arvense*, *Tussilago farfara*, *Spiraea latifolia*, *Aster umbellatus*) (observations personnelles, Graf 2008). La principale cause de l’absence d’espèces typiques de fen est la destruction de la banque de semences naturelles par l’extraction de la tourbe (Salonen 1987, Cooper et McDonald 2000, Campbell *et al.* 2003, Cobbaert *et al.* 2004) et l’isolement des tourbières exploitées dans des zones agricoles ou des milieux forestiers (Graf 2008). L’intrant de semences et de propagules d’espèces typiques de fen, tels les *Carex*, les mousses brunes et certaines sphaignes affectionnant les milieux plus riches en éléments minéraux est alors absent pour la recolonisation spontanée (Graf et Rochefort 2008). En plus de l’absence de propagules, la présence de conditions défavorables à l’établissement des espèces cibles pourrait aussi limiter la recolonisation spontanée (Buldesky et Galatowisch 2000, Aronson et Galatowisch 2008, Kettenring et Galatowisch 2011). Ainsi, les espèces ayant un fort potentiel de dispersion et une niche appropriée, telles que le *S. cyperinus* et les espèces rudérales, coloniseront facilement ces milieux (Graf *et al.* 2008) en l’absence de restauration active.

L’hypothèse de la « biodiversity-resistance » (Elton 1958) prédit une relation positive entre la biodiversité en espèces et la résistance à l’envahissement d’une communauté végétale. Cette relation positive entre la biodiversité et la résistance a été confirmée par plusieurs études qui montrent qu’une réintroduction active de propagules d’espèces cibles indigènes diversifiées peut servir de barrière naturelle à la colonisation et à l’envahissement d’espèces indésirables (Catford *et al.* 2009, Kettenring et Adams 2011, Kettenring et Galatowisch 2011) plus efficacement qu’en monoculture (Byun *et al.* 2013). Il est donc intéressant de poser l’hypothèse que la restauration d’un couvert végétal composé d’un mélange d’espèces herbacées cibles dès la cessation des activités d’exploitation d’un site limiterait le taux d’établissement du *S. cyperinus*.

La communauté végétale spécifique à rétablir dépend des fonctions de l'écosystème à restaurer et des conditions du milieu à l'abandon. Les traitements ont été choisis afin d'étudier séparément l'impact des deux groupes fonctionnels dominants des fens (les plantes herbacées et les bryophytes) sur l'établissement du *S. cyperinus*. Les tourbières typiques de fen sont colonisées par une grande diversité d'espèces herbacées et de bryophytes. Les fonctions écologiques accomplies par les plantes herbacées et les bryophytes sont très différentes. Traditionnellement, ce sont surtout les espèces herbacées, dominées par la famille des *Carex*, qui sont utilisées pour la restauration des fens (Cooper et MacDonald 2000, Kotowski *et al.* 2001). La germination de ces dernières est de plus en plus étudiée pour la restauration de fen en Amérique du Nord (Budelsky et Galatowitsch 1999, van der Valk *et al.* 1999, Kettenring *et al.* 2006, Kettenring et Galatowitsch 2007a et b). Ces récentes études laissent croire que la réintroduction de carex et d'autres plantes herbacées précédant la recolonisation naturelle des tourbières est une avenue qui permettra de limiter efficacement les envahissements (Lindig-Cisneros et Zedler 2001, Byun *et al.* 2013). Un mélange d'espèces herbacées cibles de fen a donc été testé pour sa capacité à limiter la germination du *S. cyperinus* en tant que couvert végétal de restauration sous forme de semences et de jeunes plants. Les bryophytes sont une composante fondamentale de la structure végétale des fens (Mitsch et Gosselink 2000, Graf 2008) et un facteur déterminant dans la restauration des fonctions de l'écosystème d'une tourbière (Rochefort 2000, Vitt 2006, Lucchese *et al.* 2010). Elles participent à l'accumulation de tourbe, à la restauration d'un régime hydrique près de la surface du sol et possèdent une bonne capacité d'échange cationique qui aide à la rétention des nutriments. L'efficacité de deux couverts végétaux de bryophytes a donc été testée en monoculture pour leur capacité à limiter l'établissement du *S. cyperinus*.

Considérant la capacité élevée du *S. cyperinus* comme plante accumulatrice de tourbe (Graf, 2008), ce dernier pourrait être un atout en restauration si des interventions permettant d'intégrer une biodiversité représentative de fen étaient développées. Modifier les conditions hydrologiques et édaphiques du substrat des tourbières dès l'arrêt de l'exploitation pourrait aussi contribuer à diminuer les risques d'envahissement. C'est pourquoi les tests d'établissement de différents couverts végétal se feront en fonction de

différents régimes hydriques. Cela permettra de voir si l'on peut orienter plus facilement la trajectoire évolutive de la communauté végétale vers une biodiversité typique de fen.

## **2.3. Matériel et méthode**

### **2.3.1. Couverts végétaux et régimes hydriques**

L'impact de différents couverts végétaux sur l'établissement des semences de *S. cyperinus* sous trois régimes hydriques a été évalué dans une expérience sous forme de plan en tiroirs. Chaque traitement hydrique et chaque substrat combiné ont été répliqués cinq fois pour un total de 75 pots répartis dans 15 bacs dont on contrôlait le niveau de l'eau pendant toute la durée de l'expérience.

En parcelle principale, il y avait trois régimes hydriques. Chaque régime hydrique expérimental simulait une situation hydrologique pouvant être présente dans une tourbière industrielle : régime hydrique bas (assèchement de la tourbe résiduelle de surface, canaux de drainage fonctionnels), fluctuant (absence de restauration hydrologique et obstruction des canaux de drainage en l'absence d'entretien) ou haut et stable (hydrologie typique du milieu naturel restauré).

Pour le traitement du régime hydrique bas, les pots ont été initialement arrosés à l'ensemencement puis asséchés durant les 60 jours de l'expérience. Le traitement fluctuant, alternait entre un cycle de trois jours d'inondation à  $+ 0,01 \pm 0,01$  m et neuf jours d'assèchement où l'on drainait complètement l'eau des bacs. Finalement, pour le régime haut, le niveau de l'eau dans les bacs était maintenu à  $- 0,05 \pm 0,02$  m sous la surface de la tourbe.

En sous-parcelles, il y avait cinq traitements de couvert végétal. Le Tableau 2-1 décrit ces traitements.

**Tableau 2-1 : Description des traitements de couvert végétal testés pour limiter la germination du *Scirpus cyperinus***

Couvert végétal	Nom du Traitement	Description
1. Tourbe nue (témoin négatif)	Tnue	Substrat tourbeux d'une tourbière en fin de production. Absence de couvert végétal.
2. <i>Sphagnum warnstorffii</i>	Sph	Tapis dense de sphaigne
3. <i>Tomenthypnum nitens</i>	Mou	Tapis dense de mousses brunes
4. Plants d'espèces herbacées cibles de restauration	Plants	Plantation en pots de plants produits en serre ( <i>Carex echinata</i> , <i>Carex flava</i> , <i>Carex magellanica</i> , <i>Glyceria canadensis</i> , <i>Iris versicolor</i> et <i>Menyanthes trifoliata</i> )
5. Semences d'espèces herbacées cibles de restauration	Sem	Implantation d'un lit de semences ( <i>Carex echinata</i> , <i>Carex flava</i> , <i>Carex magellanica</i> , <i>Glyceria canadensis</i> , <i>Iris versicolor</i> et <i>Menyanthes trifoliata</i> )

Les 75 pots, d'un diamètre de 20 cm par 20 cm de hauteur, ont été répartis dans 15 bacs de 39 cm de largeur par 62 cm de longueur par 25 cm de hauteur. La distribution s'est faite de manière à avoir un pot de chaque sous-parcelle dans tous les bacs à raison de cinq pots par bac. Chaque traitement a été implanté individuellement : 1) le traitement témoin de « tourbe nue » et le substrat de remplissage des autres traitements était un matériel de tourbe exposée à la suite de l'arrêt de l'exploitation en provenance d'une tourbière industrielle en attente de restauration (48° 19' N, 68° 50' O); pour les traitements de couvert végétal de bryophytes 2) *S. warnstorffii* et 3) *T. nitens*, deux tapis d'environ 1 m<sup>2</sup> ont été récoltés dans la zone naturelle d'une tourbière du sud du Québec (48° 19' N, 68° 50' N). Chaque tapis a été introduit quatre mois avant le début de l'expérience sur de la tourbe résiduelle dans 15 pots. Ceci a permis l'établissement d'un tapis dense de bryophytes (100 % de couvert) dans les pots et l'élimination manuelle des semences étrangères présentes naturellement parmi les bryophytes. Pour l'implantation de ces mousses, un arrosage régulier aux deux jours a été effectué et une ombrière a été utilisée pour diminuer l'évapotranspiration des sphaignes.

Pour les deux traitements d'espèces vasculaires, soit 4) plants d'espèces herbacées cibles de restauration et 5) semences d'espèces cibles de restauration, des semences matures de *S. cyperinus*, *Carex echinata*, *C. flava*, *C. magellanica*, *Glyceria canadensis*, *Iris versicolor* et *Menyanthes trifoliata* ont été récoltées dans deux tourbières naturelles en août et en septembre 2011 au Bic et à Saint-Fabien-sur-Mer (48° 19' N, 68° 50' O et 48° 18' N, 68° 52' O).

Les semences ont été conservées à température ambiante pendant un mois, puis ont subi une stratification humide afin d'augmenter le taux de germination (Baskin et Baskin 1988, Baskin et Baskin 2001). Elles ont été stratifiées dans du sable humide à 4,0 °C pendant trois mois, puis transférées à 2,8 °C pendant trois autres mois pour diminuer les risques de développement de moisissures. Un test de germination en chambre de croissance après trois mois de stratification a été effectué pour évaluer leur viabilité. Toutes les espèces ont obtenu un taux de germination supérieur à 50 % (Tableau 2-2).

**Tableau 2-2 : Taux de germination des espèces cibles de restauration récoltées en milieu naturel.** Test en chambre de croissance après trois mois de stratification (50 semences/pétri, n=3).

Espèces	Taux de germination (moyenne ± [95 %])
<i>Scirpus cyperinus</i>	95 ± 4,7
<i>Carex echinata</i>	91 ± 5,7
<i>Carex flava</i>	69 ± 11,6
<i>Carex magellanica</i>	83 ± 4,7
<i>Glyceria canadensis</i>	69 ± 17,1
<i>Iris versicolor</i>	65 ± 18,3
<i>Menyanthes trifoliata</i>	n.d. <sup>1</sup>

Une partie des semences a servi à la production de plants en serre un mois et demi avant le début de l'expérience pour toutes les espèces, sauf le *S. cyperinus*. Les plants ont été utilisés dans le traitement de couvert végétal « plants d'espèces cibles de fen » (Plants) où le *S. cyperinus* était ensemencé sous un couvert de jeunes plants déjà établis. Les autres semences ont été conservées en stratification humide et ont servi au deuxième traitement

<sup>1</sup> La viabilité de *Menyanthes trifoliata* n'a pas été évaluée car les semences ont été récoltées en trop faible quantité

d'espèces vasculaires « semences d'espèces cibles de fen » (Sem). Dans ce traitement, toutes les espèces, sous forme de graines, ont été ensemencées en même temps que le *S. cyperinus* au début de l'expérience. Chaque pot a reçu le même nombre de plants (trois ou quatre plants par espèce selon la disponibilité) pour un total de 16 plants par pot. Pour le traitement de semences, le même poids de graines pour chaque espèce a été mélangé à du sable puis réparties sur le sol de façon homogène avec environ une semence par 0,5 cm.

### 2.3.2. Évaluation de la performance des couverts végétaux à limiter la germination du *Scirpus cyperinus*

Au démarrage de l'expérience, 100 semences de *S. cyperinus* ont été déposées sur les couverts végétaux de chaque pot (Figure 2-1a). Une bande de moustiquaire de 2 cm de haut a été disposée en cercle à deux centimètres de la bordure interne du pot pour éviter la perte de semences dans l'interstice entre la tourbe et la bordure du pot de plastique lors des arrosages (voir Figure 2-1b).



a)



b)

**Figure 2-1 : Ensemencement du *Scirpus cyperinus* sur : a) *Sphagnum warnstorffii* et b) *Tomenthyllum nitens*.**

Un décompte des plantules émergentes était effectué aux deux jours. Pour les analyses, le taux de germination et le taux d'établissement ont été calculés. L'observation de la radicule et de la première vraie feuille déterminait la **germination** d'une graine. Les plantules

mortes étaient dénombrées tout au long de l'expérience. La pénétration de la radicelle dans la tourbe (ou dans les bryophytes) et la présence minimale de trois vraies feuilles au terme de deux mois de croissance déterminaient l'établissement du *S. cyperinus*.

À 45 jours de croissance, la hauteur maximale des plants de *S. cyperinus* a été mesurée dans chaque pot afin d'évaluer l'impact du couvert végétal sur la **croissance** en hauteur du *S. cyperinus*. Les données de croissance ne sont pas disponibles pour le traitement de semences d'espèces de fen. Les plantules de *C. flava* ont causé de la confusion avec les plantules de *S. cyperinus* à ce stade de développement. Les données ont cependant été prises pour le décompte des taux d'établissement, car elles ne généraient qu'une très légère surévaluation du *S. cyperinus* étant donné qu'il fallait que la plantule de *C. flava* perde son volumineux périgyne pour être confondue avec le *S. cyperinus*. On estime le taux de surévaluation à 5 %, surtout pour le traitement de nappe phréatique haute, car les arrosages, principale cause du détachement du périgyne, étaient plus fréquents. Dans tous les cas, le taux d'établissement a été inférieur ou égal à celui de la tourbe nue malgré le risque de surévaluation de présence du *S. cyperinus*.

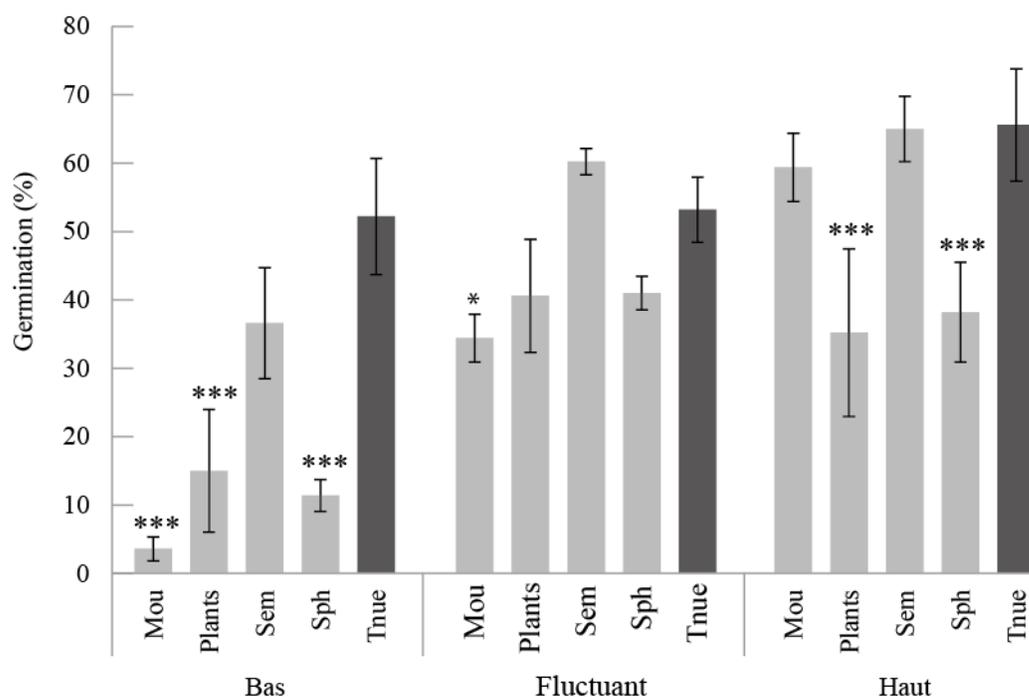
### 2.3.3. Analyses statistiques

Dans cette expérience sous forme de plan en tiroirs complètement aléatoire, les effets du couvert végétal et du régime hydrique sur le taux de germination, le taux d'implantation et la hauteur des plantules de *S. cyperinus* ont été comparés par une analyse de variance en utilisant la procédure MIXED de SAS (Statistical system software 9.3, SAS Institute Inc., Cary, U.S.A. ©2010). Le niveau de significativité a été établi à  $p < 0,05$ . Les données ont été testées pour l'homogénéité de la variance et pour la normalité à l'aide de Glimmix. Lorsque nécessaire, elles ont été corrigées à l'aide d'une racine carrée. L'énoncé LSMEANS a été utilisé pour analyser les interactions et l'option SLICE a été utilisée pour l'analyse des premiers niveaux des facteurs sans interaction.

## 2.4. Résultats

Alors que le taux de germination des graines de *S. cyperinus* était de 52 à 66 % en moyenne sur la tourbe nue (tous régimes hydriques confondus), il a été significativement réduit en régime hydrique bas et haut pour deux couverts : les plants d'espèces herbacées de fen

(Plants; Bas : 15 % et Haut : 35 %), et les tapis de mousse de sphaigne *S. warnstorffii* (Sph; Bas : 11 % et Haut : 38 %; Figure 2-2). Le taux de germination du *S. cyperinus* au travers du tapis de mousse *T. nitens* (mou) était le plus faible en condition de régime hydrique bas (4 %) et Fluctuant (34 %), mais ce dernier n'était pas significativement différent de celui sur la tourbe nue en condition de régime hydrique haut. Le traitement de semences de fen (Sem) s'est comporté comme le traitement de tourbe nue, c'est à dire en permettant une bonne germination des graines de *S. cyperinus*.

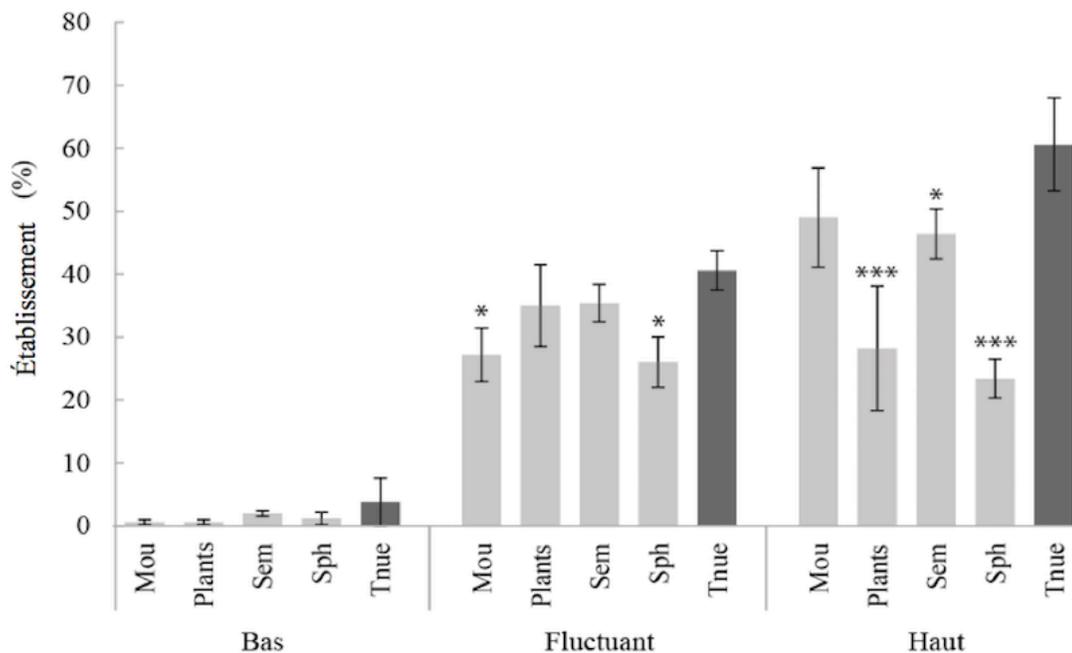


**Figure 2-2 : Taux de germination du *Scirpus cyperinus* sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue** (Plants = jeunes plants d'espèces de fen, Sem = semences d'espèces de fen, Mou = *Tomenthypnum nitens*, Sph = *Sphagnum warnstorffii* et Tnue = Tourbe nue) (n=5), erreur type (LS-means, \* p<0,05, \*\*\* p<0,01).<sup>1</sup>

Après 60 jours de croissance, ce sont les traitements de présence d'une communauté de plants d'espèces herbacées de fen et d'un tapis de *S. warnstorffii* (respectivement 28 % et 23 %) qui se sont avérés les plus limitants en régime hydrique haut (Figure 2-2). Le taux d'établissement du *S. cyperinus* a été influencé par le couvert végétal en interaction avec le régime hydrique (p = 0,0108; Annexe A, Tableau A-1). Comme pour le taux de

<sup>1</sup> Les résultats de chaque traitement de couvert végétal a été comparés avec la tourbe nue à l'intérieur du même régime hydrique uniquement.

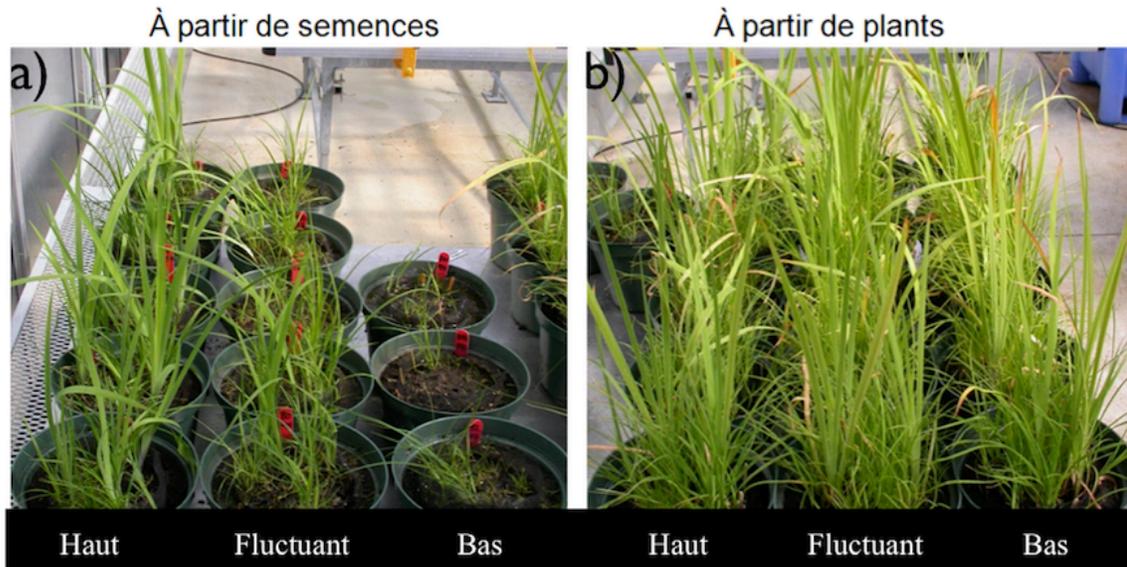
germination, l'établissement du *S. cyperinus* en condition de régime hydrique asséché a été minimal (< 4 %) pour tous les traitements.



**Figure 2-3 : Taux d'établissement (%) du *Scirpus cyperinus* sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue (Plants = plants d'espèces de fen, Sem = semences d'espèces de fen, Mou = *Tomenthypnum nitens*, Sph = *Sphagnum warnstorffii* et Tnue = tourbe nue) (n=5), erreur type (LS-means, \* p<0,05, \*\*\* p<0,01).<sup>2</sup>**

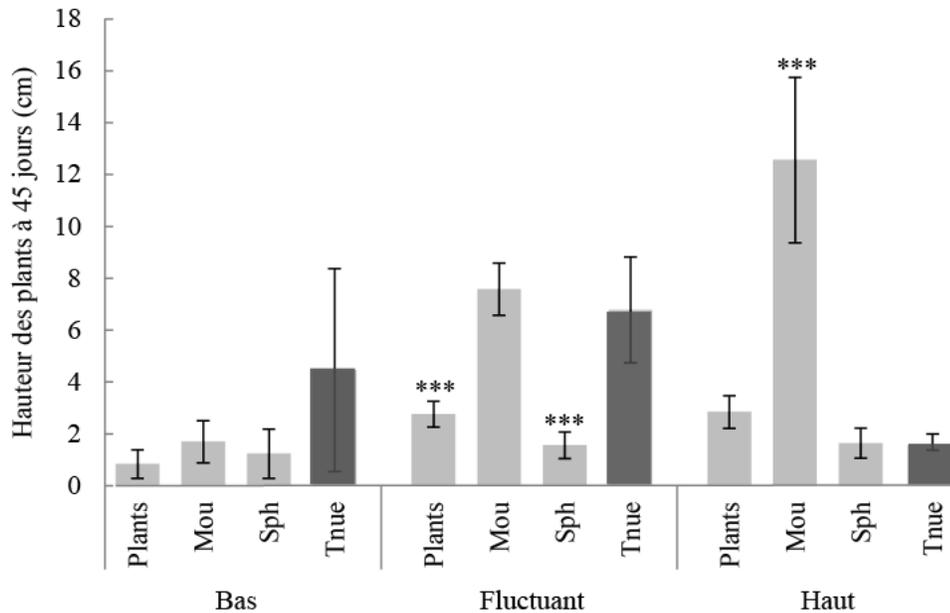
Cependant, les couverts végétaux de sphaigne (Sph), de mousse (Mou) et de semences d'espèces de fen (Sem) n'ont pas survécu au traitement sans arrosage, ce qui en fait des options inintéressantes d'un point de vue de restauration. Par contre, la communauté de plants d'espèces de fen (Plants) a bien toléré la période de sécheresse du traitement hydrique bas (Figure 2-4).

<sup>2</sup> Idem.



**Figure 2-4 : Photo de la croissance des deux couverts végétaux d'espèces herbacées : a) « semences de fen » et b) « plants de fen »** après huit semaines de traitement sous trois régimes hydriques. Deux pots en a), régime hydrique bas, ont été démantelé avant la prise de la photo mais leur aspect était similaire aux trois autres.

La hauteur des plants a été influencée par le régime hydrique en interaction avec le couvert végétal ( $p=0,0004$ ; Annexe A, Tableau A-1). La hauteur maximale des plants à 45 jours pour chaque substrat a été comparée à la tourbe nue (Figure 2-5). La présence de sphaigne (Sph) ou d'une communauté d'espèces herbacées de fen (Plants) a réduit la croissance des plants de *S. cyperinus* ( $< 3,0$  cm) et ceci tout régime hydrique confondu par rapport aux meilleurs taux de croissance de 8,0 à 12,0 cm. Finalement, sur la tourbe nue (Tnue), la croissance du *S. cyperinus* a montré une grande variance avec les régimes hydrique bas et fluctuant, mais s'est stabilisée avec le régime hydrique haut (Bas :  $4,5 \pm 3,9$  cm, Fluctuant :  $6,8 \pm 2,0$  cm, Haut :  $1,76 \pm 0,3$  cm). Le tapis de mousse *T. nitens* a eu un effet sur la hauteur des plants qui a varié en fonction du régime hydrique (hauteur maximale moyenne : Bas :  $1,7 \pm 0,8$  cm, Fluctuant :  $7,6 \pm 1,0$  cm, Haut :  $12,6 \pm 3,2$  cm). On constate qu'en régime hydrique haut, il a favorisé une croissance du *S. cyperinus* supérieure aux autres traitements, incluant la tourbe nue. La hauteur des plants à 45 jours, pour le traitement de semences d'espèces de fen, n'est pas disponible. Dû à la confusion entre les semences de *C. flava* et *S. cyperinus*, les données n'ont pas été prises à ce moment.



**Figure 2-5 : Hauteurs des plants de *Scirpus cyperinus* sous trois régimes hydriques et sur quatre couverts végétaux en comparaison avec la tourbe nue** (Mou = *Tomenthypnum nitens*, Sph = *Sphagnum warnstorffii*, Plants = plants d'espèces de fen, et Tnue = tourbe nue). Les données pour le traitement semences d'espèces de fen ne sont pas disponibles (n=5). Erreur type (LS-means, \* p<0,05, \*\*\* p<0,01).<sup>3</sup>

Chaque couvert végétal a une interaction particulière avec le régime hydrique. La hauteur maximale des plants de *S. cyperinus* varie beaucoup selon le régime hydrique dans la mousse et la tourbe nue alors que leur croissance dans la sphaigne et les plants d'espèces cibles est plus constante.

## 2.5. Discussion

La présence d'un couvert végétal a un impact négatif sur l'établissement du *S. cyperinus*, mais sa capacité à diminuer la colonisation spontanée du *S. cyperinus* diffère en fonction du régime hydrique. Le couvert végétal le plus efficace pour limiter l'établissement du *S. cyperinus* est la présence d'un tapis de sphaigne (*S. warnstorffii*). Plusieurs études ont démontré qu'un tapis de sphaigne peut être favorable à l'établissement de certaines espèces de tourbières, car il offre un environnement humide à la semence et une protection contre les intempéries, le lessivage et le soulèvement gélival (Cobbaert *et al.* 2004, Graf 2008). Même lors d'assèchements, grâce à ses cellules hyalines, la sphaigne maintient un potentiel

<sup>3</sup> Idem.

hydrique élevé (Goetz 2014) qui favorise la germination. Par contre, ce ne fut pas le cas pour les semences du *S. cyperinus*. Il est probable que les conditions acides générées par la présence des sphaignes (Clymo 1970, van Breemen 1995) ne soient pas compatibles avec la germination des semences de *S. cyperinus*. Un phénomène semblable a été observé pour le *Typha latifolia* où la germination était inhibée à un pH inférieur à 4 (Bourgeois *et al.* 2012). Comme le *T. latifolia*, le *S. cyperinus* s'implante dans des tourbières où le pH de la tourbe se situe au-delà de 4,0 (Kadlec 1958, Wilcox *et al.* 1985, Graf 2008, USDA 2015). Or, il a été constaté pendant l'expérimentation que l'eau de pluie (pH 5,0) utilisée pour l'arrosage dans le micro-habitat de *S. warnstorffii* où ont été déposées les semences de *S. cyperinus* atteint un pH de 3,6 en moins de cinq minutes après l'arrosage (données non présentées). Il a aussi été démontré que la présence de *S. warnstorffii* dans les fens riches fait diminuer le pH et la concentration en calcium dans les eaux de surfaces (Hájek *et al.* 2006, Kuhry *et al.* 1993) Un pH acide semble nuire au développement et à l'établissement des semences de *S. cyperinus*. Une croissance faible du *S. cyperinus* pour tous les régimes hydriques (Figure 2-5) et un taux de mortalité élevé (données non présentées) ont été observés et appuient cette hypothèse. L'utilisation de *S. warnstorffii*, pourrait donc limiter l'implantation massive de semences de *S. cyperinus*.

Un tapis de mousses dominé par *T. nitens* favorise la germination, l'établissement et la croissance du *S. cyperinus* en régime hydrique haut (-5 cm). En régime hydrique fluctuant, les taux de germination et d'établissement sont faibles. Il est probable que le potentiel hydrique (capacité à retenir l'eau) faible du *T. nitens* en cas d'assèchement (Goetz 2014) en soit la cause. La pression hydrique qu'exerce le tapis de *T. nitens* sur la semence de *S. cyperinus* lors des périodes d'assèchement des régimes hydriques fluctuant et bas aurait pour effet d'inhiber la germination. Goetz (2014) a comparé la capacité de rétention d'eau de la sphaigne *Sphagnum angustifolium* et de la mousse *T. nitens*. Cette dernière retient 10 à 20 % moins d'eau à cause de sa structure anatomique. Si le potentiel hydrique faible de la mousse est effectivement la cause de la mortalité des semences de *S. cyperinus*, dans un contexte de restauration où le milieu subirait des assèchements, favoriser l'implantation d'un tapis à dominance de *T. nitens* pourrait être envisagé pour contrôler l'implantation du *S. cyperinus*.

Le traitement de jeunes plants d'herbacées limite efficacement l'établissement du *S. cyperinus* en régime hydrique stable et près de la surface par rapport à la tourbe nue. Selon Kotowski *et al.* (2004), la disponibilité de la lumière est le facteur principal déterminant la distribution des espèces vasculaires de fen à croissance lente et à floraison tardive comme le *S. cyperinus*. Les plants de fen produits en serre ont un avantage pour l'accès à la lumière sur les semences de *S. cyperinus* qui tentent de germer. Le *S. cyperinus* est une plante de plein soleil ayant une tolérance limitée à l'ombre (USDA 2015) : en lui faisant ombrage, on diminue son taux de germination, d'établissement et de croissance. Le traitement hydrique bas de ces premiers essais montre aussi que les plants d'espèces cibles de fen produits en serre supportent un assèchement sévère du sol tout en permettant de contrôler efficacement l'établissement du *S. cyperinus* ( $1 \% \pm 0,04 \%$ ; Figure 2-6). Ces résultats suggèrent que des plants d'herbacées produits en serre et implantés dans une tourbe résiduelle peuvent résister à une longue période de sécheresse, alors que les semences d'espèces de fen sont plus vulnérables. Il est aussi possible que les plants aient accès à plus de nutriments dans le sol et qu'ils en tirent un avantage dû à leur système racinaire développé.

L'expérimentation montre que les semences d'espèces cibles de fen comme couvert végétal de restauration limitent peu l'établissement du *S. cyperinus*. Cependant, ce traitement a été légèrement surévalué à cause de la présence de *C. flava* et reste une option intéressante à étudier parce qu'elle intègre rapidement une diversité d'espèces cibles qui ne se présente pas lors de la colonisation spontanée, en plus d'être moins dispendieuse et plus facile à appliquer que les autres méthodes de restauration (Graf *et al.* 2012). De plus, l'expérience d'une durée de deux mois ne tient pas compte de l'établissement des autres espèces parmi le *S. cyperinus* à moyen (1 à 5 ans) et long terme (6 ans et +).

Finalement, il a été démontré que la tourbe nue crée un milieu favorable à l'établissement du *S. cyperinus*. Il était donc justifié d'utiliser cette référence pour évaluer le succès de chaque type de couvert végétal. Les couverts végétaux testés ont eu des effets différents liés à leurs caractéristiques physicochimiques particulières et ont agi en interaction avec le régime hydrique pour influencer le taux de germination et d'établissement du *S. cyperinus*. Le Tableau 2-3 résume les facteurs pressentis pour avoir un impact dominant sur la germination et/ou l'établissement des semences. Il serait donc possible d'adapter les choix des couverts végétaux de restauration en fonction des caractéristiques du milieu

(hydrologiques notamment) et des objectifs de restauration. Une étude plus approfondie du spectre de conditions de germination du *S. cyperinus* permettrait de confirmer le type d'influence de chaque couvert végétal sur la germination et l'établissement du *S. cyperinus*.

**Tableau 2-3 : Facteurs pressentis pour influencer la germination, la croissance et l'établissement du *Scirpus cyperinus*.**

Couvert végétal	Facteurs
Sphaigne (Sph)	Acidification du milieu
Mousse (Mou)	Pression hydrique élevée en situation d'assèchement
Plants d'espèces herbacées de fen (Plants)	Diminution de l'accès à la lumière
Tourbe nue (Tnue)	Conditions exposées (assèchement, inondation, irradiation, érosion par la pluie, soulèvement gélival)

## 2.6. Conclusion

L'établissement d'un couvert végétal de mousses de sphaigne dominé par *S. warnstorffii* et de plants d'espèces cibles de fen apparaissent comme des options très pertinentes pour restaurer un milieu où l'on voudrait limiter l'établissement du *S. cyperinus*. Ces résultats sont intéressants car ils offrent des possibilités de restauration par les deux groupes fonctionnels co-dominants des fens. Ces traitements, tout comme l'utilisation de semences d'espèces cibles de fen, méritent qu'on poursuive des recherches directement sur les tourbières en fin d'exploitation. L'efficacité d'application de ces options de restauration végétale *in situ* reste à être évaluée. Le choix du couvert végétal peut être fait en tenant compte des particularités hydrologiques, physiques et chimiques du milieu, et combinées pour tenter de rétablir la codominance vasculaires-bryophytes des fens riches en ciblant les *Carex* les plus propices à croître avec *S. warnstorffii*, apte à germer dans des conditions de pH inférieur à 4.0 par exemple. Une étude plus précise sur les coûts de la restauration en fonction de la méthode utilisée ainsi qu'une évaluation du succès d'établissement des espèces vasculaires cibles de fen devraient aussi être menées.

## **Chapitre 3. Compétition entre le *Scirpus cyperinus* et deux espèces de graminées dans un contexte de restauration de fen**

### **3.1. Résumé**

Le *Scirpus cyperinus* forme fréquemment de grandes monocultures dans les tourbières en attente de restauration à la suite de l'extraction de la tourbe horticole. Si on recherche une biodiversité représentative et le rétablissement de fonctions écologiques spécifiques aux fens, des actions de gestion de la végétation sont souvent nécessaires. Dans ce contexte, les espèces réimplantées doivent être aptes à occuper l'espace parmi des communautés fortement dominées par le *S. cyperinus*. Dans une expérience de compétition, la capacité de deux espèces cibles de fen à s'implanter parmi le *S. cyperinus* et à occuper l'espace a été évaluée. Le *Glyceria canadensis* et le *Calamagrostis canadensis* ont été soumis à deux régimes hydriques différents : un stable (20 cm sous la surface du sol) et un fluctuant (alternance entre quatre semaines d'assèchement et quatre semaines d'inondation à 5 cm au-dessus de la surface du sol). L'hypothèse de recherche est que le *S. cyperinus* est avantagé en condition de régime hydrique fluctuant avec des battements de nappes phréatiques de 5 cm au-dessus et à 65 cm au-dessous de la surface du sol. À l'aide de l'indice de compétition *log-response ratio* (lnRR) et d'indices physiologiques, on note que l'intensité de compétition du *S. cyperinus* sur le *Calamagrostis* est diminuée par le régime hydrique stable à 20 cm sous la surface du sol. Par contre, le *S. cyperinus* n'est pas affecté dans sa production de biomasse par la présence des deux espèces. Quant au *Glyceria*, il s'avère être un piètre compétiteur. Ces résultats obtenus en serre indiquent que le *Calamagrostis canadensis* pourrait être utilisé pour poursuivre des expériences de compétition sur le terrain, à la condition d'intervenir au point de vue hydrologique.

### **3.2. Introduction**

Au cours des vingt dernières années, les méthodes d'extraction de la tourbe horticole ont été optimisées de telle façon qu'elles permettent une récolte complète des couches organiques de sol dominées par la sphaigne pour laisser en place une tourbe de lâche

(*sedge peat*) et même, dans certains endroits, exposer l'horizon minéral du sol. Les conditions physicochimiques de ces sites en attente de restauration correspondent à un stade historique du développement de la tourbière similaire à un fen et non plus à un bog tel que présent avant l'exploitation (voir section 1.2). Le *Scirpus cyperinus* est une plante indigène qu'on trouve fréquemment dans ces milieux perturbés. Lorsque présent, il couvre de 50 à 100 % des tourbières industrielles en phase post-exploitation, alors que dans un fen naturel, il ne représente que de 0 à 5 % du couvert végétal (Graf 2008). Sans interventions de restauration appropriées, ces écosystèmes perturbés ne reviennent pas, dans une échelle de temps de l'ordre de plusieurs décennies, à des écosystèmes fonctionnels répondant aux critères de biodiversité et d'accumulation de tourbe d'une restauration écologique (Price 1996, Rochefort 2000).

La restauration de ces milieux vers une tourbière de type fen est recommandée plutôt que le retour à l'écosystème dominé par les sphaignes avant l'exploitation étant donné les conditions physicochimiques post-exploitation (Wind-Mulder *et al.* 1996, Wind-Mulder et Vitt 2000, Cobbaert *et al.* 2004, Graf *et al.* 2008). Les fens naturels sont caractérisés par une dominance de carex et de mousses brunes (Damman 1979, Hájek *et al.* 2006) et sont souvent associés à une grande diversité d'espèces herbacées et à quelques espèces de sphaignes (p. ex. : *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*) qui affectionnent des sites plus riches en minéraux que leurs homologues.

L'atteinte des objectifs de restauration dépend de plusieurs facteurs, mais de récentes recherches ciblent les contraintes logistiques comme un obstacle majeur à la réussite des projets de restauration (Geist et Galatowitsch 1999, González et Rochefort 2014). Le développement de recommandations basées sur la compréhension des interactions entre les plantes et leur milieu est donc un enjeu important de la restauration écologique qui peut permettre de simplifier et d'optimiser les interventions. Plusieurs études montrent que la structure des communautés végétales dépend des conditions environnementales, des traits fonctionnels des plantes et des relations évolutives développées entre elles (Soliveres *et al.* 2014). Le rôle de la compétition interspécifique dans la structure de la diversité et de la formation des communautés végétales est complexe et encore mal compris (Michalet *et al.* 2006, Lamb et Cahill 2008, Martorell et Freckleton 2014), mais il est considéré comme un facteur important. La théorie du « stress gradient hypothesis » (SGH) prédit qu'en

diminuant le niveau de stress abiotique on augmente le degré de compétition entre les plantes (Bertness et Callaway 1994). La compétition se développe le long de gradients et l'intensité de celle-ci serait inversement proportionnelle au niveau de stress abiotique imposé par le milieu (Michalet *et al.* 2006) pour chaque espèce. La compétition peut donc être modulée par des interventions sur les facteurs physicochimiques du site. On peut alors supposer qu'en modifiant le régime hydrique, l'intensité de compétition sera modifiée entre les plantes et influencera l'évolution de la structure de la communauté végétale.

Dans le contexte de surreprésentation du *S. cyperinus* dans les sites aux conditions hydrologiques de plus grandes amplitudes telles que retrouvées dans les tourbières post-exploitation, une expérience en microcosme artificiel en serre a été montée. L'objectif était de vérifier l'effet de la fluctuation du régime hydrique sur la compétitivité du *S. cyperinus* avec deux graminées d'espèces cibles de restauration de fen : le *Calamagrostis canadensis* et le *Glyceria canadensis*. En plus d'être fréquemment présentes en tourbière minérotrophe (Milette *et al.* 1992, Cobbaert 2003, Vernescu *et al.* 2005, Dignard 2013), ces deux graminées, utiles en restauration (FIHOQ (2015), USDA (2015)), sont facilement disponibles en pépinière. L'intensité de compétition, la croissance et la production de biomasse aérienne et racinaire des trois espèces ont été évaluées afin de déterminer si une stabilisation du régime hydrique favoriserait la compétitivité des deux graminées face au *S. cyperinus*.

### 3.3. Matériel et méthode

Une expérience sous forme de plan en tiroirs répétés huit fois a été élaborée pour tester la capacité des deux graminées à entrer en compétition avec le *S. cyperinus* (sous-parcelles) sous deux régimes hydriques (parcelles principales).

#### 3.3.1. Provenance des plants et de la tourbe, régimes hydriques et mise en place de l'expérience

En octobre 2011, 450 plants en multicellules 45-110<sup>1</sup> de *S. cyperinus* (180), *Calamagrostis* (135) et *Glyceria* (135) ont été achetés à la Pépinière Rustique de Saint-Adolphe d'Howard. Ils avaient quatre mois de croissance. Afin de minimiser les différences historiques des

---

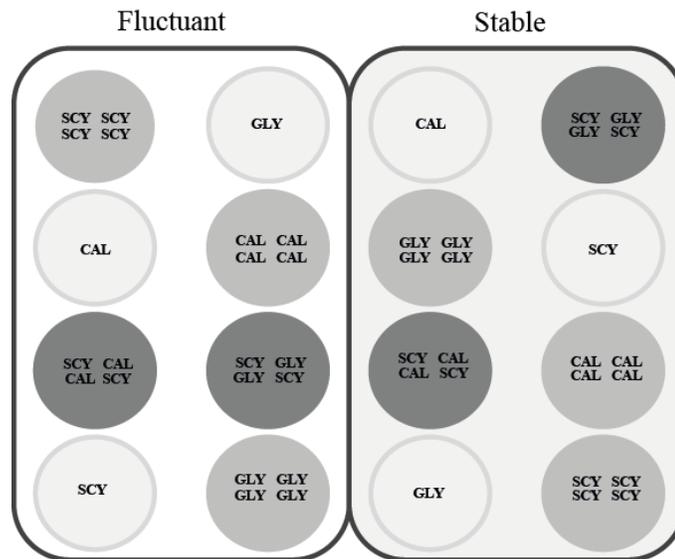
<sup>1</sup> 45 unités de 110 ml

conditions de croissance entre les espèces, les plants ont été soumis à une période de dormance de quatre mois dans un réfrigérateur à 4 °C. Ensuite, les plants ont été mis en compétition dans une tourbe de type fen (*sedge peat*) qui a été récoltée à la tourbière industrielle de Fafard et Frères Ltée de Saint-Bonaventure dans les basses terres du Saint-Laurent. Ce substrat de croissance est représentatif du substrat d'un milieu naturel susceptible d'être envahi par le *S. cyperinus*. La tourbe a été répartie dans 128 tubes (sous-parcelles) de drain agricole pour contenir les plants en compétition. Les drains avaient un diamètre de 15 cm par 55 cm de hauteur et étaient enrobés d'une membrane textile pour le contrôle des racines. L'espace entre les tubes a été comblé avec du terreau commercial pour stabiliser les tubes expérimentaux et en faciliter le drainage. Ce substrat horticole contenait une charge fertilisante de deux semaines. Comme l'expérience s'est étalée sur cinq mois et que les bacs ont été inondés puis drainés à cinq reprises avant le début de l'expérience, il a été considéré que la charge fertilisante a eu un impact négligeable.

Chaque parcelle principale comprenait les deux traitements de régime hydrique dans deux bacs en plastique (60 cm de largeur X 100 cm de longueur X 70 cm de hauteur) contenant chacun les huit traitements de compétition :

- trois traitements témoins pour chaque espèce (un plant au centre du tube);
- trois traitements de **compétition intraspécifique** pour chaque espèce (quatre plants de la même espèce, équidistants dans le tube);
- deux traitements de **compétition interspécifique** (deux plants de *S. cyperinus* alternés avec deux plants de *Calamagrostis* ou de *Glyceria*).

Voici une représentation schématique du dispositif (Figure3-1) :



**Figure 3-1 : Schématisation d'une unité expérimentale.** Les régimes hydriques étaient en parcelles principales et les traitements de compétition étaient en sous-parcelles (huit par sous-parcelle). L'unité expérimentale était répétée huit fois.

Les niveaux d'eau ont été choisis pour représenter la différence entre les régimes hydriques d'une tourbière industrielle post-exploitation (fluctuant) et une tourbière restaurée ou naturelle (stable et près de la surface), voir section 1.1. Le niveau d'eau du régime hydrique représentant un écosystème stable a été établi à  $20 \pm 5$  cm sous la surface du substrat. Le régime hydrique représentant un écosystème fluctuant a été établi sur deux niveaux d'eau; le niveau haut à  $5 \pm 5$  cm au-dessus du substrat et le niveau bas à  $60 \pm 5$  cm au-dessous de la surface du substrat. Pour chaque cycle du traitement fluctuant (niveaux haut et bas), les niveaux d'eau des bacs ont été ajustés et maintenus pendant quatre semaines chacun. Au total, cinq cycles de quatre semaines ont eu lieu : trois cycles bas interrompus par deux cycles hauts. Compte tenu de la forte capacité de rétention d'eau de la tourbe, le substrat restait humide durant la période d'assèchement seul la surface s'asséchait complètement. L'eau utilisée pour arroser les bacs était de l'eau de pluie ayant un pH de  $5 \pm 0,2$ .

### 3.3.2. Récolte de la biomasse et suivi de croissance

Les biomasses aériennes et racinaires ont été prélevées séparément au terme de cinq mois de croissance en serre. Les tiges de chaque espèce ont été coupées au niveau du sol et

séchées à 45 °C dans des sacs de papier pendant trois jours ou jusqu'à la stabilisation de la masse. Pour les racines, seuls les traitements témoins et intraspécifiques ont été évalués pour chaque espèce en raison de la difficulté à traiter l'enchevêtrement des racines entre deux espèces différentes. Tout au long de l'expérience, deux mesures de croissance ont été prises aux quatre semaines (semaines 1, 4, 8, 12, 16 et 20), soit les hauteurs moyennes des plus hautes feuilles et le nombre de tiges de chaque plant. Pour le *S. cyperinus*, le diamètre de chaque touradon (motte végétale de certaines espèces graminoides formé par les racines de certaines plantes des milieux humides; Payette et Rochefort 2001) a aussi été mesuré.

### 3.3.3. Évaluation de l'intensité de la compétition

Afin d'évaluer l'intensité de la compétition, nous avons utilisé l'indice lnRR [*Log response ratio* =  $\ln \left( \frac{P_{\text{mix}}}{P_{\text{mono}}} \right)$ ], tiré de Cahill (1999) où P est la performance de la plante en monoculture ou compétition intraspécifique (mono) ou en compétition interspécifique (mix) exprimée grâce à la biomasse aérienne (g) produite par plant en poids sec séché à 40°C. Selon plusieurs auteurs, cet indice est très performant pour l'évaluation de l'intensité de compétition, car il est symétrique pour les interactions de facilitation et de compétition et il n'impose pas de limite sur l'intensité maximale possible (Weigelt et Joliffe 2003, Oksanen 2006).

Le témoin négatif n'a pas été utilisé pour évaluer l'intensité de la compétition, car il a été planté à une densité inférieure aux traitements de compétition (un plant par tube vs deux plants par tubes par espèce pour les autres traitements), affectant la compétition interspécifique par une compétition intraspécifique non présente pour le témoin.

### 3.3.4. Analyses statistiques

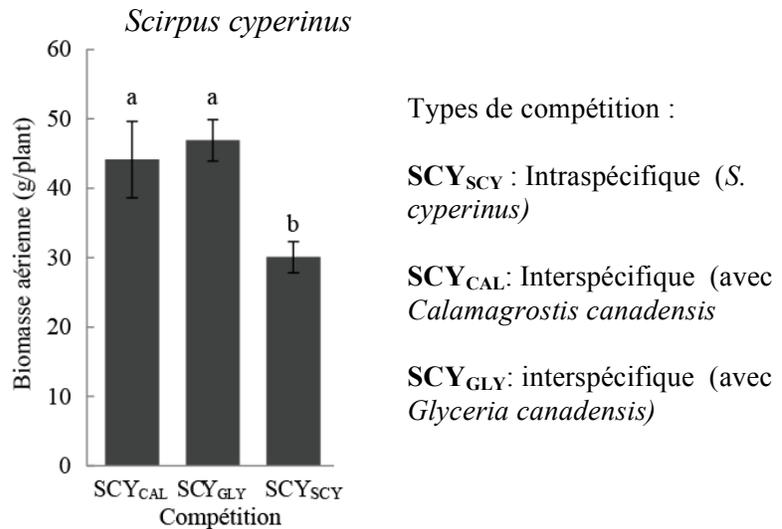
Pour la biomasse aérienne, chaque espèce a été analysée indépendamment en utilisant la procédure MIXED du logiciel SAS (Statistical system software 9.3, SAS Institute Inc., Cary, U.S.A ©2010). Le seuil significatif a été établi à  $p \leq 0,05$ . Les données ont été testées pour l'homogénéité de la variance et pour la normalité à l'aide de Glimmix. Lorsque nécessaire, elles ont été corrigées à l'aide d'une racine carrée. L'impact du régime hydrique et de la compétition de chacune des deux espèces de graminées sur le *S. cyperinus* suivi de

l'impact du *S. cyperinus* et du régime hydrique sur chacune des deux espèces cibles ont été évalués. Le plan en tiroirs décrit dans la section 3.3 a été analysé par une ANOVA à trois voies avec la procédure MIXED de SAS. Dans le cas d'un effet significatif, les différences entre les traitements ont été décomposées à l'aide de la procédure LSMEANS. En cas d'interaction entre deux facteurs, l'option SLICE a été utilisée pour cerner les différences entre chaque traitement.

### 3.4. Résultats

#### 3.4.1. Impact du régime hydrique sur la réponse compétitive du *Scirpus cyperinus*

La stabilisation du **régime hydrique** n'a pas diminué la production de biomasse aérienne du *S. cyperinus* ( $p=0,4586$ ). Le *S. cyperinus* a subi la compétition intraspécifique ( $SCY_{SCY}$ ) plus sévèrement que la compétition interspécifique ( $SCY_{CAL}$  et  $SCY_{GLY}$ ) pour la production de biomasse (effet de la compétition significatif à  $p<0,0001$ ; Figure 3-2). Les plants de *S. cyperinus* ont produit 32 % moins de biomasse en compétition intraspécifique ( $SCY_{SCY}$  :  $30,1 \pm 1,7$  g/plant) qu'en compétition avec le *Calamagrostis* ( $SCY_{CAL}$  :  $44,1 \pm 3,0$  g/plant,  $p<0,0001$ ) et 36 % moins qu'en compétition avec le *Glyceria* ( $SCY_{GLY}$  :  $46,9 \pm 2,3$  g/plant,  $p<0,0001$ ). Les deux traitements de compétition interspécifique étaient équivalents ( $p=0,2986$ ).



**Figure 3-2 : Production de biomasse aérienne par plant de *Scirpus cyperinus* sous trois traitements de compétition.** Le régime hydrique n'a pas d'incidence sur ce paramètre et n'est pas présenté. Erreur type (LS-means  $p < 0,05$ ).

Cependant, le régime hydrique a eu un impact sur certaines données morphologiques de croissance du *S. cyperinus*. Le **régime hydrique** fluctuant a favorisé une croissance du *S. cyperinus* en hauteur de 6 % supérieure à celle observée en régime hydrique stable (fluctuant :  $115,4 \pm 2,5$  cm vs stable :  $108,3 \pm 2,9$  cm;  $p = 0,0304$ ). La **compétition** a aussi eu un impact sur la croissance en hauteur des feuilles ( $p = 0,0239$ ). En compétition intraspécifique la croissance en hauteur du *S. cyperinus* (SCY<sub>SCY</sub> :  $107,8 \pm 2,4$ ) était équivalente à la compétition interspécifique avec le *Calamagrostis* (SCY<sub>CAL</sub> :  $113,1 \pm 3,6$  cm) et inférieure à la hauteur en compétition avec le *Glyceria* (SCY<sub>GLY</sub> :  $114,9 \pm 2,1$  cm) de 6% de plus. Les deux traitements interspécifiques ont donné des résultats équivalents. Il n'y a pas eu d'interaction entre le régime hydrique et la compétitivité du *S. cyperinus* pour les données morphologiques ( $p = 0,8375$ ; Annexe A, Tableaux A-2 et A-3).

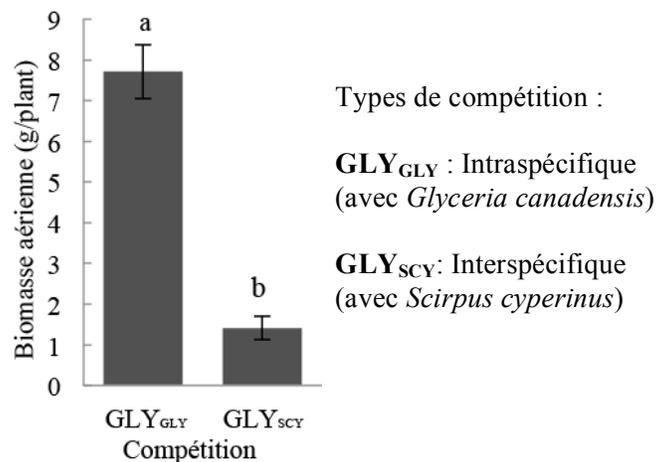
Le régime hydrique n'a pas eu d'influence sur la production de tiges par plant. L'impact de la compétition intraspécifique sur la production de tiges s'est avéré plus fort que celui des deux traitements de compétition interspécifique. Le *S. cyperinus* a produit 31 % plus de tiges en compétition avec le *Glyceria* et 21 % plus de tiges en compétition avec le *Calamagrostis* qu'en compétition intraspécifique.

Pour la circonférence des touradons, le régime hydrique n'a pas eu d'influence ( $p = 0,1073$ ). La compétition, a par contre affecté la croissance ( $p < 0,0001$ ). Ici encore, la compétition

interspécifique a stimulé une plus grande croissance du diamètre des touradons qu'en compétition intraspécifique ( $p < 0,0001$ ).

### 3.4.2. Impact du régime hydrique sur l'effet compétitif du *Scirpus cyperinus*

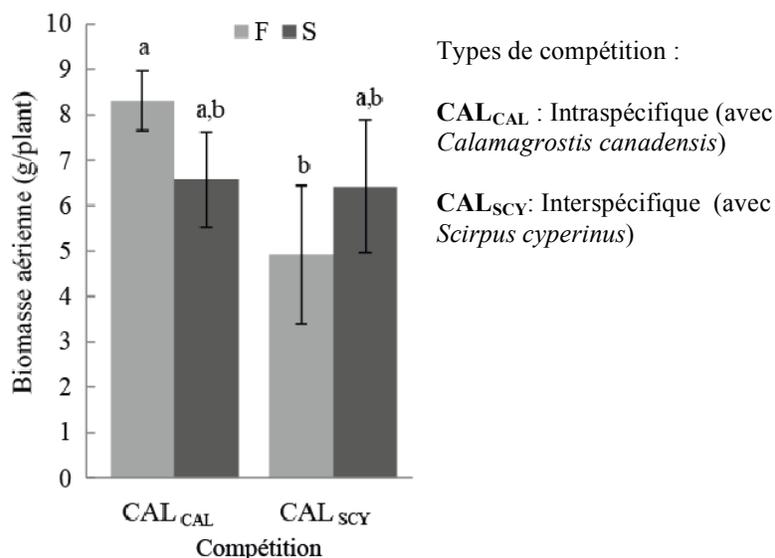
Le régime hydrique n'a pas eu d'influence sur la hauteur des feuilles ou la production de tiges chez le *Calamagrostis* (respectivement  $p = 0,3267$  et  $p = 0,9260$ ). On observe cependant une interaction entre le régime hydrique et le traitement de compétition pour la production de biomasse du *Calamagrostis* ( $p = 0,0463$ ). Pour le *Glyceria*, le régime hydrique n'a pas eu d'effet sur la production de biomasse ( $p = 0,0716$ ). Par contre, il a eu un impact significatif sur la hauteur des feuilles du *Glyceria* ( $p = 0,0059$ ) et sur sa production de tiges ( $p = 0,0076$ ). En compétition avec le *S. cyperinus*, le *Glyceria* produit des feuilles moins hautes (GLY<sub>SCY</sub>  $54,9 \pm 6,4$  cm vs GLY<sub>GLY</sub>  $85,8 \pm 4,1$  cm) et une biomasse presque nulle (GLY<sub>SCY</sub> :  $1,4 \pm 0,4$  g vs GLY<sub>GLY</sub> :  $7,7 \pm 0,9$  g; Figure 3-3).



**Figure 3-3 : Production de biomasse aérienne (g/plant) du *Glyceria canadensis* en compétition intraspécifique et interspécifique avec le *Scirpus cyperinus*.** Le régime hydrique n'a pas d'incidence sur ce paramètre et n'est pas présenté. Erreur type (LS-means  $p < 0,05$ ).

À l'inverse, le *Calamagrostis* est beaucoup moins affecté par la présence du *S. cyperinus*. Aucune différence significative n'est décelée dans la hauteur de ses feuilles ( $p = 0,3615$ ; CAL<sub>SCY</sub> :  $67,9 \pm 3,7$  cm vs CAL<sub>CAL</sub> :  $70,1 \pm 3,6$  cm). Par contre, les plants en compétition interspécifique produisent moins de tiges (CAL<sub>SCY</sub> :  $21,9 \pm 2,8$  tiges vs CAL<sub>CAL</sub> :  $30,3 \pm 4,6$  tiges,  $p = 0,0070$ ) qu'en compétition intraspécifique.

La production de biomasse aérienne du *Calamagrostis* est influencée par le régime hydrique en interaction avec le traitement de compétition. En régime hydrique stable, le *Calamagrostis* produit autant de biomasse, peu importe le type de compétition (intra ou interspécifique), alors qu'en régime hydrique fluctuant, il produit moins de biomasse en compétition interspécifique avec le *S. cyperinus* (voir Figure 3-4).



**Figure 3-4 : Interaction entre le régime hydrique et le traitement de compétition pour la production de biomasse aérienne (g/plants) du *Calamagrostis canadensis*.** Erreur type (LS-means  $p < 0,05$ ). F = Fluctuant, S = Stable

### 3.4.3. Évaluation de l'intensité de la compétition

L'intensité de compétition d'une espèce avec une autre est illustrée à l'aide de l'indice du *log-response ratio* (lnRR) pour chaque espèce (Tableau 3-1). Plus les valeurs du lnRR sont négatives, plus la compétition avec l'autre espèce est forte (Gomez-Aparicio 2009), et ce, pour une même densité de plantation. Lorsque le régime hydrique est influent dans la production de biomasse (comme chez le *Calamagrostis*), l'indice de compétition est calculé pour les deux traitements hydriques séparément. Avec un indice de compétition positif de  $0,43 \pm 0,16$  en compétition avec le *Glyceria* (SCY<sub>GLY</sub>) et de  $0,37 \pm 0,18$  avec le *Calamagrostis* (SCY<sub>CAL</sub>), le *S. cyperinus* tire avantage de la compétition interspécifique par rapport à la compétition intraspécifique. À l'inverse, le *Glyceria* est très affecté par la compétition interspécifique (lnRR GLY<sub>SCY</sub> :  $-1,73 \pm 0,37$ ) avec un indice très négatif. Le

*Calamagrostis* est beaucoup moins affecté par la compétition interspécifique en régime hydrique stable ( $\ln RR_{CAL_{SCY}} = -0,02 \pm 0,35$ ) que fluctuant ( $\ln RR_{CAL_{SCY}} : -0,052 \pm 0,35$ ). Il y a donc une interaction entre le régime hydrique et la compétitivité du *Calamagrostis* qu'on n'observe pas pour les autres espèces.

**Tableau 3-1 : Indices de compétition calculés selon l'indice  $\ln RR$**

Interaction compétitive du <i>S. cyperinus</i> <sup>2</sup>	Espèces cible	Compétiteur/régime hydrique <sup>3</sup>	$\ln RR$	Erreur type
Competitive response	<i>Scirpus cyperinus</i>	<i>Glyceria canadensis</i>	0,43	± 0,16
Competitive response	<i>Scirpus cyperinus</i>	<i>Calamagrostis canadensis</i>	0,37	± 0,18
Competitive effect	<i>Glyceria canadensis</i>	<i>Scirpus cyperinus</i>	-1,73	± 0,37
Competitive effect	<i>Calamagrostis canadensis</i>	<i>Scirpus cyperinus</i> / Stable	-0,02	± 0,38
Competitive effect	<i>Calamagrostis canadensis</i>	<i>Scirpus cyperinus</i> / Fluctuant	-0,52	± 0,39

Il est à noter qu'on ne peut pas parler de facilitation dans le cas d'un indice positif, car nous n'avons pas les données pour deux plants seuls qui auraient mesuré la performance du *S. cyperinus* en absence de compétition. Seule une comparaison entre la compétition intra et interspécifique peut être faite.

#### 3.4.4. Croissance du *Scirpus cyperinus*, du *Glyceria canadensis* et du *Calamagrostis canadensis* dans le temps

Des mesures répétées ont permis d'évaluer la croissance des plantes aux quatre semaines pendant l'expérience. Le *Glyceria* était le plus petit au départ ( $9,8 \pm 1,2$  cm) et l'est resté, alors que le *S. cyperinus* ( $12,6 \pm 1,2$  cm) et le *Calamagrostis* ( $17,3 \pm 2,0$  cm) étaient plus grands au départ. Dès la quatrième semaine de croissance, le *S. cyperinus* a rattrapé en hauteur le *Calamagrostis* et l'a dépassé pour les 16 semaines de croissance restantes (*Glyceria* :  $31,1 \pm 3,3$  cm, *S. cyperinus* :  $44,0 \pm 2,2$  cm et *Calamagrostis* :  $49,8 \pm 3,1$  cm). À

<sup>2</sup> Sensus Goldberg (1990)

<sup>3</sup> Le régime hydrique a une influence en interaction avec la compétitivité du *Calamagrostis canadensis* uniquement.

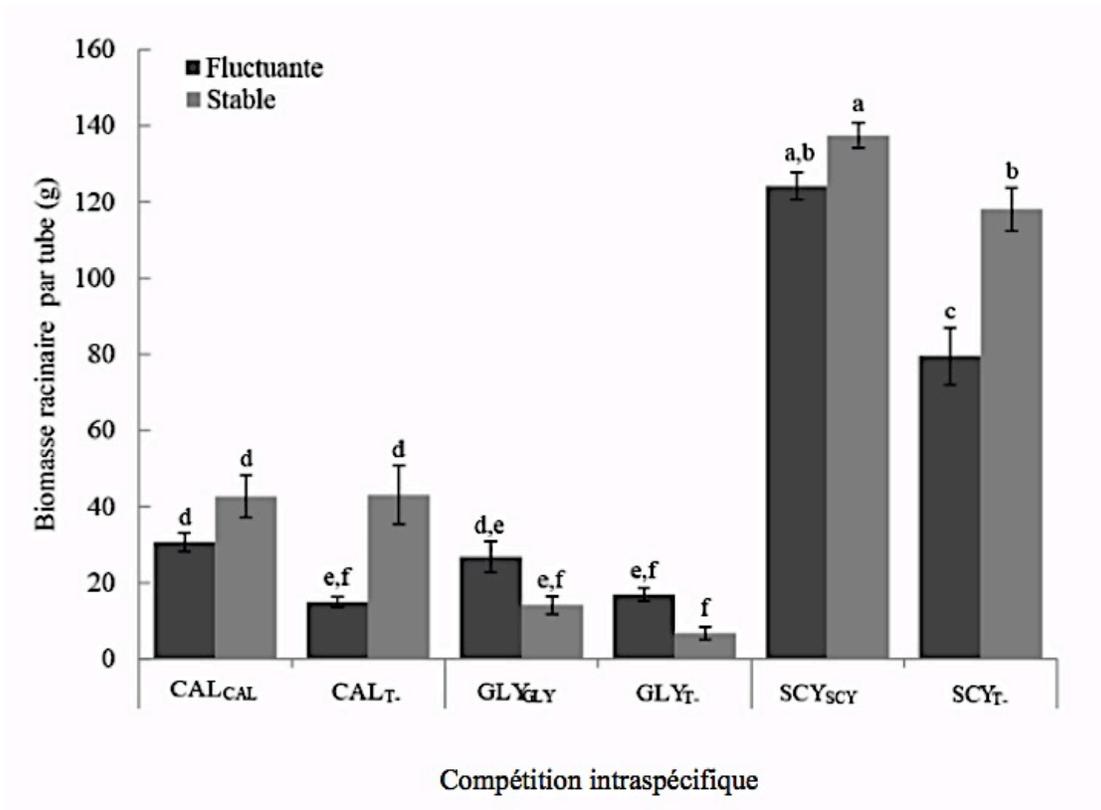
la fin de l'expérience, le *S. cyperinus* dépassait statistiquement toutes les autres plantes pour tous les traitements (il mesurait entre  $105,1 \pm 3,3$  cm et  $119,5 \pm 4,8$  cm selon les traitements, alors que le *Calamagrostis* mesurait en moyenne  $69,4 \pm 5,1$  cm et le *Glyceria* entre  $46,8 \pm 8,6$  cm et  $89,4 \pm 3,2$  cm selon le traitement; voir sections 3.4.1 et 3.4.2 pour plus de détails sur l'influence du régime hydrique et de la compétition).

#### 3.4.5. Impact du régime hydrique sur la production de biomasse racinaire

L'effet de la compétition sur la production de biomasse racinaire n'a pas été évalué, car il a été impossible de séparer les racines des différentes espèces en compétition sans occasionner beaucoup de pertes de biomasse. Ce sont uniquement les racines des traitements en monoculture, soit les témoins ( $SCY_T$ ,  $CAL_T$  et  $GLY_T$ ) et les traitements en compétition intraspécifique ( $SCY_{SCY}$ ,  $CAL_{CAL}$  et  $GLY_{GLY}$ ) qui ont été nettoyées, séchées et pesées et qui ont servi à évaluer l'impact de la densité en interaction avec le régime hydrique sur la production de biomasse (voir tableau A-6 de l'annexe A).

Chez le *S. cyperinus* et le *Calamagrostis*, la stabilisation du régime hydrique a augmenté la production de biomasse racinaire ( $SCY_T$  fluctuant:  $79,5 \pm 7,5$  g vs stable  $118,1 \pm 5,7$  g et, pour  $SCY_{SCY}$  fluctuant,  $124,2 \pm 3,6$  g vs stable  $137,4 \pm 3,3$  g). Cet effet était détectable chez le témoin seulement (Figure 3-5 et Tableau A-6 de l'Annexe A).

À l'inverse des deux autres espèces, le *Glyceria* a réagi par une diminution de la biomasse produite en régime hydrique stable et on a observé la même tendance pour la biomasse aérienne bien qu'elle n'était pas significative ( $p=0,0716$ ). L'effet est plus prononcé pour le témoin.



**Figure 3-5 : Influence du régime hydrique sur la production de biomasse racinaire (g/tube) du *Scirpus cyperinus*, du *Calamagrostis canadensis* et du *Glyceria canadensis* en fonction de la densité. Erreur type (LS-means  $p < 0,05$ ).**

#### 3.4.6. Taux de survie des plants

Chez les trois espèces, peu importe le régime hydrique, le taux de survie des plants témoins et en monoculture était de 100 % après une saison de croissance de cinq mois. Le *Glyceria* a affiché un taux de survie de 81,3 % lorsqu'en compétition avec le *S. cyperinus*. Les taux de survie du *Calamagrostis* et du *S. cyperinus* n'ont pas été affectés lorsqu'ils étaient en compétition, ils étaient de 100 %. Les pertes ont donc été minimales et seul le *Glyceria* en compétition avec le *S. cyperinus* a connu de la mortalité.

## 3.5. Discussion

### 3.5.1. Impact du régime hydrique sur la compétition

Le régime hydrique propre à un écosystème a une influence sur la composition de la communauté végétale qui s'y développe (Coops *et al.* 1996, Blom 1999, Davis *et al.* 2009). Il s'agit d'un facteur de stress imposé aux plantes pour lesquelles toutes les espèces n'ont pas les mêmes adaptations. La « *stress gradient hypothesis* » prédit que la diminution des stress abiotiques dans un milieu laisse place à plus de compétition dans les interactions entre les plantes (Maestre *et al.* 2009). Cette expérience a testé l'hypothèse qu'en stabilisant le régime hydrique de façon à le maintenir à 20 cm sous la surface du sol, les espèces implantées parmi le *S. cyperinus* seraient plus compétitives et occuperaient plus d'espace aux dépens du *S. cyperinus*. Notre dispositif expérimental en serre a révélé que l'intensité de compétition du *S. cyperinus* n'était pas influencée par le régime hydrique pendant une saison de croissance de cinq mois. Chez les espèces cibles de restauration, la performance compétitive du *Calamagrostis* a effectivement varié en fonction du régime hydrique, alors que ce n'était pas le cas pour le *Glyceria*. Les trois espèces de milieux humides ont réagi différemment, essayons de comprendre pourquoi.

Certaines espèces sont adaptées aux fluctuations hydrologiques. On a observé un impact significatif du régime hydrique sur la hauteur des feuilles du *S. cyperinus* et du *Glyceria*, qui étaient plus hautes en condition de régime hydrique fluctuant (*S. cyperinus* :  $p=0,0304$  et *Glyceria* :  $p=0,0059$ ), alors que le *Calamagrostis* n'était pas influencé par ce facteur (Annexe A, Tableaux A-2 et A-5). Blom (1999) a démontré que l'élongation des tiges des plantes de milieux humides en condition d'inondation est une réponse adaptative au manque d'oxygène provoquée par la submersion prolongée et qu'elle est régulée par l'interaction entre l'accumulation d'éthylène dans les tissus et certaines hormones de croissance. Un exemple qui fut démontré dans le cas du *Scirpus mucronatus* (Lee *et al.* 1996). Le *S. cyperinus* et le *Glyceria* montrent donc une adaptation aux régimes hydriques fluctuants que ne semble pas avoir le *Calamagrostis*. La base de données USDA (2015) décrit le *Calamagrostis* comme une plante adaptée aux milieux humides saturés mais tolérante uniquement à de courtes périodes d'inondation. Le *Calamagrostis* serait donc mieux adapté au régime hydrique stable et sous le niveau du sol.

D'autres données permettent d'appuyer ce constat. D'abord, le *Glyceria* est une plante de milieux humides obligée (OBL; USDA 2015) poussant naturellement dans des sols détrempés. En Colombie-Britannique, le *Glyceria* est considéré comme une plante envahissante des cultures de canneberge (Zika 2003), un milieu où le régime hydrique est très fluctuant. Au Québec, le *S. cyperinus* commence aussi à inquiéter les producteurs de canneberges qui perdent le contrôle de leur nappe phréatique (Sam Chauvette CETAQ, communication personnelle), car il envahit alors les champs. Le *S. cyperinus* est aussi considéré par les botanistes comme une espèce « stress tolerant », donc adaptée à un large spectre de conditions environnementales. Le régime hydrique permet donc de favoriser ou de défavoriser une espèce, mais une connaissance approfondie des zones de tolérance dans différents contextes est nécessaire pour utiliser ce facteur d'interaction végétale.

### 3.5.2. Réponse compétitive et effet compétitif du *Scirpus cyperinus*

La compétitivité d'une plante s'exprime à l'aide de deux composantes : la « réponse compétitive » et « l'effet compétitif » selon Goldberg (1990). La première définit l'impact d'un compétiteur sur la plante étudiée (ici, la production de biomasse aérienne du *S. cyperinus*) et la seconde l'impact de la plante sur le milieu. Cet impact peut être représenté par le calcul de la modification de la disponibilité d'une ressource, comme un élément chimique, l'eau ou la lumière, mais aussi sur la variation de la production de biomasse d'une autre espèce (*Calamagrostis* et *Glyceria* ici). Dans cette étude, la réponse compétitive du *S. cyperinus* exprimée avec le « log response ratio » (lnRR) en terme d'intensité de compétition, est très forte en présence des autres espèces. Le *S. cyperinus* n'est pas affecté par la présence du *Calamagrostis* et *Glyceria*. Aussi, il a un effet compétitif fort sur le *Glyceria* : il inhibe le développement et limite la production de biomasse de ce dernier à quelques grammes en compétition. Par contre, l'effet compétitif du *S. cyperinus* est variable sur le *Calamagrostis*, absent en condition de régime hydrique stable, mais présent en condition de régime hydrique fluctuant (voir Tableau 3-1).

Dans une étude sur la compétitivité, lorsqu'implanté dans un tapis de graminées établi depuis deux ans où le régime hydrique est constant, le *S. cyperinus* a montré une réponse compétitive inférieure au *Calamagrostis* (Keddy *et al.* 1998). Ces résultats sont cohérents avec l'observation qu'en nature, le *S. cyperinus* n'est pas dominant et ne représente que de

0 à 5 % de la biodiversité des fens. Soulignons que le manque d'homogénéité dans les résultats d'expériences de compétition est souvent dû à l'ampleur des protocoles expérimentaux et aux compromis que les chercheurs doivent faire entre le nombre d'espèces et les environnements à étudier (Keddy *et al.* 1994). L'étude de la compétition doit donc être faite à plusieurs stades de vie des plantes et dans les différents milieux où elles peuvent se retrouver si l'on veut bien cerner ses enjeux (Keddy *et al.* 1998).

### 3.5.3. Facteurs influençant la compétitivité du *Scirpus cyperinus*

Plusieurs auteurs ont suggéré que la compétition intraspécifique est plus forte que la compétition interspécifique, car les individus d'une même espèce utilisent les mêmes ressources (Tilman 1982, Fowley 1986, Spitters *et al.* 1989). Cette affirmation n'est pas toujours vraie (Goldberg et Barton 1992). Ici, cette hypothèse a été confirmée pour le *S. cyperinus* par sa production de biomasse par plant inférieure en compétition intraspécifique, mais elle a été infirmée pour le *Glyceria* et le *Calamagrostis*. Une explication à cela est l'adaptation particulière du *S. cyperinus* aux conditions du milieu. Le *S. cyperinus*, au stade de jeune plant, connaît une croissance plus rapide que les deux autres espèces (voir section 3.4.4). Dès la quatrième semaine, le *S. cyperinus* a pu profiter de ressources supplémentaires, comme la lumière, et a probablement limité l'accès à cette ressource pour les autres espèces. Nous pouvons étendre l'observation au système racinaire qui était nettement plus développé pour le *S. cyperinus* que pour les deux autres espèces à la fin de l'expérience (Figure 3-5). La croissance rapide du *S. cyperinus*, tant pour la hauteur, la biomasse aérienne et la biomasse racinaire, apparaît comme un net avantage pour occuper l'espace.

Un effet direct des périodes d'inondation pour les plantes soulevé par Blom (1999) est la réduction de la production de biomasse. Dans cette expérience, le *S. cyperinus* et le *Calamagrostis* ont effectivement montré une biomasse racinaire inférieure en condition de régime hydrique fluctuant. En ce qui a trait à l'effet du régime hydrique sur la biomasse aérienne, l'impact d'un niveau d'eau haut et stable a suivi la même tendance que sur la biomasse racinaire, mais n'était pas significatif. En compétition intra et interspécifique, qui sont deux traitements de forte densité (quatre plants par tube), la compétition pourrait masquer l'effet du régime hydrique sur la croissance des plantes. Le *Glyceria* a adopté un

comportement inverse aux deux espèces précédentes, il a montré une biomasse racinaire supérieure en condition de régime hydrique fluctuant et la même tendance a été observée pour la biomasse aérienne sans qu'elle n'ait été significative. Cependant, cette adaptation au régime hydrique fluctuant n'améliore pas la compétitivité du *Glyceria*. Ceci peut s'expliquer par sa petite taille et son mode de croissance plus éparse que les deux autres espèces. Une autre explication serait que le *Glyceria* est mieux adapté au régime hydrique haut et qu'il ait profité des périodes d'inondation pour croître.

#### 3.5.4. Conclusion

Cette expérimentation met en évidence le caractère compétitif du *S. cyperinus*. À une même densité, il performe mieux en présence d'autres espèces. Dans tous les cas, il produit une grande quantité de biomasse. À noter qu'ici, le terme compétitif fait référence à la capacité du *S. cyperinus* à occasionner une perte de biomasse chez une autre espèce et, inversement, à n'être pas affecté par la présence d'une autre espèce dans sa production de biomasse. Le *S. cyperinus* est intéressant du point de vue de la restauration des tourbières; l'accumulation de biomasse est la fonction écologique ciblée pour la restauration de ces milieux et le *S. cyperinus* produit quatre fois plus de biomasse que les deux autres espèces, peu importe les conditions de compétition et de régime hydrique. Le *Calamagrostis* est une espèce qui démontre un potentiel à être introduit parmi le *S. cyperinus* pour ajouter de la biodiversité, car il est peu ou pas affecté par sa présence. Par contre, le *Glyceria* est à éviter dans ces conditions, car sa croissance est inhibée en présence du *S. cyperinus* : il ne semble pas être en mesure de s'implanter.

De plus, la stabilisation du régime hydrique a eu un effet uniquement sur le *Calamagrostis* et sur le système racinaire de toutes les espèces à faible densité. Il serait intéressant de reproduire l'expérience dans une tourbière en restauration et d'évaluer l'impact de la stabilisation du régime hydrique sur la compétitivité des plantes sur un horizon de deux ans et plus. Il est probable que l'effet soit plus important à long terme que pendant une seule saison de croissance. Pour terminer, l'impact sur la floraison et la production de semences, soit les deux autres facteurs pouvant être affectés par les fluctuations du régime hydrique selon Blom (1999), n'ont pas pu être évalués sur une si courte période. Ceux-ci peuvent influencer la survie et l'étalement des espèces dans l'espace.

Aucune des deux espèces cibles de graminées ne semble pouvoir limiter la croissance du *S. cyperinus*. Toutefois, l'introduction d'une espèce cible qui survit et croît normalement en sa présence, tel le *Calamagrostis*, augmente la biodiversité du milieu, un résultat intéressant en restauration des tourbières selon le but choisi, tout en conservant le potentiel de production de biomasse du *S. cyperinus*.

## Chapitre 4. Conclusion générale

Le but de cette étude est de mieux cerner la nature compétitive du *S. cyperinus* et d'évaluer la possibilité de son intégration dans un contexte de restauration.

Les résultats des deux expériences confirment la nature vigoureuse du *Scirpus cyperinus*. L'écologie de cette espèce selon la littérature scientifique et ses compétences en compétitions sous plusieurs régimes hydriques montrent que le *S. cyperinus* est adapté pour occuper l'espace dans les conditions des tourbières en attente de restauration et même lorsque le régime hydrique de référence est restauré. Le *S. cyperinus* possède des caractéristiques d'espèces adventices: production de milliers de petites semences colonisant l'espace par anémochorie et une adaptation aux milieux perturbés. Il profite des conditions présentes sur les tourbières en attente de réaménagement pour s'implanter massivement; une tourbe nue facile à coloniser, un plein accès à la lumière et un régime hydrique de forte amplitude limitant la croissance d'autres espèces. Une fois implanté, le *S. cyperinus* se développe rapidement, déployant une grande quantité de biomasse limitant les possibilités de colonisation des autres espèces.

La restauration du régime hydrique ne peut donc être la seule intervention à la fin de l'exploitation de la tourbe.

Les interactions compétitives varient beaucoup au cours des étapes de la vie d'une plante. L'expérience de germination montre que le contrôle du *S. cyperinus* est plus facile à ce stade. Sans en empêcher l'implantation, le contrôle du *S. cyperinus* limite le nombre d'individus pouvant se développer et favorise la présence d'autres espèces cibles comme les carex et les sphaignes. L'expérience de germination montre aussi qu'il est possible de moduler les interventions selon les caractéristiques du site (p. ex. : le substrat végétal de

restauration peut être choisi en fonction des particularités hydriques du site). En effet, sur un site dont le régime hydrique est stable près de la surface du sol tourbeux, un couvert végétal de sphaigne serait à privilégier, alors qu'un site à risques réguliers d'assèchement sera mieux restauré à l'aide de plants d'espèces herbacées produits en serre et ayant déjà une système racinaire développé car au stade de plantule, le régime hydrique a un impact sur l'implantation du *S. cyperinus*.

Dans la seconde expérience, l'intensité de compétition entre le *S. cyperinus*, le *Calamagrostis* et le *Glyceria* n'est pas influencée par la stabilisation du régime hydrique. Le *Glyceria*, dès qu'il y a présence de *S. cyperinus*, n'arrive pas à se développer. Quant au *Calamagrostis*, il se maintient uniquement en condition hydrique stable. Peu importe les conditions, aucune des deux espèces n'a d'influence sur le développement du *S. cyperinus*. Ceci suggère qu'il est difficile d'intégrer de nouvelles espèces dans une colonie de *S. cyperinus* déjà établie.

Il est donc recommandé, suite à ces expériences, de commencer la restauration des tourbières avant l'établissement du *S. cyperinus*, c'est-à-dire dès l'arrêt des travaux d'extraction. Des interventions rapides en terme d'ensemencement, de plantation et de restauration hydrologique du milieu auront l'avantage d'orienter plus rapidement et plus aisément la tourbière vers la cible de restauration que des interventions sur un milieu déjà envahi par le *S. cyperinus*. Les substrats de sphaigne et de plants d'espèces de fen sont les plus prometteurs, mais d'autres expériences devraient être conduites avec les semences d'espèces de fen.



## Bibliographie

- Aronson, M.F.J., Galatowitsch, S., 2008. Long-term vegetation development of restored prairie pothole wetlands. *Wetlands* 28, 883–895.
- Arsenault, M., Mittlehauser, G.H., Cameron, D., 2013. *Sedges of Maine: A field guide to Cyperaceae*. The University of Maine Press, Orono, Maine.
- Baker, H.G., 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. P. 147-172 *in* Conference: The genetics of colonizing species. Baker, H.G., Stebbins, G.L. (éd.), Academic Press, New York.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany* 75, 286–305.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2001. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier, San Diego. 667 p.
- Bazzaz, F., 1990. Plant-plant interactions in successional environments. P. 239-263 *in* Perspectives on plant competition. Grace, J.D., Tilman, D. (éd.). Elsevier. Academic Press, San Diego. 484 p.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Wiley-Blackwell. 752 p.
- Bertness, M. & Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-193.
- Bleasdale, J.K.A., Nelder, J.A., 1960. Plant population and crop yield. *Nature* 188, 342–342.
- Blom, C.W.P.M., 1999. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biology* 1, 261–273.
- Bourgeois, B. Hugron, S. Poulin, M., 2012. Establishing a moss cover inhibits the germination of *Typha latifolia*, an invasive species, in restored peatlands. *Aquatic Botany* 100, 76-79
- Bradshaw, A., 2000. The use of natural processes in reclamation – advantages and difficulties. *Landscape and Urban Planning* 51, 89–100.
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P., Desmet, P., 2010. VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada. [<http://data.canadensys.net/vascan/>]. Consultée le 6 janvier 2015.
- Budelsky, R.A., Galatowitsch, S.M., 1999. Effects of moisture, temperature, and time on seed germination of five wetland Carices: implications for restoration. *Restoration Ecology* 7, 86–97.
- Budelsky, R.A., Galatowitsch, S.M., 2000. Effects of water regime and competition on the establishment of a native sedge in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology* 37, 971–985.
- Byun, C., de Blois, S., Brisson, J., 2013. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *Journal of Ecology* 101, 128–139.
- Cahill, J.F., Jr., 1999. Fertilization effects on interactions between above and belowground competition in an old field. *Ecology* 80, 466–480.

- 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, 78–91.
- Canada Committee on Ecological (Biophysical) Land Classification National Wetlands Working, 1997. The Canadian wetland classification system (CWCS). Wetlands Research Branch, University of Waterloo. 68 p.
- Casanova, M.T., Brock, M.A., 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147, 237–250.
- Catford, J.A., Jansson, R., Nilsson, C., 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15, 22–40.
- Clements, F.E., Weaver, J.E., Hanson, H.C., 1929. *Plant competition: an analysis of community functions*. Publication No 398. Carnegie Institution of Washington. 340 p.
- Clymo, R.S., 1970. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *Journal of Ecology* 58, 13–49.
- Cobbaert, D., 2003. Restoration of a fen plant community after peat mining. Mémoire de M.Sc., Université Laval, Québec. 111 p.
- Cobbaert, D., Rochefort, L., Price, J.S., 2004. Experimental restoration of a fen plant community after peat mining. *Applied Vegetation Science* 7, 209–220.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122, 661–696.
- Connell, J.H., Slatyer J.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111, 1119-1144.
- 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, 103-111.
- Coops, H., van den Brink, F.W.B., van der Velde, G., 1996. Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient. *Aquatic Botany* 54, 11–24.
- Damman, A.W.H., 1979. Geographic patterns in peatland development in eastern North America. P. 42–57 in *Proceedings of the international symposium on classification of peat and peatlands*, Hyytiälä, Finland, 17-21 September, 1979. Kivenin, E., Heikurainen, L., Pakarinen, P. (éd.), International Peat Society, Helsinki, Finlande.
- Darwin, C., 1859 (2008). *L'origine des espèces*. Flammarion, Paris. 619 p.
- Davis, C.A., Bidwell, J.R., Hickman, K.R., 2009. Effects of hydrological regimes on competitive interactions of *Schoenoplectus fluviatilis* and two co-occurring wetland plants. *Aquatic Botany* 91, 267–272.
- Desrochers, A., Rochefort, L., Savard, J.-P.L., 1998. Avian recolonization of eastern Canadian bogs after peat mining. *Can. J. Zool.* 76, 989–997.
- Dignard, N., 2013. *Projet d'agrandissement du parc national de la Pointe-Taillon-Inventaire floristique des nouveaux territoires*. Rapport technique non publié, Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Herbier du Québec, Québec. 27 p.

- Elton, C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. University of Chicago Press, Chicago. 196 p.
- Fédération Interdisciplinaire de l'Horticulture Ornementale du Québec (FIHOQ). 2015. Répertoire des végétaux recommandés pour la végétalisation de bandes riveraines du Québec. En ligne: <http://www.fihq.qc.ca/medias/D1.1.5B-1.pdf> (Consulté en septembre 2015)
- Fraser H. L, Keddy P., J.F.J., 1997. The role of experimental microcosms in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 478–481.
- Fowler, N., 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 89–110.
- Galatowitsch, S.M., Anderson, N.O., Ascher, P.D., 1999. Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands* 19, 733–755.
- Gardner, R.H., Engelhardt, K.A.M., 2008. Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 211–228.
- Geist, C., Galatowitsch, S.M., 1999. Reciprocal model for meeting ecological and human needs in restoration projects. *Conservation Biology* 13, 970–979.
- Glatzel, S., Basiliko N., Moore, T., 2004. Carbon dioxide and methane production potentials of peats from natural, harvested and restored sites, eastern Québec, Canada. *Wetlands* 24, 261–267.
- Goetz, J., 2014. Water dynamics and productivity of *Tomenthypnum* and *Sphagnum* mosses: Understanding the role of moss morphology on desiccation tolerance. P. 49 in 20<sup>th</sup> PERG's Symposium / 20<sup>e</sup> colloque du GRET – Symposium on responsible management of peatlands: Involvement of the industrial sector Schedule and abstracts / Programme et résumés. Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval, Québec.
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. P. 27–49 in *Perspectives on plant competition*. Grace, J.D., Tilman, D. (éd.). Academic Press, San Diego. 484 p.
- Goldberg, D.E., Barton, A.M., 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *The American Naturalist* 139, 771–801.
- Goldberg, D.E., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L., Dyer, A.R., 2001. Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs* 71, 423–446.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97, 1202–1214.
- González, E., Rochefort, L., 2014. Drivers of success in 53 cutover bogs restored by a moss layer transfer technique. *Ecological Engineering* 68, 279–290.
- Grace, J.D., 1990. On the relationship between plant traits and competitive. P. 51–65 in *Perspectives on plant competition*. Grace, J.D., Tilman, D. (éd.). Academic Press, San Diego. 484 p.
- Graf, M.D., 2008. Restoring fen plant communities on cutaway peatlands of North America. Thèse de Ph.D., Université Laval, Québec. 167 p.
- Graf, M.D., Rochefort, L., 2008. Techniques for restoring fen vegetation on cut-away peatlands in North America. *Applied Vegetation Science* 11, 521–528.

- Graf, M.D., Rochefort, L., Poulin, M., 2008. Spontaneous revegetation of cutaway peatlands of North America. *Wetlands* 28, 28–39.
- Graf, M., Bérubé, V., Rochefort, L., 2012. Restoration of peatlands after peat extraction. P. 259–280 *in* Restoration and reclamation of boreal ecosystems. Vitt, D.H., Bhatti, J.S. (éd.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194.
- Grime, J.P., 1979. Competition and the struggle for existence. P. 123–139 *in* Population Dynamics. 20<sup>th</sup> Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publication, London. 434 p.
- Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P., Dítě, D., 2006. Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8, 97–114.
- Johnson, K.G., Allen, M.S., Havens, K.E., 2007. A review of littoral vegetation, fisheries, and wildlife responses to hydrologic variation at lake Okeechobee. *Wetlands* 27, 110–126.
- Joosten, H., Clarke, D., 2002. Wise use of mires and peatlands. International mire conservation group and International Peat Society, Saarijärvi, Finland, 304 p.
- Kadlec, J.A., 1958. An analysis of a woolgrass (*Scirpus cyperinus*) community in Wisconsin. *Ecology* 39, 327–332.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164.
- Keddy, P.A., Twolan-Strutt, L., Wisheu, I.C., 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82, 635–643.
- Keddy, P., Fraser, L.H., Wisheu, I.C., 1998. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science* 9, 777–786.
- Kettenring, K.M., Adams, C.R., 2011. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 48, 970–979.
- Kettenring, K.M., Galatowitsch, S.M., 2007a. Tools for *Carex* revegetation in freshwater wetlands: understanding dormancy loss and germination temperature requirements. *Plant Ecology* 193, 157–169.
- Kettenring, K.M., Galatowitsch, S.M., 2007b. Temperature requirements for dormancy break and seed germination vary greatly among 14 wetland *Carex* species. *Aquatic Botany* 87, 209–220.
- Kettenring, K.M., Galatowitsch, S.M., 2011. *Carex* seedling emergence in restored and natural prairie. *Wetlands* 31, 273–281.
- Kettenring, K.M., Gardner, G., Galatowitsch, S.M., 2006. Effect of light on seed germination of eight wetland *Carex* species. *Annals of Botany* 98, 869–874.
- Kotowski, W., Andel, J. van, Diggelen, R. van, Hogendorf, J., 2001. Responses of fen plant species to groundwater level and light intensity. *Plant Ecology* 155, 147–156.
- Kotowski, W., van Diggelen, R., Rapson, G.L., 2004. Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science* 15, 583–594.

- Kuhry, P., Nicholson, B.J., Gignac, L.D., Vitt, D.H., Bayley, S.E. 1993. Development of *Sphagnum*-dominated peatlands in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany* 71, 10-22
- Lamb, E.G., Cahill, J.F.J., 2008. When competition does not matter: grassland diversity and community composition. *The American Naturalist* 171, 777–787.
- Lee, T.M., Shieh, Y.J., Chou, C.H., 1996. Abscisic acid inhibits shoot elongation of *Scirpus mucronatus*. *Physiologia Plantarum* 97, 1–4.
- Lindig-Cisneros, R. & Zedler, J., 2001. Effect of light on seed germination in *Phalaris arundinacea* L. (reed canary grass). *Plant Ecology*, 155, 75–78.
- Lucchese, M., Waddington, J.M., Poulin, M., Pouliot, R., Rochefort, L., Strack, M., 2010. Organic matter accumulation in a restored peatland: Evaluating restoration success. *Ecological Engineering* 36, 482–488.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199–205.
- Martorell, C., Freckleton, R.P., 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102, 74–85.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A., Callaway, R.M., 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9, 767–773.
- Milette, P., Fontaine, D., Grandtner, M.V., 1992. Soil and vegetation characteristics of a peatland near Lake Édouard in Mauricie National Park, Québec, Canada. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 61, 37–43
- Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., 2000. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35, 25–33.
- Oksanen, P.O., 2006. Holocene development of the Vaisjeäggi palsa mire, Finnish Lapland. *Boreas* 35, 81–95.
- Payette S., Rochefort, L. (éd.), 2001. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, 621 p.
- Poorter H., Bühler, J., van Dusschoten D., Climent J., Postma A. Johannes, 2012. Potsize matters : a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, 39, 839-850.
- Price, J.S., 1996. Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Québec. *Hydrological Processes* 10, 1263–1272.
- Price, J.S., 2003. Role and character of seasonal peat soil deformation on the hydrology of undisturbed and cutover peatlands. *Water Resources Research* 39, 1241.
- Quinty, F., Rochefort, L., 2003. *Guide de restauration des tourbières*, 2e éd. Association canadienne de mousse de sphaigne et Ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick, Québec, Québec, 107 p.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93–107.

- Rocheftort, L., 2000. *Sphagnum* – A keystone genus in habitat restoration. *The Bryologist* 103, 503–508.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O’Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305–332.
- Salonen V., 1987. Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarctic Ecology* 10, 171–174.
- Seabloom, E.W., Valk, A.G. van der, Moloney, K.A., 1998. The role of water depth and soil temperature in determining initial composition of prairie wetland coenoclines. *Plant Ecology* 138, 203–216.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (SER). 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. Version 2. [www.ser.org](http://www.ser.org) & Society for Ecological Restoration International, Tucson. (Consulté en mai 2013).
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Torices, R., Quero, J.L., García-Gómez, M., Cabrera, O., Cea, A.P., Coaguila, D., Eldridge, D.J., Espinosa, C.I., Hemmings, F., Monerris, J.J., Tighe, M., Delgado-Baquerizo, M., Escolar, C., García-Palacios, P., Gozalo, B., Ochoa, V., Blones, J., Derak, M., Ghiloufi, W., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M., Noumi, Z., 2014. Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16, 164–173.
- Spitters, C.J.T., Kropff, M.J., de Groot, W., 1989. Competition between maize and *Echinochloa crus-galli* analysed by a hyperbolic regression model. *Annals of Applied Biology* 115, 541–551.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T., Halle, S. (éd.), 2004. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Press, Washington, DC. 464 p.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology* 17, 1–296.
- Tilman, D., 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of predictive theory of competition. P. 117-141 *in* *Perspectives on plant competition*. Grace, J.D., Tilman, D. (éd.). Academic Press, San Diego. 484 p.
- Turkington, R., Mehrhoff, L.A., 1990. The role of competition in structuring pasture communities. P. 307–340 *in* *Perspectives on plant competition*. Grace, J.D., Tilman, D. (éd.). Academic Press, San Diego. 484 p.
- United States Department of Agriculture (USDA). 2015. USDA PLANTS Database. Natural Resources Conservation Service. En ligne : <http://plants.usda.gov/java/>. (Consulté à plusieurs reprises en janvier 2015).
- van Breemen, N., 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 270–275.
- van den Brink, F.W.B., van der Velde, G., Bosman, W.W., Coops, H., 1995. Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophyte species in relation to flooding. *Aquatic Botany* 50, 79–97.

- van der Valk, A.G., 1994. Effects of prolonged flooding on the distribution and biomass of emergent species along a freshwater wetland coenocline. *Vegetatio* 110, 185–196.
- van der Valk, A.G., Bremholm, T.L., Gordon, E., 1999. The restoration of sedge meadows: seed viability, seed germination requirements, and seedling growth of *Carex* species. *Wetlands*, 19, 756–764.
- Vernescu, C., Coulas, J., Ryser, P., 2005. Leaf mass loss in wetland graminoids during senescence. *Oikos* 109, 187–195.
- Vitt, D.H., 2006. Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. P. 9–24 *in* Boreal peatland ecosystems, ecological studies, Wieder, P.D.R.K., Vitt, P.D.D.H. (éd.). Springer Berlin Heidelberg.
- Vitt, D.H., Chee, W.-L., 1990. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetation* 89, 87–106.
- Weigelt, A., Jolliffe, P., 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91, 707–720.
- Welling, C.H., Pederson, R.L., van der Valk, A.G., 1988. Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. *Journal of Ecology* 76, 483–496.
- Wheeler, B.D., 1988. Species richness, species rarity and conservation evaluation of rich-fen vegetation in lowland England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 25, 331–352.
- Wilcox, D., Pavlovic, N., Mueggler, M., 1985. Selected ecological characteristics of *Scirpus cyperinus* and its role as. *Estuaries* 8, A96–A96.
- Wind-Mulder, H.L., Rochefort, L., Vitt, D.H., 1996. Water and peat chemistry comparisons of natural and post-harvested peatlands across Canada and their relevance to peatland restoration. *Ecological Engineering* 7, 161–181.
- 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* 20, 616–628.
- Zika, P.F., 2003. Notes on the provenance of some eastern wetland species disjunct in Western North America. *Journal of the Torrey Botanical Society* 130, 43–46.
- Zimdahl, R.L., 2004. *Weed-crop competition: a review*, 2<sup>e</sup> éd. Blackwell Publishing, Ames, Iowa. 220 p.



## Annexe A: Tables d'ANOVA

Présentation des tables d'ANOVA pour toutes les expériences. À moins d'avis contraire, les données ont été analysées avec l'énoncé LSMEANS (dF : degrés de liberté,  $p < 0,05$ ).

**Tableau A-1 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du couvert végétal et du régime hydrique sur les taux de germination et d'établissement du *Scirpus cyperinus* et sur la hauteur maximale des plantules après 45 jours de croissance.**

	Taux de germination (%)			Taux d'établissement (%)		Hauteur maximale des plantules (cm)		
	dF	F-value	p-value	F-value	p-value	dF	F-value	p-value
<i>Scirpus cyperinus</i>								
<b>Bloc</b>	4					4		
Régime hydrique (Rh)	2	12,34	0,0012	39,04	< 0,0001	2	3,26	0,0472
Couvert végétal (Cv)	4	14,10	< 0,0001	9,31	< 0,0001	3	7,27	0,0004
Rh x Cv	8	2,87	<b>0,0108</b>	4,45	<b>0,0004</b>	6	3,31	<b>0,0083</b>
Erreur	56					44		
Total	74					59		

**Tableau A-2 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur le nombre de tiges, la hauteur des feuilles et la circonférence des touradons du *Scirpus cyperinus*.**

	Tiges par touradons <i>sqrt</i>			Hauteur des feuilles (cm)		Circonférence (cm) <i>sqrt</i>	
	dF	F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
<i>Scirpus cyperinus</i>							
<b>Bloc</b>	7						
Régime hydrique (Rh)	1	2,14	0,1871	7,32	<b>0,0304</b>	2,63	0,1073
Compétition (Co)	2	113,31	< <b>0,0001</b>	4,28	<b>0,0239</b>	12,10	< <b>0,0001</b>
Rh x Co	2	1,23	0,3093	1,82	0,1807	3,45	0,6393
Erreur	35						
Total	47						

Sqrt : Transformation racine carrée

**Tableau A-3 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur la production de biomasse aérienne (g) du *Scirpus cyperinus*, du *Glyceria canadensis* et du *Calamagrostis canadensis*. Les espèces ont été analysées indépendamment.**

	Biomasse aérienne (g) ( <i>sqrt</i> )								
	<i>Scirpus cyperinus</i>			<i>Glyceria canadensis</i>			<i>Calamagrostis canadensis</i>		
	dF	F-value	p-value	dF	F-value	p-value	dF	F-value	p-value
<b>Bloc</b>	7			7			7		
Régime hydrique (Rh)	1	0,58	0,4586	1	4,50	0,0716	1	0,02	0,9776
Compétition (Co)	2	21,21	< <b>0,0001</b>	1	140,80	< <b>0,0001</b>	1	4,75	0,0135
Rh x C	2	0,18	0,8375	1	0,03	0,8696	1	3,96	<b>0,0463</b>
Erreur	35			21			21		
Total	47			31			31		

Sqrt : Transformation racine carrée

**Tableau A-4 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur le nombre de tiges du *Glyceria canadensis* et du *Calamagrostis canadensis*.**

	Tiges par touradons				
	dF	<i>Glyceria canadensis</i> (sqrt)		<i>Calamagrostis canadensis</i>	
		F-value	p-value	F-value	p-value
<b>Bloc</b>	7				
Régime hydrique (Rh)	1	3,16	0,1159	0,01	0,9260
Compétition (Co)	1	117,08	< 0,0001	7,63	< <b>0,0070</b>
Rh x Co	1	7,52	<b>0,0076</b>	2,73	0,1019
<b>Erreur</b>	21				
<b>Total</b>	31				

**Tableau A-5 : Tables d'ANOVA à deux voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de compétition et du régime hydrique sur la hauteur des feuilles *Glyceria canadensis* et du *Calamagrostis canadensis*.**

	Hauteur des feuilles (cm)			Hauteur des feuilles (cm)		
	dF	<i>Glyceria canadensis</i> (sqrt)		<i>Calamagrostis canadensis</i>		
		F-value	p-value	F-value	p-value	
<b>Bloc</b>	7					
Régime hydrique (Rh)	1	7,98	<b>0,0059</b>	1,10	0,3267	
Compétition (Co)	1	41,64	< <b>0,0001</b>	0,84	0,3615	
Rh x Co	1	0,69	0,4087	0,13	0,7219	
<b>Erreur</b>	21					
<b>Total</b>	31					

**Tableau A-6 : Tables d'ANOVA à trois voies selon un plan en tiroirs pour tester les effets du traitement de régime hydrique et de densité sur la production de biomasse racinaire (g) du *Scirpus cyperinus*, du *Glyceria canadensis* et du *Calamagrostis canadensis*.**

	Biomasse racinaire (g)		
	<i>Scirpus cyperinus, Glyceria canadensis et Calamagrostis canadensis</i>		
	dF	F-value	p-value
<b>Bloc</b>	7		
Régime hydrique (Rh)	1	6,01	0,0436
Espèce (SP)	2	221,49	< 0,001
Rh x SP	2	6,72	0,0041
Densité (D)	1	37,50	< 0,0001
Rh x D	1	6,31	<b>0,0159</b>
SP x D	2	8,71	<b>0,0007</b>
Rh x SP x D	2	1,80	0,1773
<b>Erreur</b>	63		
<b>Total</b>	95		

