



# Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe

Thèse

Étienne Paradis

Doctorat en biologie végétale  
Philosophiæ doctor (Ph.D.)

Québec, Canada

© Étienne Paradis, 2015



# Résumé

Au Canada, la mousse de tourbe est exploitée à une échelle industrielle pour la production de substrats horticoles. Suite à cette exploitation, des techniques de restauration sont appliquées pour restaurer les secteurs centraux en écosystème fonctionnel, mais sans s'attarder à l'intégration de l'écosystème restauré au paysage environnant. Cette thèse vise l'acquisition des connaissances écologiques fondamentales nécessaires à la restauration des transitions (écotones) tourbière-forêt dans les marges des tourbières ombrotrophes (bogs). Dans un premier temps, une caractérisation du gradient bog-écotone-forêt dans les bogs naturels a montré que l'écotone (aussi appelé le lagg de la tourbière) diffère des écosystèmes adjacents (bog et forêt) sur plusieurs aspects : 1) une structure de végétation différente, notamment avec un couvert plus abondant d'arbustes; 2) une concentration plus élevée en azote et phosphore dans les sols; 3) un niveau d'eau plus fluctuant que dans le bog, mais restant aussi plus élevé au cours de la saison de croissance. Dans un deuxième temps, une comparaison de l'état écologique de ces écosystèmes de référence (laggs naturels) aux secteurs en fin de production en marge des tourbières industrielles (écosystèmes à restaurer) a mis en évidence que : 1) les sols des secteurs à restaurer sont appauvris en nutriments (particulièrement en phosphore et potassium) et 2) pratiquement aucune espèce de lagg ne recolonise spontanément ces sites. En parallèle, les résultats d'une étude d'inventaire comparant l'état écologique d'un secteur afforesté (plantation de conifères de 20 ans) à l'état d'un secteur voisin non restauré suggèrent que l'afforestation améliore les conditions abiotiques (sols plus riches, microclimat plus tempéré), sans toutefois améliorer la recolonisation végétale du sous-bois. Ensuite, lors de réintroductions expérimentales, les potentiels d'établissement de mousses et d'arbustes ont été évalués en fonctions de filtres écologiques ciblés. La mousse *Dicranum polysetum* et le némopanthe (*Ilex [Nemopanthus] mucronata*) ont montré un potentiel d'établissement intéressant en conditions ombragées. Pour le némopanthe, une fertilisation initiale a significativement amélioré la croissance des semis, alors que leur établissement sur un tapis de mousses de *Dicranum* a plutôt amélioré leur survie par une réduction des effets du soulèvement gélival. En conclusion, la combinaison des études exploratoires et expérimentales de cette thèse a permis d'améliorer significativement nos connaissances sur les transitions tourbière-forêt en milieu naturel, mais aussi de dresser certaines lignes directrices de la stratégie à préconiser pour améliorer la gestion des marges des tourbières récoltées pour la tourbe.



# Abstract

In Canada, peat moss is extracted for production of horticultural substrate on an industrial scale. Several studies have contributed to develop restoration techniques for open *Sphagnum*-dominated habitats on the peat massifs of peatlands. Beside tree plantation trials, however, peatland margins and their connectivity with surrounding landscapes has received little attention. The goal of this thesis is to acquire the ecological knowledge required to develop an ecological restoration strategy adapted to the bog - mineral land (upland) forest transition (aka the "lagg" habitat of the peatland). A first study of the bog-ecotone-forest gradient showed that the lagg is a true ecotone, with unique properties: 1) vegetation is more structured, with a dense shrubby stratum (*Ilex mucronata* often present); 2) nitrogen and phosphorus soil concentrations are high; 3) water table level fluctuates widely, but remains high for relatively long periods. A second study aimed at improving our knowledge of the baseline ecological conditions in cutaway peat fields located within the marginal areas of extracted peatlands. One major result is that soil nutrient concentrations in cutaway peat fields are very low: for phosphorus and potassium, approximately one order of magnitude lower when compared to natural lagg. Also, in exception to recolonization in former ditches, there is little spontaneous recolonization. In this same study, one area rehabilitated through afforestation (20-year-old coniferous plantations) was also characterized to compare its ecological status to unrestored fields: results suggest that afforestation ameliorates abiotic micro-site environmental conditions (richer soils and more temperate soil-air microclimate), but spontaneous recolonization does not occur. As reintroduction seems inevitable, two studies were conducted to improve our ecological knowledge of ecological filters in cutaway areas, and to assess the establishment potentials of some target species: one study on bryophytes, and one study on shrubs. Among the reintroduced species, two showed higher establishment potential: the bryophyte *Dicranum polysetum* and the shrub *Ilex (Nemopanthus) mucronata*. Shade significantly ameliorated the establishment potential of the reintroduced bryophytes *Sphagnum* and *Dicranum*, and of the shrub *Ilex*. Fertilization significantly increased *Ilex* seedling growth, while presence of a *Dicranum* carpet significantly increased seedling survival through a reduction of frost-heaving effects. In conclusion, the combination of exploratory and experimental studies allowed us to significantly improve our knowledge of bog - mineral land forest transitions, and to suggest guidelines for an ecological restoration strategy leading to a functioning lagg ecotone.



# Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	xi
Liste des figures.....	xiii
Remerciements.....	xvii
Avant-propos.....	xix
CHAPITRE 1 : .....	1
1.1 Définition du problème.....	3
1.2 Définition des buts de la restauration.....	5
1.3 Vers une stratégie de restauration.....	5
1.3.1 La définition des caractéristiques de l'écosystème de référence.....	5
1.3.2 Définition de l'état écologique relatif des sites à restaurer et identification des contraintes écologiques.....	6
1.3.3 La réintroduction active de végétation et l'étude des filtres écologiques.....	7
1.4 Objectifs de recherche.....	9
1.5 Références.....	11
CHAPITRE 2 : .....	19
Résumé.....	21
Abstract.....	23
2.1 Introduction.....	25
2.2 Methods.....	27
Relationship between peat thickness and vegetation.....	27
Comparison of ecosystem properties of bog, lagg and mineral land.....	28
2.3 Results.....	30
Relationship between peat thickness and vegetation.....	30
Comparison of ecosystem properties of bog, lagg, and mineral land.....	35

2.4 Discussion.....	40
The lagg: an integral part of the peatland complex.....	40
Vegetation: lagg has a unique structure and composition .....	41
Hydrology: a discriminant element.....	42
Soil chemistry: lagg is poor in base cations, but enriched in nutrients.....	42
2.5 Conclusion .....	43
2.6 Acknowledgements .....	44
2.7 References.....	45
2.8 Appendices .....	49
CHAPITRE 3 : .....	61
Résumé.....	63
Abstract.....	65
3.1 Introduction .....	67
3.2 Methodology.....	69
3.2.1 Study sites .....	69
3.2.2 Methods .....	72
3.3 Results .....	73
3.4 Discussion.....	78
Assessment of relative ecological state of unrestored and afforested peat fields, compared to natural reference lagg-swamp ecosystems .....	78
Do tree plantations follow an “ecological trajectory” conducive to the restoration of a lagg-swamp ecosystem?.....	78
3.5 Conclusion – implications for management.....	81
3.6 Acknowledgements .....	82
3.7 References.....	83
3.8 Appendices .....	87
CHAPITRE 4 : .....	89
Résumé.....	91
Abstract.....	93
4.1 Introduction .....	95
4.2 Méthodologie.....	97
L’importance de la dispersion : un test via la technique de transfert de mousses .....	98



Les effets de l'ombre : simulation du couvert des sites reboisés.....	98
Analyse statistique.....	100
4.3 Résultats et discussion .....	101
L'importance de la dispersion.....	101
Les effets de l'ombre .....	102
4.4 Conclusion .....	106
4.5 Remerciements.....	106
4.6 Références .....	107
 CHAPITRE 5 : .....	 109
Résumé .....	111
Abstract.....	113
5.1 Introduction .....	115
5.2 Methods .....	117
Study species .....	117
Study sites.....	118
Experimental setup – Seeding experiment.....	120
Experimental setup - Transplant experiment.....	121
Effects of shading and presence of mosses on microclimate.....	122
Data analysis.....	124
5.3 Results.....	125
Seeding experiment.....	125
Transplant experiment.....	127
5.4 Discussion .....	129
Shading: strong improvements on germination and survival.....	129
Moss-shrub interaction: no effect on germination, but a major role on substrate stabilization.....	129
Fertilization: strong improvement on growth.....	130
Importance of dispersal as a limitation for establishment .....	130
5.5 Conclusion .....	131
5.5.1 Limitations and suggestions for future studies.....	131
5.5.2 Implications for practice.....	132
5.6 Acknowledgements.....	132
5.7 References .....	133

CHAPITRE 6 : .....	137
6.1 Principaux résultats de recherche et leurs implications sur la gestion des tourbières perturbées par l'extraction de la tourbe .....	139
6.1.1 La définition des caractéristiques de l'écosystème de référence .....	139
6.1.2 Définition de l'état écologique relatif des sites à restaurer et identification des contraintes écologiques.....	141
6.1.3 La réintroduction active de végétation et l'étude des filtres écologiques .....	142
6.1.4 Définition d'une stratégie de restauration .....	143
6.2 Un travail nécessaire en amont : réflexions sur la conservation d'un lagg fonctionnel, l'aménagement des nouveaux sites d'extraction de la tourbe et l'intégration des tourbières à la planification territoriale....	146
6.3 Références.....	148

## Liste des tableaux

Table 3.1: Locations of all sampled cutaway fields (1a to 7b) and the two coniferous plantations (7c, 7d). ....	71
Table 3.2: Dominant vegetation inside ditches and on the margin of ditches. ....	74
Table 3.3: Soil chemistry in all sampled cutaway fields, and inside the two coniferous plantations. ....	76
Table 5.1: Localization of experimental sites and the nearest meteorological station (with Environment Canada ID). ....	119
Table 5.2: Comparison of peat physicochemistry in the five experimental sites (sites 4a, 6a, 6b, 7a, 7b in Paradis & Rochefort 2015) and in natural lags (total of 13 lagg habitats sampled inside four bogs; Paradis et al. 2015) (means $\pm$ one standard deviation). ....	119
Table 5.3: Precipitations during July and August at Bas Caraquet, the nearest town from experimental sites which shows complete records for the 2002-2011 decade (the two meteorological stations 8100467 and 8100468 are located nearby) (Environment Canada 2012). ....	122



# Liste des figures

Figure 1.1 : Schéma illustrant une partie du cycle de vie d'une tourbière récoltée pour la tourbe (restauration de la zone ombrotrophe non illustrée) et les trois zones étudiées dans le cadre de cette thèse (encadrés). Prendre note que les valeurs temporelles varient d'une tourbière à l'autre selon la qualité et l'épaisseur du dépôt organique, les conditions climatiques propices à la récolte, l'effort de récolte, etc. .... 10

Figure 2.1: Illustrations of the four major types of bog–mineral land transitions in eastern Canada, with one example of SMWDA graph for each type: A) a gradient showing an ecotonal lagg-swamp community (transects A–H follow this model; transect A is shown); B) a gradient showing two ecotonal communities (transects I–K follow this model; transect K is shown); C) an abrupt bog-forest gradient (transects L–N follow this model; transect M is shown); and D) a large swamp at the margin of a bog (transects O–T follow this model; transect P is shown). See Appendices 1 and 2 for further information on each of the twenty transects ... 31

Figure 2.2: Picture showing a tall shrub ecotonal community ..... 32

Figure 2.3: Picture showing a tall graminoid ecotonal community ..... 33

Figure 2.4: Picture showing a peaty swamp community ..... 34

Figure 2.5: Changes in vegetation structure along the bog–lagg–mineral land gradient on four raised bogs in eastern Canada. Total tree basal area, cover of tall shrubs, cover of herbaceous and low shrub species, and cover of *Sphagnum* in bogs (n=8), lags (n=13) and mineral land zones (n=8) (means with one standard deviation). Different letters indicate that cover values are significantly different between the corresponding ecosystems ( $P < 0.05$ ; LSD test) ..... 35

Figure 2.6: Boxplots showing the distribution of soil chemistry variables along the bog–lagg–mineral land gradient at four raised bogs in eastern Canada. Means (asterisks) with different letters are significantly different (ANOVA randomization test,  $P < 0.05$ ; followed by LSD test) ..... 37

Figure 2.7: Study of the relationship between total nitrogen and total phosphorus in the surface soils of three different habitats (bog, lagg, mineral land), a method suggested by Bedford et al. (1999) to identify nutrient limitations in wetland ecosystems. Open symbols represent data points from four different peatland complexes, and filled symbols represent mean values with one standard deviation. Points above the upper line indicate nitrogen-limited systems (N:P ratio below 14), points below the lower line indicate phosphorus limitation (N:P ratio above 16), and points falling between the two lines indicate co-limitation by nitrogen and phosphorus. Total nitrogen is similar in lagg and mineral land, and significantly lower in bog ( $P < 0.05$ ). Total phosphorus is significantly different between the three habitat types ( $P < 0.05$ ). Mean N:P ratios are significantly different between lagg (8.7) and the other habitats (bog :13.8; mineral land: 14.5) ..... 38

Figure 2.8: Water table levels in bog, lagg and mineral land at two peatland complexes (A: Miscou Island; B: Shippagan Peninsula) during the growing seasons of 2011 and 2012. Hummock and hollow surface represent maximum and minimum values among the 16 measurements in each plot. .... 39

Figure 3.1: A) Location of all sampled peatlands (with number of sampled cutaway fields in parenthesis). B) Location of the four sampled sites (7a, 7b, <i>Larix</i> , <i>Picea</i> ) inside Pointe-Sapin peatland. ....	70
Figure 3.2: A) Picture showing a cutaway area with a spontaneous recolonization inside ditch. B) Picture showing the dense litter in the understory in <i>Larix</i> plantation .....	70
Figure 3.3: Microclimate at the soil/air interface inside two 20-year-old coniferous plantations and one adjacent unrestored cutaway field (Pointe-Sapin, New Brunswick) during the month of August 2011 (672 hourly measurements from 4-Aug-2011 00:00 to 31-Aug-2011 23:00 in each site).....	77
Figure 3.4: PCA comparing soil chemistry data from natural lagg-swamps (Paradis et al. 2015) and data from Principal component analysis (PCA) comparing soil chemistry data from natural lagg-swamps (Paradis et al. 2015) and data from current study (plantations and unrestored areas) (analysis carried using R; R Development Core Team 2008). Dataset for PCA using (standardized) soil chemistry variables. Scaling 1 emphasizes relation between soil variables, where arrows represent different soil variables; circle of equilibrium contribution is shown to identify variables making a significant contribution to the PCA space. Scaling 2 emphasizes relation between sites; confidence ellipses, centered around the sample means, are shown. First axis (PC1) explains 36% of the variance, while second axis (PC2) explains 18% .....	79
Figure 4.1: Schéma d'un exemple de tourbière ombrotrophe en plateau, illustrant différents micro-habitats. ...	95
Figure 4.2 : Localisation des sites expérimentaux. Les numéros représentent les identifiants attribués par le Ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick. Les trois tourbières en gras représentent les trois sites utilisés pour l'expérience avec les ombrières. Le nombre de parcelle expérimentale pour chacune des expériences est indiqué entre parenthèses .....	97
Figure 4.3 : Photo montrant les ombrières (2,5 m x 2,5 m) sur un des sites expérimentaux.....	99
Figure 4.4: Photo montrant la toile d'ombrière et le tapis de mousses .....	100
Figure 4.5: Abondance au sol des quatre bryophytes réintroduits ( <i>Dicranum</i> spp, <i>Ptilidium ciliare</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Sphagnum angustifolium</i> ) à l'intérieur des 16 parcelles après trois saisons de croissance (automne 2008). ....	101
Figure 4.6: Comparaison entre le microclimat dans les conditions expérimentales sous les ombrières de 70 % ombre et le microclimat mesuré sous des plantations forestières (Paradis & Rochefort 2015; seulement le site de Pointe-Sapin): variation en humidité relative et température à l'interface tourbe-air au court d'une journée moyenne et fraction de la variation totale entre le maximum et le minimum au court des différentes journées. Les données ont été échantillonnées durant la même période du 3 au 31 août (moyenne de trois tourbières) .....	103
Figure 4.7: Couvert au sol des mousses <i>Dicranum polysetum</i> et <i>Sphagnum fallax</i> , en condition de pleine lumière et sous ombrière à 70 % d'ombre neutre, deux ans et trois ans après leur réintroduction en tourbières industrielles. Le couvert relatif est calculé par rapport au couvert initial de 50 % pour chaque espèce ((X-50)/50). Les points dont les lettres diffèrent à l'intérieur d'une année sont significativement différents (LSD-protégé, $P < 0,05$ ).....	104

Figure 5.1: Picture showing <i>Ilex mucronata</i> bearing fruits in fall .....	117
Figure 5.2: Picture showing <i>Viburnum nudum</i> ssp. <i>cassinoides</i> bearing fruits in fall .....	118
Figure 5.3: Comparison of microclimatic data (relative humidity and temperature) measured at the air-soil interface under shade cloths (70% shade) and microclimatic data measured in the understory of coniferous plantations during the same period of time (3 August 2011 to 31 August 2011). Graphs show that major effect from creation of shaded conditions is reduction of daily high temperatures, which also translate into reduction of range of temperature. Effects of shade cloths on air-soil humidity are relatively negligible .....	123
Figure 5.4: Effects of presence of a moss carpet and shade on establishment of <i>Ilex</i> on cutaway peat fields .....	126
Figure 5.5: A). Picture of an uprooted seedling on bare peat; B) picture of a well-established seedling on a moss carpet.....	126
Figure 5.6: Effects of presence of a moss carpet, shade and fertilization on survival rates, total biomass, height, and total leaf area of transplanted seedlings of <i>Ilex</i> on cutaway peat fields after one growing season (no significant statistical interaction found, at $P < 0.05$ ). .....	128
Figure 6.1 : Schéma résumant la stratégie suggérée qui se base sur les connaissances acquises dans le cadre de cette thèse; le but général est de passer de l'écosystème dégradé (A) décrit au chapitre 3 vers un écosystème fonctionnel (E) similaire aux écosystèmes de référence décrits au chapitre 2. Les différentes lettres représentent différents états stables alternatifs, où certaines interventions sont nécessaires pour surmonter les barrières ou filtres écologiques. Graduellement, via les réintroductions d'espèces occupant différentes niches et jouant différents rôles fonctionnels, on augmente non seulement la structure, mais aussi les fonctions de l'écosystème.....	145





# Remerciements

Un premier merci à ma directrice Line Rochefort, sans qui cette thèse n'aurait jamais pu voir le jour; j'ai vraiment apprécié ces quelques années passées au sein de ton labo. Un deuxième merci va aux membres des différents comités qui m'ont fourni nombreux conseils et ont contribué à mon cheminement professionnel durant les différentes étapes du doctorat : le « comité de présentation de projet », le « comité de l'examen pré-doctoral » et le « comité de soutenance ».

Merci à tous les assistants qui ont contribué aux campagnes de terrain (notamment Catherine Emond, Phan Cat Tuong Le, Torben Russo, Virginie Laberge, Maud Gauthier); j'ai beaucoup apprécié ces campagnes avec vous. Merci aux étudiants gradués et à toute l'équipe qui gravite autour du GRET, incluant le labo de Monique, pour tous ces commentaires que vous m'avez fourni pendant les nombreux midi-GRET. Merci notamment à la petite gang du 3407 (notamment Vicky et Rémy); j'ai apprécié ces quelques années à partager ce petit local avec vous. Merci à Mélanie Langlois; j'ai beaucoup apprécié ces dernières années à collaborer avec toi sur ce projet, mais aussi sur les autres projets réalisés au MDDELCC.

Pour le financement, un gros merci doit être partagé entre les différents organismes qui m'ont soutenu par des bourses personnelles pour la réalisation de la thèse, qui ont contribué au financement des travaux de terrain ou qui m'ont permis de partager les connaissances acquises lors de colloques scientifiques. La Chaire de recherche industrielle du CRSNG en aménagement des tourbières m'a accordé un financement personnel pendant la première année de cette thèse et pour couvrir l'ensemble des dépenses reliées aux travaux de terrain nécessaires à la réalisation de cette thèse. Le FQRNT m'a ensuite accordé une bourse nominale. L'Institut EDS m'a aussi accordé deux bourses nominales de recherche et deux bourses de voyages pour présentations scientifiques. Le Centre d'études nordiques (CEN) et l'Association des étudiantes et des étudiants de Laval inscrits aux études supérieures (AÉLIES) m'ont aussi accordé des bourses de voyages pour présentations scientifiques.

Merci à l'équipe de la DR03 du MDDELCC pour les nombreux encouragements à persévérer. Un merci particulier à mon directeur-adjoint et mon coordonnateur pour leur soutien; le « plan d'aménagement de temps de travail » m'a fortement aidé à trouver l'énergie pour terminer cette thèse.

Un autre merci à ma famille et mes amis pour votre soutien tout au long de ce parcours; un merci particulier va à la gang du Club de plein air L'AVAL qui m'a bien aidé à décrocher les weekends. Finalement, merci Jessica pour ton soutien au cours de ces deux dernières années un peu rock 'n' roll.



# Avant-propos

Le corps de cette thèse est organisé en chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques. Pour chaque article, les travaux expérimentaux ont été planifiés avec ma directrice de recherche Line Rochefort. Je suis le responsable des analyses statistiques, de l'interprétation des résultats et de la rédaction des articles. Ma directrice a encadré mon projet et a participé à la révision et l'amélioration de la rédaction des articles en tant que co-auteur.

Le premier chapitre et le dernier chapitre, tous deux rédigés en français, consistent respectivement en une introduction générale et une conclusion générale. Il n'est pas prévu de soumettre ces chapitres pour publication à l'extérieur de cette thèse.

Les chapitres 2, 3 et 5 ont été rédigés en anglais et leur mise en forme suit les directives des périodiques avec comité de lecture dans lesquelles on prévoit leur soumission; un résumé en français a cependant été ajouté au début de chaque chapitre. Le chapitre 4 a été rédigé en français, car aucune décision n'a encore été prise quant à sa publication.

- **Chapitre 2** : *The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America*. Étienne Paradis, Line Rochefort et Mélanie Langlois. Mélanie Langlois est co-auteur de cet article: elle a participé à l'aspect hydrologique de la caractérisation environnementale. L'article a été publié dans *Plant Ecology*, le format des références suit donc les directives de ce périodique. L'accord de l'éditeur a été obtenu pour l'intégration du contenu du manuscrit à cette thèse de doctorat.
- **Chapitre 3** : *Management of the margins in cutover bogs: pre-restoration ecological conditions and effects of afforestation*. Étienne Paradis et Line Rochefort. L'article sera soumis à *Wetlands Ecology and Management*; le format des références suit donc les directives de ce périodique.
- **Chapitre 4** : *L'établissement d'une strate muscinale forestière en marge des tourbières récoltées*. Étienne Paradis et Line Rochefort.
- **Chapitre 5** : *Shade, fertilization and moss carpet improve establishment of wetland shrubs in the context of restoration of cutaway peat fields*. Étienne Paradis et Line Rochefort. L'article sera soumis à *Restoration Ecology*; le format des références suit donc les directives de ce périodique.



# **CHAPITRE 1 :**

## Introduction générale

Étienne Paradis



## 1.1 Définition du problème

En quelques décennies, les milieux humides sont graduellement passés de mal-aimés à ressources collectives (Matthews 1993). En effet, alors qu'ils étaient autrefois surtout vus comme des milieux improductifs ou sources de maladies, on leur reconnaît maintenant plusieurs fonctions et services écologiques (Millenium Ecosystem Assessment 2005). On incite même les municipalités à se doter de « plans de conservation de milieux humides » pour mieux encadrer l'aménagement du territoire et assurer leur maintien à long terme (Joly et al. 2008).

Or, dans les faits, on assiste encore à une perte importante de milieux humides dans plusieurs régions, car ceux-ci sont sous l'effet de nombreuses pressions anthropiques: remblayage, drainage, conversion en terre agricole, coupe forestière, ennoisement suite à la construction de barrages, etc. (Pellerin et Poulin 2013). Certaines de ces pressions sont d'ailleurs plus ou moins associées à certains types de milieux humides; par exemple, pour la récolte forestière, on pensera en premier aux marécages et aux tourbières boisées, alors que pour la création de nouvelles terres agricoles, on pensera aux milieux aux sols plus riches, comme les tourbières minérotrophes ou les prairies humides.

Les activités de récolte de tourbe constituent par ailleurs une pression anthropique majeure pour les grandes tourbières ombrotrophes (bogs). Ces tourbières sont notamment caractérisées par : 1) une importante épaisseur de matière organique (tourbe), et 2) une tourbe de sphaigne aux propriétés fort intéressantes pour la formulation de substrats horticoles (Schmilewski 2008; Caron & Rochefort 2013). Alors que la récolte s'effectuait autrefois principalement de façon manuelle par la technique du « block-cut », les techniques se sont raffinées graduellement avec l'industrialisation, de sorte qu'on récolte maintenant le dépôt de tourbe à l'aide d'aspirateurs géants tirés par des tracteurs sur de grandes superficies de tourbières drainées (Daigle & Gautreau-Daigle 1999; Lamarche & Daigle 1999; APTHQ 2014a). Ces pratiques de récolte modifient considérablement les conditions hydriques et physicochimiques des tourbières récoltées (Schlotzhauer & Price 1999; Price et al. 2003; Graf et al. 2012). Il en résulte une très mauvaise régénération naturelle des tourbières après l'arrêt des activités de récolte : même après plusieurs décennies, la végétation reste souvent peu abondante (Poulin et al. 2005; Graf et al. 2012).

S'il est vrai que le Canada est un pays riche en milieux humides et que les tourbières forment la classe de milieux humides dominante dans tout le nord du territoire (GTNTH 1988), une proportion considérable des tourbières ombrotrophes de grandes superficies situées près des marchés économiques des territoires plus au sud ont déjà fait l'objet de récolte ou sont encore visées par des activités de récolte (Poulin et al. 2004). Pour ces régions plus au sud, la perte d'un habitat ouvert de tourbière à sphaignes constitue une perte importante pour la biodiversité régionale : au sein de la matrice agricole ou forestière, cet habitat de tourbière représente

souvent un îlot essentiel pour plusieurs espèces (ex. : tétras du Canada, paruline à couronne rousse) typiquement retrouvées plus au nord (Calmé & Desrochers 2000; Poulin 2002).

Dans une optique d'une utilisation plus responsable des ressources, une méthode de restauration écologique a été développée pour recréer un écosystème fonctionnel dominé par les sphaignes sur les tourbières ombrotrophes perturbées par l'extraction de tourbe (Rocheftort et al. 2003; González & Rocheftort 2014). Avec la publication de guides vulgarisés pour les décideurs de l'industrie de la tourbe (Quinty & Rocheftort 2003; APTHQ 2014b), la méthode a été adoptée par l'industrie et elle est couramment appliquée pour restaurer des secteurs de tourbières aux conditions de substrats propices à la restauration d'un tapis de sphaignes (Premier Tech Horticulture 2013).

Les tourbières naturelles sont toutefois bien plus qu'un simple écosystème dominé par des sphaignes : une tourbière naturelle est habituellement composée d'une diversité de microhabitats (Poulin et al. 2002, 2006). Un des microhabitats souvent négligés dans les travaux de restauration est le lagg de la tourbière, cet habitat présent à l'écotone tourbière-forêt (Howie & Tromp-van Meerveld 2011). Dans les tourbières du nord-est de l'Amérique du Nord, de nombreuses études de cas signalent qu'une communauté végétale particulière est présente dans cette zone aux eaux plus minérotrophes (Damman & Dowhan 1981; GTNTH 1988; Pellerin et al. 2009). Aussi, la présence de conditions uniques dans la zone de l'écotone et la proximité aux habitats adjacents en font un habitat particulièrement important pour la faune (Stockwell & Hunter Jr 1989; Wilson et al. 1998; Desrochers & van Duinen 2006). Considérant son importante biodiversité, il n'est pas étonnant que la restauration de la transition tourbière-forêt ait déjà été suggérée comme une alternative à développer pour augmenter la biodiversité potentielle des tourbières restaurées (Vasander et al. 2003). Or, en plus de recréer un habitat typique des tourbières naturelles, la restauration d'une transition plus naturelle permettrait notamment de mieux intégrer les sites restaurés à l'échelle du paysage et d'améliorer la connectivité entre le bog restauré et les terres hautes avoisinantes. Améliorer la connectivité ne signifie pas seulement une amélioration de la régulation dans le flux des organismes, mais aussi dans le flux de la matière et de l'énergie entre les écosystèmes; il en résulte ainsi un meilleur fonctionnement de l'écosystème restauré (Bell et al. 1997; Ehrenfeld & Toth 1997; Cadenasso et al. 2003; Sheaves 2009). Cette thèse vise l'acquisition de connaissances écologiques nécessaires au développement d'une méthode de réhabilitation des marges des tourbières perturbées, qui s'inspire des transitions tourbière-forêt présentes en tourbières ombrotrophes naturelles.



## **1.2 Définition des buts de la restauration**

Une des premières étapes-clé dans la planification de travaux de restauration écologique consiste en la définition des buts visés par la restauration (Ehrenfeld 2000; SER 2004; Hallett et al. 2013; Wortley et al. 2013). L'établissement de buts réalistes peut toutefois être influencé par plusieurs facteurs, notamment les contraintes socio-économiques et les conditions écologiques initiales des sites à restaurer. Pour la restauration de la transition tourbière-forêt, deux buts ont été énoncés dans la littérature : 1) la restauration des processus hydrologiques, c'est-à-dire un lagg fonctionnel régulant l'hydrologie du bog restauré (Howie & Tromp-van Meerveld 2011), 2) la restauration de la structure et de la biodiversité, notamment via l'établissement d'une communauté végétale typique des écotones naturels (Vasander et al. 2003; Malone & O'Connell 2009). Comme principale contrainte, il est important de souligner que la restauration de l'hydrologie d'un ancien lagg est souvent incompatible avec la poursuite des activités de récolte de tourbe dans les secteurs adjacents. En effet, de par leur plus faible épaisseur de tourbe initiale, les secteurs en bordure des tourbières sont généralement les premiers à être abandonnés et il peut s'écouler quelques années ou décennies entre l'arrêt des activités de récolte dans ces secteurs et un possible remouillage complet de la tourbière. Par contre, il est probable que certaines activités de restauration, réalisées entre l'arrêt des activités de récolte et le remouillage, permettent d'atteindre plus rapidement une composition en espèces caractéristiques de l'écosystème désiré. Ainsi, dans ce contexte, le but visé à court terme ne devrait pas focaliser sur la restauration hydrologique de l'ancien lagg (fonction de l'écosystème), mais plutôt sur l'implantation d'une communauté végétale relativement stable et résiliente qui permettrait d'améliorer la diversité des habitats (structure de l'écosystème). Cette communauté implantée idéale devrait 1) être suffisamment résiliente pour survivre lors d'un remouillage complet de la tourbière, quelques années ou décennies suivant l'arrêt de la récolte dans la zone bombée du bog, ou 2) être capable de modifier suffisamment les propriétés de l'écosystème pour faciliter l'établissement d'une communauté d'espèces adaptées aux conditions restaurées.

## **1.3 Vers une stratégie de restauration**

### **1.3.1 La définition des caractéristiques de l'écosystème de référence**

Une approche couramment utilisée pour définir de façon précise la structure et la composition de la communauté végétale désirée pour un écosystème restauré consiste en l'utilisation d'écosystèmes de référence (SERI 2004; Shackelford et al. 2013). À cet égard, deux documents de référence sont particulièrement d'intérêt : 1) le livre « Terres humides du Canada », produit par le Groupe de travail national sur les terres humides (GTNTH 1988, aussi disponible en anglais NWWG 1988), et 2) la Classification canadienne des milieux humides, produite par deux des experts du GTNTH (Warner & Rubec 1997a, aussi disponible en anglais Warner & Rubec 1997b). Dans ces documents, les descriptions des types de transitions

tourbière-forêt font majoritairement référence à deux grands types de transitions de type marécage: 1) les transitions relativement graduelles, résultant en un « marécage de marge tourbeuse » (« Peat Margin Swamp » dans la version originale anglaise), et 2) les transitions plus abruptes, résultant en un « marécage de lagg » (« Lagg Swamp » dans la version originale anglaise). Ces deux types de transition pourraient refléter les deux contrastes typiquement retrouvés dans la littérature, soit, respectivement, les écoclines et les écotones (van der Maarel 1990). En résumé, le concept d'écocline est généralement associé à une zone de changement graduel à l'intérieur d'un gradient écologique (Whittaker 1960; van der Maarel 1990), alors que le concept d'écotone est plutôt associé à une zone de stress ou de tension à l'interface de deux écosystèmes (Livingston 1903; Gleason 1926). Ce concept d'écotone est d'ailleurs souvent associé au concept d'espèces écotonales, c'est-à-dire des espèces restreintes spatialement à l'écotone ou dont leur abondance est supérieure dans l'écotone que dans les zones adjacentes (Lloyd et al. 2000; Walker et al. 2003; Possley et al. 2008). En ce qui nous concerne ici, on pourrait parler d'espèces typiquement associées aux lagg, s'il en existe.

Bien que la littérature du GTNTH fasse référence à deux types de transitions tourbière-forêt, une recherche personnelle dans l'ensemble de la littérature montre que les deux types de transition ont été relativement peu étudiés dans l'est de l'Amérique du Nord, où la vaste majorité des études en tourbière se sont plutôt concentrées sur la zone ouverte du bog. Quelques rares études de cas se sont penchées sur l'écologie du lagg (Damman & Dowhan 1981; Damman 1986; Pellerin et al. 2009), mais celles-ci sont situées dans les régions limitrophes de la zone englobant la majorité des grandes tourbières ombrotrophes bombées de l'est de l'Amérique du Nord (Glaser & Janssens 1986). L'absence de connaissance écologique sur les transitions tourbière-forêt dans l'est du Québec et les plaines côtières du Nouveau-Brunswick, deux régions où la majorité des grandes tourbières sont déjà perturbées par l'industrie de la tourbe horticole, est particulièrement problématique : elle se traduit en une absence d'écosystème de référence pour la restauration. Des études additionnelles sont donc nécessaires et urgentes pour combler ces lacunes dans nos connaissances.

### 1.3.2 Définition de l'état écologique relatif des sites à restaurer et identification des contraintes écologiques

Pour les secteurs localisés en marge des tourbières récoltées, un manque d'information sur les conditions environnementales initiales pré-restauration limite aussi le développement de techniques de restauration appropriées. Plusieurs études ont déjà caractérisé les conditions écologiques des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe (Wind-Mulder et al. 1996; Campbell et al. 2002; Poulin et al. 2005; Graf et al. 2008), mais aucune étude ne s'est encore penchée sur les conditions des secteurs à faible épaisseur de tourbe résiduelle localisés dans les zones marginales. On pourrait supposer que les zones marginales des tourbières récoltées présentent une chimie de substrat qui se rapproche de celle typique des zones marginales des tourbières

naturelles, mais une caractérisation plus détaillée est une étape incontournable dans le développement de techniques de restauration appropriées (SERI 2004; Graf & Rochefort sous presse).

### 1.3.3 La réintroduction active de végétation et l'étude des filtres écologiques

En absence de connaissances nécessaires au développement d'une approche de restauration écologique adaptée aux conditions des sites marginaux, de nombreuses recherches ont tout de même porté sur le développement de techniques de réhabilitation adaptées à ces sites. Notamment, en attente de développement de méthodes plus appropriée, l'afforestation ou boisement est une approche largement répandue en Europe pour limiter le taux de décomposition de la tourbe résiduelle et améliorer le bilan de carbone des tourbières récoltées (Renou & Farrell 2005; Renou et al. 2006). En parallèle, depuis une vingtaine d'années, de nombreux essais d'afforestation ont aussi été réalisés dans les tourbières industrielles nord-américaines (Bussi eres et al. 2008; Caisse et al. 2008) en s'inspirant de ce savoir important qui s'est accumulé depuis plus d'un demi-si ecle sur l'afforestation des tourbi eres en Europe (Paavilainen & P aiv anen 1995; Aro & Kaunisto 1998; Renou & Farrell 2005). En adaptant l eg erement les techniques de plantations et de fertilisation, les deux esp eces arborescentes typiques des tourbi eres bois ees nord-am ericaines, l' epinette noire (*Picea mariana*) et le m el eze laricin (*Larix laricina*), sont capable d'atteindre de tr es bons taux de survie et de croissance dans les tourbi eres industrielles de l'est du Canada (Bussi eres et al. 2008; Caisse et al. 2008). L'afforestation est ainsi devenue la technique pr econis ee par l'industrie de la tourbe pour rev eg etaliser rapidement les sites en fin de production avec un mince d ep ot r esiduel de tourbe.

Les arbres jouent divers r oles d'ing enieurs d' ecosyst emes en cr eant un environnement physique particulier et en influen ant les conditions environnementales en sous-bois (Jones et al. 1997; Aussenac 2000). Ainsi, en milieu m esique, les arbres jouent souvent un r ole facilitateur en am eliorant le microclimat, via une r eduction de l'irradiation solaire et une diminution de l' evapotranspiration, pour les esp eces sous la vo ute foresti ere (Aussenac 2000). Or, les interactions biologiques entre les arbres et la strate de sous-bois peuvent varier consid erablement selon les  ecosyst emes  etudi es et l' ecophysologie des esp eces au sein d'un m eme  ecosyst eme (Callaway & D'Antonio 1991; Scholes & Archer 1997; G omez-Aparicio et al. 2005). Dans les tourbi eres industrielles, consid erant les impacts possibles de l'afforestation sur le rabattement de la nappe via une hausse de l' evapotranspiration (Jutras et al. 2006; Fay & Lavoie 2009; Sarkkola et al. 2010), il semble justifi e de se questionner sur les effets potentiels de l'afforestation sur l'environnement des esp eces herbac ees ou muscinales hydrophytes. Pour r epondre  a cette question, une  etude comparative de secteurs rebois es et non rebois es permettrait notamment d' evaluer : 1) les effets de l'afforestation sur l'environnement du microsite et 2) le d eveloppement de la v eg etation au microsite.

Dans un but de raccourcir le temps avant l'obtention d'un écosystème fonctionnel, une réintroduction de certaines espèces clés typiques des autres strates de sous-bois pourrait s'avérer nécessaire. Notamment, une amélioration du développement de la strate muscinale permettrait :1) de recréer un habitat plus naturel et 2) d'augmenter de la fonctionnalité de l'écosystème restauré. En effet, les mousses, qui occupent souvent une place prépondérante dans le parterre des forêts conifériennes matures (Frego 2007), forment non seulement un microhabitat aux conditions uniques, mais elles y jouent aussi une multitude de rôles clés dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers boréaux, allant des rôles dans le cycle des nutriments (notamment un rôle important pour la rétention par rapport au lessivage; Turetsky 2003; Cornelissen et al. 2007; Lindo & Gonzales 2010) aux rôles dans la régénération des espèces vasculaires (Steijlen et al. 1995; Gornall et al. 2011; Soudzilovskaia et al. 2011). D'ailleurs, dans le cas précis du processus de restauration écologique des tourbières industrielles, deux rôles sont déjà bien documentés. Premièrement, certaines mousses jouent un rôle important dans la stabilisation du substrat et peuvent améliorer l'établissement de certaines espèces désirées : le polytric peut influencer positivement l'établissement d'espèces vasculaires et invasives en stabilisant le substrat contre le soulèvement gélique (Groeneveld & Rochefort 2005). Deuxièmement, restaurer un tapis muscinal pourrait réduire les chances d'un futur envahissement par certaines espèces héliophytes problématiques : les quenouilles (Bourgeois et al. 2012) et les scirpes (Lajoie 2015) ont des taux de germination beaucoup plus faibles sur un tapis muscinal que sur un substrat de tourbe nue.

À l'opposé des mousses et des arbres qui sont représentatifs d'écosystèmes aux conditions plutôt stables comme les tourbières boisées, les arbustes peuvent aussi former une strate dominante dans les marécages naturels du nord-est de l'Amérique du Nord aux inondations récurrentes et prolongées (Golet et al. 1993; Ehrenfeld 2012). En réalité, plusieurs de ces communautés arbustives semblent résulter de la forte résilience des arbustes aux stress environnementaux (LeBlanc & Leopold 1992; Meilleur et al. 1994). En restauration de tourbière, où il est souvent difficile de bien prévoir l'hydrologie du complexe de tourbière restauré, favoriser l'établissement d'arbustes pourrait augmenter la résilience du site face à de possibles inondations. En effet, la résilience étant un élément caractéristique des écosystèmes fonctionnels, il est important que la restauration écologique ne vise pas seulement le retour d'un habitat naturel, mais aussi un écosystème résilient (Beisner et al. 2003; Elmqvist et al. 2003).

## 1.4 Objectifs de recherche

Un premier objectif consiste à approfondir nos connaissances écologiques sur les écosystèmes de référence pour la restauration, i.e. la transition tourbière-forêt dans les tourbières ombrotrophes naturelles du nord-est de l'Amérique du Nord (Figure 1.1 – A). On s'intéresse notamment à la question de la nature même de la transition « tourbière – terre minérale »: est-ce qu'il existe un lagg dans les tourbières ombrotrophes de l'est du Canada? S'il existe, est-ce bien un écotone ou un écocline? Comment est-ce que la végétation change le long du gradient : y a-t-il une communauté particulière liée à l'écotone ou observe-t-on plutôt une transition graduelle des espèces de tourbière aux espèces terrestres? Si on observe bien une communauté particulière de lagg, est-elle liée à une physicochimie du substrat particulière, une hydrologie particulière? Le Chapitre 2 se concentrera sur cet objectif.

Un deuxième objectif consiste à définir les contraintes écologiques des marges des tourbières industrielles présentant une faible épaisseur de tourbe résiduelle (Figure 1.1 – C). Pour ce faire, on vise en premier lieu de caractériser les propriétés écologiques de ces écosystèmes dégradés à restaurer. Ensuite, on pourra comparer leurs propriétés à celles d'un écosystème de référence (laggs naturels caractérisés au Chapitre 2). En parallèle, une caractérisation d'un écosystème aménagé en habitat forestier (plantations de conifères sur secteur marginal de tourbière) permettra d'évaluer sa trajectoire écologique (Figure 1.1 – D). Le Chapitre 3 se concentrera sur cet objectif.

Un troisième objectif consiste à développer une meilleure compréhension de l'importance relative des filtres biologiques et abiotiques qui régissent la recolonisation naturelle de certaines espèces typiques de l'écotone tourbière-forêt dans les secteurs marginaux à faible épaisseur de tourbe résiduelle. Une attention particulière est portée sur l'effet de l'ombre sur les espèces de sous-bois, notamment les bryophytes et les arbustes, afin de déterminer si l'établissement de plantation forestière est une méthode à préconiser. Les Chapitres 3 et 4 se concentreront respectivement sur la restauration des bryophytes et la restauration des arbustes.

En parallèle à ces objectifs, cette thèse visera l'intégration des connaissances écologiques acquises pour poursuivre un but plus général d'améliorer la gestion des transitions tourbière-forêt. Ainsi, à la conclusion, on tentera de :

- 1) suggérer la prise en compte de certaines problématiques inhérentes à la restauration écologique des transitions tourbière-forêt lors de la planification du cycle de vie utile d'une tourbière récoltée (travaux liés à l'ouverture à la récolte, la récolte de tourbe proprement dite, la fin active d'extraction de la tourbe, la restauration);

- 2) proposer une stratégie de réhabilitation des transitions tourbière-forêt et formuler des lignes directrices concernant les techniques de réhabilitation appropriées, incluant des espèces de l'écotone, pour les secteurs en marge des tourbières industrielles qui seront soumis à un futur remouillage;
- 3) énoncer des suggestions concernant la gestion des tourbières pour être en mesure d'assurer la pérennité du lagg, un élément constituant essentiel de l'écosystème de tourbière ombrotrophe.

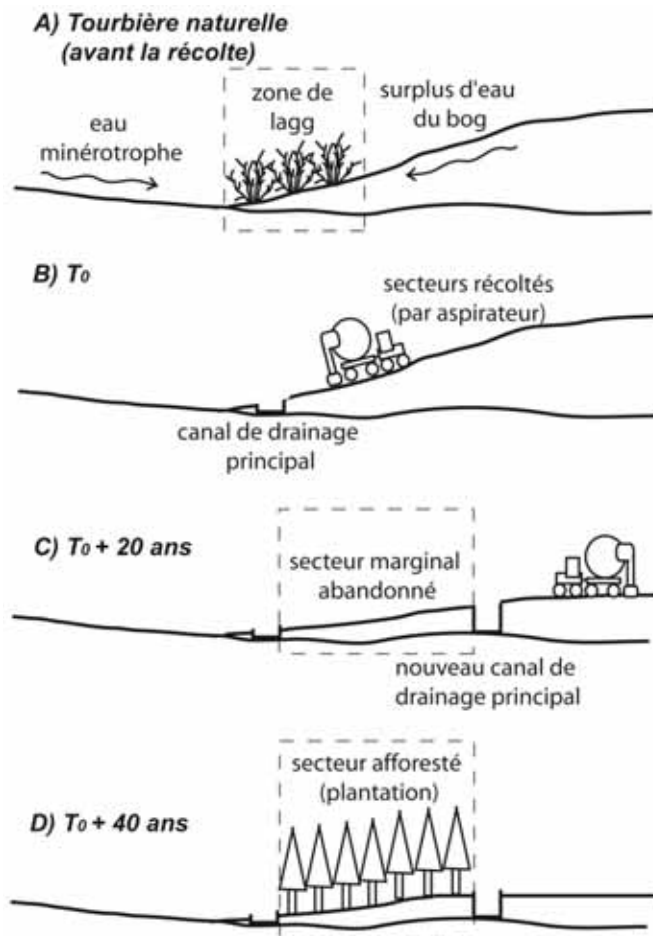


Figure 1.1 : Schéma illustrant une partie du cycle de vie d'une tourbière récoltée pour la tourbe (restauration de la zone ombrotrophe non illustrée) et les trois zones étudiées dans le cadre de cette thèse (encadrés). Prendre note que les valeurs temporelles varient d'une tourbière à l'autre selon la qualité et l'épaisseur du dépôt organique, les conditions climatiques propices à la récolte, l'effort de récolte, etc.

## 1.5 Références

- Association des producteurs de tourbe horticole du Québec (APTHQ). 2014a. La récolte de tourbe. Disponible à partir de <http://tourbehorticole.com/fr/production-responsable/recolte.php> (accès le 20 décembre 2014).
- Association des producteurs de tourbe horticole du Québec (APTHQ). 2014b. La restauration des tourbières. Disponible à partir de <http://tourbehorticole.com/fr/production-responsable/restauration.php> (accès le 20 décembre 2014).
- Aro, L.J. & S. J.J. Kaunisto. 1998. Nutrition and development of 7-17-year-old Scots pine and silver birch plantations on cutaway peatlands. P. 109–114 dans Malterer, T., K. Johnson & J. Stewart (éd.), *Peatland Restoration and Reclamation: Techniques and Regulatory Considerations; Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Duluth, Minnesota, U.S.A., 14-18 July 1998*.
- Aussenac, G. 2000. Interaction between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287–301.
- Beisner, B.E., D.T. Haydon & K. Cuddington. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 376–382.
- Bell, S., M.S. Fonseca & L.B. Motten. 1997. Linking restoration and landscape ecology. *Restoration Ecology* 5: 318–323.
- Bourgeois, B., S. Hugron & M. Poulin. 2012. Establishing a moss cover inhibits the germination of *Typha latifolia*, an invasive species, in restored peatlands. *Aquatic Botany* 100: 76–79.
- Bussi eres, J., S. Boudreau & L. Rochefort. 2008. Establishing trees on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 10. (En ligne : [http://www.mires-and-peat.net/map03/map\\_03\\_10.htm](http://www.mires-and-peat.net/map03/map_03_10.htm)).
- Cadenasso M.L., S.T.A. Pickett, K.C. Weathers, S.S. Bell, T.L. Benning, M.M. Carreiro & T.E. Dawson. 2003. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53: 717–722.
- Caisse, G., S. Boudreau, A. Munson & L. Rochefort. 2008. Fertiliser Addition Is Important for Tree Growth on Cut-over Peatlands in Eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 11. (En ligne : [http://www.mires-and-peat.net/map03/map\\_03\\_11.htm](http://www.mires-and-peat.net/map03/map_03_11.htm)).
- Callaway, R.M. & C.M. D'Antonio. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madro no* 38: 158-169
- Calm e, S. & A. Desrochers. 2000. Biogeographic aspects of the distribution of bird species breeding in Qu ebec's peatlands. *Journal of Biogeography* 27: 725–732.
- Campbell, D.R., C. Lavoie & L. Rochefort, 2002. Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science* 82: 85–95.
- Caron, J. & L. Rochefort. 2013. Use of peat in growing media: State of the art on industrial and scientific efforts envisioning sustainability. *Acta Horticulturae* 982 (Proceedings of International Symposium on Responsible Peatland Management and Growing Media Production): 15–22.

- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia, N.A. & H.J. During. 2007. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany* 99: 987–1001.
- Daigle, J.-Y. & H. Gautreau-Daigle. 1999. Canadian peat harvesting and the environment. North American Wetlands Conservation Council, Ottawa, Canada.
- Damman, A.W.H. 1986. Hydrology, development and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. *Canadian Journal of Botany* 64: 384–394.
- Damman A.W.H. & J.J. Dowhan. 1981. Vegetation and habitat conditions in Western Head Bog, a southern Nova Scotian plateau bog. *Canadian Journal of Botany* 59: 1343–1359.
- Desrochers, A & G.-J. van Duinen. 2006. Peatland fauna. P. 6–100 dans Kelman, W.R. & D.H. Vitt (éd.), *Boreal peatland ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Ehrenfeld, J.G. 2000. Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Restoration Ecology* 8: 2–9.
- Ehrenfeld, J.G. 2012. Northern red maple and black ash swamps. P. 149–160 dans D.P. Batzer & A. Baldwin (éd.), *Wetland habitats of North America: Ecology and conservation concerns*. University of California Press, Berkeley, États-Unis.
- Ehrenfeld, J.G. & L.A. Toth. 1997. Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecology* 5: 307–317.
- Elmqvist, T., C. Folke, M. Nyström, G. Peterson, J. Bengtsson, B. Walker & J. Norberg. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 488–494.
- Fay E. & C. Lavoie. 2009. The impact of birch seedlings on evapotranspiration from a mined peatland: an experimental study in Southern Quebec, Canada. *Mires Peat* 5: Article 03, 1–7, <http://www.mires-and-peat.net/>.
- Frego, K.A. 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* 242: 65–75.
- Glaser, P.H. & J.A. Janssens. 1986. Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany* 64: 395–415.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53: 7–26.
- Golet, F.C., A.J.K. Calhoun, W.R. DeRagon, D.J. Lowry & A.J. Gold. 1993. Ecology of red maple swamps in the glaciated Northeast: A community profile. Biological Report 12. US Fish and Wildlife Service, Washington DC. États-Unis.
- Gómez-Aparicio, L., J.M. Gómez, R. Zamora & J.L. Boettinger. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191–198.



González, E. & L. Rochefort. 2014. Drivers of success in 53 cutover bogs restored by a moss layer transfer technique. *Ecological Engineering* 68: 279–290.

Gornall, J.L., S.J. Woodin, I.S. Jónsdóttir & R. Wal. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: How mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166: 769–782.

Graf, M.D. & L. Rochefort. Sous presse. A conceptual framework for ecosystem restoration applied to industrial peatlands. Dans: A. Bonn, T. Allott, M. Evans, H. Joosten & R. Stoneman. (éd.), *Peatland restoration and ecosystems services: Science, policy and practice*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Graf, M.D., L. Rochefort & M. Poulin. 2008. Spontaneous revegetation of cutaway peatlands of North America. *Wetlands* 28: 28–39.

Graf, M.D., V. Bérubé & L. Rochefort. 2012. Restoration of peatlands after peat extraction: Impacts, restoration goals, and techniques. P. 259-280 dans D.H. Vitt & J.S. Bhatti (éd.), *Restoration and reclamation of boreal ecosystems: Attaining sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Groeneveld, E. & L. Rochefort 2005. *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology* 13: 74–82.

Groupe de travail national sur les terres humides (GTNTH). 1988. *Terres humides du Canada. Série de la classification écologique du territoire, n° 24*. Direction du Développement durable, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Ottawa, et Polyscience Publications Inc., Montréal, Canada.

Hallett, L.M., S. Diver, M.V. Eitzel, J.J. Olson, B.S. Ramage, H. Sardinas, Z. Statman-Weil & K.N. Suding. 2013. Do we practice what we preach? Goal setting for ecological restoration. *Restoration Ecology* 21: 312–319.

Howie SA. & I. Tromp-van Meerveld 2011. The essential role of the lag in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands* 31: 613–622.

Joly, M., S. Primeau, M. Sager & A. Bazoge. 2008. *Guide d'élaboration d'un plan de conservation des milieux humides*, Première édition, Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs. Disponible à partir de [http://www.mddep.gouv.qc.ca/eau/rives/Guide\\_plan.pdf](http://www.mddep.gouv.qc.ca/eau/rives/Guide_plan.pdf) (accès le 10 janvier 2013).

Jones, C.G., J.H. Lawton & M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.

Jutras, S., A.P. Plamondon, H. Hoekkae & J. Begin. 2006. Water table changes following precommercial thinning on post-harvest drained wetlands. *Forest Ecology and Management* 235: 252–259.

Lamarche, R. & J.-Y. Daigle. 1999. *L'industrie de la tourbe au Nouveau-Brunswick : naissance, développement et perspectives d'avenir*. Institut canadien de recherche sur le développement régional, Moncton, Canada.

Lajoie, J. 2015. Le *Scirpus cyperinus*. Germination, établissement et compétition en contexte de restauration de fen. Mémoire de M.Sc.. Université Laval, Québec, Canada.

LeBlanc, C. M. & D. J. Leopold. 1992. Demography and age structure of a central New York shrub-carr 94 years after fire. Bulletin Torrey Botanical Club 119: 50–64.

Lindo, Z., & A. Gonzalez. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. Ecosystems 13: 612–627.

Livingston, B.E. 1903. The distribution of the upland societies of Kent county, Michigan. Botanical Gazette 35: 36–55.

Lloyd, K.M., A.M. McQueen, B.J. Lee & R.C.B. Wilson. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. Journal of Vegetation Science 11: 903–910.

Malone, S. & C. O'Connell. 2009. Ireland's Peatland Conservation Action Plan 2020 — halting the loss of peatland biodiversity. Irish Peatland Conservation Council, Kildare, Irlande. Disponible à partir de <http://www.ipcc.ie/a-to-z-peatlands/peatland-action-plan/halting-the-loss-of-peatland-biodiversity/> (accès le 10 mars 2015).

Matthews, G.V.T. 1993. The Ramsar Convention on wetland: Its history and development. Ramsar Convention Bureau, Suisse. Disponible à partir de <http://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/pdf/lib/Matthews-history.pdf> (accès le 10 mars 2015).

Meilleur, A., H. Veronneau & A. Bouchard. 1994. Shrub communities as inhibitors of plant succession in Southern Quebec . Environmental Management 18: 907–921.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: wetlands and water. Synthesis. World Resources Institute, Washington DC, États-Unis.

National Wetland Working Group (NWWG). 1988. Wetlands of Canada. Environment Canada, Ecological Land Classification Series 24. Polyscience Publishers, Montréal. Canada.

Paavilainen E & J. Päivänen. 1995. Peatland forestry: ecology and principles. Ecological Studies 111. Springer, Berlin, Allemagne.

Pellerin, S. & M. Poulin. 2013. Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable. Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs. Disponible à partir de <http://www.mddefp.gouv.qc.ca/eau/rives/Analyse-situation-milieux-humides-recommandations.pdf> (accès le 12 février 2014).

Pellerin S., L.A. Lagneau, M. Lavoie & M. Larocque. 2009. Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. Comptes Rendus Biologies 332: 720–731.

Possley, J., J. Maschinski, C. Rodriguez, & J. G. Dozier. 2008. Alternatives for reintroducing a rare ecotone species: manually thinned forest edge versus restored habitat remnant. Restoration Ecology 17: 668–677.

Poulin, M. 2002. La conservation des tourbières : la sélection de réserves naturelles et l'aménagement des sites exploités. Thèse de Ph.D., Département de phytologie, Université Laval, Québec, Canada.

Poulin, M., D. Careau, L. Rochefort & A. Desrochers. 2002. From satellite imagery to peatland vegetation diversity: how reliable are habitat maps? *Conservation Ecology* 6 (2): Article 16. Disponible à partir de <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art16> (accès le 10 mars 2015).

Poulin, M., L. Rochefort, S. Pellerin & J. Thibault. 2004. Threats and protection for peatlands in Eastern Canada. *Géocarrefour* 79: 331–344.

Poulin, M., L. Rochefort, F. Quinty & C. Lavoie. 2005. Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* 2005: 539–557.

Poulin, M., M. Bélisle & M. Cabeza. 2006. Within-site habitat configuration in reserve design: A case study with a peatland bird. *Biological Conservation* 128: 55–66.

Premier Tech Horticulture. 2013. Peatland restoration by Premier Tech. Horticulture. Vidéo disponible à partir de <https://www.youtube.com/watch?v=Vyhfz39d4uw> (accès le 10 mars 2015).

Price, J.S., A.L. Heathwaite & A.J. Baird. 2003 Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: an overview of management approaches. *Wetlands Ecology and Management* 11: 65–83.

Quinty, F. & L. Rochefort. 2003. Guide de restauration des tourbières, 2e éd. Association canadienne de mousse de sphaigne et Ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick, Québec, Canada.

Renou, F. & E.P. Farrell. 2005. Reclaiming peatlands for forestry: the Irish experience. P. 541–557 dans J.A. Stanturf & P. Madsen (éd.), *Restoration of boreal and temperate forests*. CRC Press, Boca Raton, États-Unis.

Renou, F., T. Egan & D. Wilson. 2006. Tomorrow's landscapes: studies in the after-use of industrial cutaway peatlands in Ireland. *Suo* 57: 97–107.

Rochefort, L., F. Quinty, S. Campeau, K.W. Johnson & T.J. Malterer. 2003. North American approach to the restoration of *Sphagnum* dominated peatlands. *Wetlands Ecology and Management* 11: 3–20.

Sarkkola, S., H. Hökkä, H. Koivusalo, M. Nieminen, E. Ahti, J. Päivänen & J. Laine. 2010. Role of tree stand evapotranspiration in maintaining satisfactory drainage conditions in drained peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 1485–1496.

Schlotzhauer, S.M. & J.S. Price. 1999. Soil water flow dynamics in a managed cutover peat field, Québec: 1. Field and laboratory investigations. *Water Resources Research* 35: 3675–3683.

Schmilewski, G. 2008. The role of peat in assuring the quality of growing media. *Mires and Peat* 3, Article 2: 1–8.

Scholes R.J. & S.R. Archer. 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517–544.

Shackelford, N., R.J. Hobbs, J.M. Burgar, T.E. Erickson, J.B. Fontaine, E. Laliberté, C.E. Ramalho, M.P. Perring & R.J. Standish. 2013. Primed for change: Developing ecological restoration for the 21<sup>st</sup> century. *Restoration Ecology* 21: 297–304.

Sheaves, M. 2009. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology Progress Series* 391: 107–115.

Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (SERI). 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration, Version 2. Society for Ecological Restoration International, [www.ser.org](http://www.ser.org) & Tucson. Disponible à partir de <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration> (accès le 5 février 2015).

Soudzilovskaia, N.A., B.J. Graae, J. C. Douma, O. Grau, A. Milbau, A. Shevtsova, L. Wolters & J.H.C. Cornelissen. 2011. How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? *New Phytologist* 190: 1019–1031.

Steijlen, I., M.-C Nilsson & O. Zackrisson. 1995. Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 713–723.

Stockwell, S.S. & M.L. Hunter Jr. 1989. Relative abundance of herpetofauna among eight types of Maine peatland vegetation. *Journal of Herpetology* 23: 409–414.

Turetsky, M.R. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist* 106: 395–409.

van der Maarel, E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1: 135–138.

Vasander, H., E.-S. Tuittila, E. Lode, L. Lundin, M. Ilomets, T. Sallantausta, R. Heikkilä, M.-L. Pitkanen & J. Laine. 2003. Status and restoration of peatlands in northern Europe. *Wetlands Ecology and Management* 11: 51–63.

Walker, S., W.J. Bastow, J.B. Steel, G.L. Rapson, B. Smith, W. McG. King, & Y.H. Cottam. 2003. Properties of ecotones: evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient. *Journal of Vegetation Science* 14: 579–590.

Warner, B.G. & C.D.A. Rubec (éd.). 1997a. *Système de classification des terres humides du Canada*, 2<sup>e</sup> éd. Centre de recherche sur les terres humides, University of Waterloo, Waterloo, Canada.

Warner, B.G. & C.D.A. Rubec (éd.). 1997b. *The Canadian wetland classification system*, 2<sup>nd</sup> ed. Wetlands Research Center, University of Waterloo, Waterloo, Canada.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279–338

Wilson, W.H., Jr., R.E. Zierow & A.R. Savage. 1998. Habitat selection by peatland birds in a central Maine bog: The effects of scale and year. *Journal of Field Ornithology* 69: 540–548.

Wind-Mulder H.L., L. Rochefort & D.H. Vitt. 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.

Wortley, L., J.-M. Hero & M. Howes. 2013. Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology* 21: 537–543.



## **CHAPITRE 2 :**

The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America

Étienne Paradis

Line Rochefort

Mélanie Langlois





## Résumé

Les gradients écologiques ont toujours formé un thème central en écologie végétale. Cependant, le gradient bog – lagg – terres minérales est resté relativement peu étudié. L'amélioration des connaissances sur ce gradient permettrait une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes de milieux humides, mais aussi une meilleure délimitation. Dans cette étude, la relation entre la composition de la communauté végétale et l'épaisseur de tourbe a été analysée dans 20 tourbières ombrotrophes bombées de l'est du Canada. Quatre grands types de transition ont été identifiés : 1) la transition abrupte, sans communauté d'écotone, 2) la transition relativement étroite, avec une communauté d'écotone de type marécageuse; 3) la transition étroite à deux communautés d'écotone, une de type marécage, l'autre de type lagg-fen (végétation graminoïde), 4) la transition large, avec un grand milieu humide adjacent au bog. Lorsque le lagg pouvait être clairement défini spatialement comme un habitat séparé, il était le plus souvent sur des sols organiques (plus de 30 cm d'épaisseur pour l'horizon organique en moyenne, avec plus de 30 % de masse sèche pour le contenu organique). Le lagg se définit aussi par différentes caractéristiques propres : 1) sa structure est particulière, toutes les strates végétales y sont abondantes (arbres, arbustes, herbacées et sphaignes), 2) les sols sont riches en azote total et en phosphore total, mais ils ont un ratio N :P relativement faible ( $8,7 \pm 2,5$ ), 3) le niveau d'eau y est relativement haut, mais fluctuant (-33 à +10 cm au site A; -12 à +10 au site B).



## Abstract

Ecological gradients have always been a central theme of plant ecology. Yet, very little is known on the bog-lagg-mineral land gradient. Improved knowledge of this gradient is important to the understanding of wetland plant ecology and wetland delineation alike. In this study, the relation between vegetation composition and peat thickness is analysed in 20 raised bogs of eastern Canada using split moving window dissimilarity analysis. Four different transition types are identified: 1) an abrupt transition without an ecotonal community; 2) a narrow transition with a lagg-swamp ecotonal community (most common transition type); 3) a narrow transition with two ecotonal communities (a lagg-fen and a lagg-swamp); and 4) a broad transition with a large wetland adjacent to the bog. Laggs that could be defined as separate habitat occurred, on average, on peat soil over 30 cm thick (defined as > the 30% dry mass of organic matter), making the lagg an integral part of the peatland complex. Other unique features of the lagg are: 1) a very densely structured habitat where trees, shrubs, herbs and *Sphagnum* mosses are abundant; 2) soils characterised by relatively high contents of total nitrogen and total phosphorus, but a particularly low N:P ratio ( $8.7 \pm 2.5$ ); and 3) a relatively high water table, which fluctuates more than in the bog (from -33 to +10 cm in site A; from -12 to +10 in site B).



## 2.1 Introduction

Spatial zonation patterns and ecological boundaries have long been a central interest in ecology. Early ecologists recognised that ecological boundaries – such as forest edges – are critical wildlife habitats (Livingston 1903; Leopold 1933). Peatland ecosystems, which have obvious spatial patterns in plant zonation, have attracted several researchers to investigate the gradients underlying the presence of more or less wide vegetation zones at their margins (Sjörs 1948; Damman and Dowhan 1981; Whitehouse and Bayley 2005).

Among the environmental gradients that influence vegetation patterns within peatland complexes, peat thickness is one often correlated with several other abiotic environmental variables, vegetation or ecosystem processes (Jeglum and He 1995; Anderson and Davis 1997; Pellerin et al. 2009). As a result, for practical purposes, a 30 cm peat thickness is often used to delineate the peatland complex from the mineral land matrix (also referred to as “upland” in wetland literature) (Tiner 1999; Joosten and Clarke 2002; Rydin and Jeglum 2006).

In north-eastern North America, there is some evidence of a relationship between vegetation and peat thickness within peatland complexes (Damman and Dowhan 1981; Pellerin et al. 2009), but there is little support for the use of peat thickness as a tool for delineating peatlands in a landscape perspective. In fact, very little is known about the true nature of the lagg zone, i.e. the bog–mineral land ecotone (Howie and Tromp-van Meerveld 2011). Ecological studies of peatlands sometimes compare the lagg with open bog (Damman and Dowhan 1981; Pellerin et al. 2009), but few compare the lagg zone with adjacent mineral land. Does the bog–lagg–mineral land gradient follow an ecocline model, i.e. is the lagg part of a gradual transition from bog to mineral land (Whittaker 1960; Attrill and Rundle 2002), or is the lagg an ecotonal habitat with unique properties (Livingston 1903; van der Maarel 1990; Agnew et al. 1993)? How does lagg vegetation differ from that of the adjacent bog and mineral land? Is the lagg enriched in nutrients or base cations?

Absence of appropriate methodological tools has long been a major challenge for the ecological study of spatial patterns and ecotones (Risser 1993, 1995). It is only with the emergence of landscape ecology that analytical tools for assessing spatial patterns have become available (Fortin and Drapeau 1995; Fortin and Dale 2005; Hufkens et al. 2009). Notably, a split moving window dissimilarity analysis (abbreviated as SMW or SMWDA) has been successfully applied to detect biological boundaries along abiotic gradients in a wide range of ecosystems and had allowed the integration of spatial information into the study of relationships between environmental factors and biological organisms/communities (Walker et al. 2003; Hennenberg et al. 2005; Boughton et al. 2006; Camarero et al. 2006). In fact, SMWDA has been found to be even more useful than traditional ordination methods in detecting spatial patterns within a minerotrophic peatland (Choesin and

Boerner 2002). This approach seems a promising one for the delineation of the lagg zone in raised bog ecosystem.

Our general goal is to improve the ecological knowledge of bog–mineral land transitions in north-eastern North America, as fundamental knowledge about lagg ecology is crucial in understanding its role in the functioning of bog ecosystems (Howie and Tromp-van Meerveld 2011) and also to developing restoration techniques for damaged lagg zones. A first specific objective is to elucidate the relationship between peat thickness and changes in vegetation composition along the bog–lagg–mineral land gradient. A second objective is to identify the major features in vegetation structure and abiotic environment that define the lagg.

## 2.2 Methods

### Relationship between peat thickness and vegetation

Transects perpendicular to visible gradient were drawn to investigate the relationship between peat thickness and vegetation. Twenty peatlands (Appendix 1) were visited for vegetation inventory in July and August of 2009. These were chosen as a representative subset of the largest non-harvested raised bogs in New Brunswick Province, eastern Canada. The majority of the province's large raised bogs are located on the east coast, but a number of smaller peatlands of the interior landscape were also included for representativeness. For technical reasons, some of the largest peatlands were excluded because they did not have entry points within one kilometre of a road, and no sites on Fundy Bay islands were studied. For each peatland, the entry point was defined as the closest point on the bog margin to the parking location. A bog–mineral land transect running perpendicular to the forest edge 200 m sideways from the entry point was then surveyed. In some cases, a highly disturbed zone (e.g. a building, road, forest clearcut or agricultural land) fell within this transect, an alternative location was then chosen either 100 m or 300 m from the entry point. For all transect, one end was located within the homogeneous open bog vegetation 30 m from the visible bog boundary (transition from low bog vegetation to medium or tall vegetation), and the other end was located on mineral land 30 m from the visible wetland boundary (based on frequency and abundance of wetland species). Vegetation was sampled every 0.5 m along each transect using the point-intercept method (recording all species touching a vertical rod). For vascular plants (all identified to species level), nomenclature follows Flora of North America Editorial Committee (1993+). For mosses, only *Sphagnum* and large terrestrial mosses (e.g. feather mosses and *Dicranum* species) were identified to species level. Ground lichens were identified to genus level only (e.g. *Cladina* lichens). Peat thickness was measured every 10 m by probing with a threaded steel rod.

### *Data analysis*

Vegetation gradients were described using a split moving window dissimilarity analysis (SMWDA) (Ludwig and Cornelius 1987; Cornelius and Reynolds 1991; Fortin and Dale 2005). With this method, a dissimilarity index (Squared-Euclidian Distance) is first calculated to compare vegetation composition between the two halves of a window moving along the transect. The dissimilarity index is then plotted against the location of the window on the transect, and analysis of the locations of peaks on this graph indicates the locations of ecotones. Window sizes of 10 m, 20 m and 30 m were chosen for analysis. Windows larger than 30 m were unable to detect small changes in community composition, and their “ghost areas” at the extremities of the transects (e.g. the two 15 m zones without dissimilarity values in bog and mineral land zones for a 30 m window) were too large to enable delimitation of the lagg zone. After obtaining dissimilarity indices for the three window sizes, pooled average Z-scores (standardised dissimilarities) were calculated using the algorithm provided by

Cornelius and Reynolds (1991). Finally, confidence intervals of Z-score (upper tenth percentile) were calculated following Camarero et al. (2006). R software was used for all calculations.

## Comparison of ecosystem properties of bog, lagg and mineral land

In order to better understand the underlying causes of bog–lagg–mineral land gradients, more thorough characterisation of the gradients in vegetation structure and soil chemistry was carried out during the summers of 2010 and 2011 for four of the 20 peatlands. Peatlands were chosen using three criteria: 1) lagg ecotone was found and clearly delineated in 2009 inventory; 2) lagg vegetation was of lagg-swamp type; 3) upland mineral lands were in relatively natural state. At each of these four peatlands, two parallel bog–lagg–mineral land transects were established, approximately 100 m apart (in relatively natural areas), between 200 m and 400 m from the entry point. For each transect, one sampling location was situated within the bog (approximately 100 m from the bog–lagg boundary), one in the centre of the lagg, and one on mineral land (20–30 m from the lagg–mineral land boundary). Exact sampling locations were chosen for vegetation that seemed most representative of the site, as well as for least anthropogenic influence. Because of the higher heterogeneity of lagg vegetation, additional sampling locations lying between the two transects were added to cover particular lagg plant communities (13 lagg sampling locations in total).

### *Vegetation sampling*

At each sampling location, one 10 m × 10 m quadrat was used to characterise the tree stratum, and the basal area of each tree was measured. A smaller nested 5 m × 5 m quadrat was used to estimate tall-shrub total cover and individual species cover-abundance in that stratum. Cover-abundance of herbaceous and moss species was evaluated using 16 small quadrats (0.25 m × 0.25 m) located on the perimeter of the 5 m × 5 m quadrat. Vegetation cover was evaluated in 2010 for the lags, and in 2011, for the bogs and mineral land environments.

### *Soil chemistry*

For each sampling location, surface soils were analyzed for pH, electrical conductivity (EC), total soil nitrogen, total soil phosphorus, and extractable concentrations of calcium, potassium, sodium, magnesium, manganese and iron. At each corner of the 5 m × 5 m quadrat, a sample of surface soil (5 cm thick) was taken for analysis. For bogs and lags, the soil was collected just below the living moss layer, just below the fresh undecomposed leaf litter (humus layer) for the mineral land. These four samples were pooled to form one homogeneous sample per sampling site. A small hole was dug at the soil sampling location, and the pH and EC of the soil's pore water were measured in situ using a portable handheld probe (pHep®5 pH/Temperature Tester, Hannah



Instrument, Model #98128). For the mineral land locations, pH and EC were measured in a soil paste obtained by mixing soil and distilled water. EC was adjusted to a temperature of 20°C, and corrected for H<sup>+</sup> concentration using the formula given by Sjörs (1950).

For the quantification of total nitrogen and total phosphorus, soils were mineralised using the method described by Parkinson and Allen (1975). Total nitrogen content was determined with a Flow Injection Analyser (FIA) (FIA Quikchem 4000, Lachat Instruments Division, Milwaukee, WI) and the Quikchem Method 13-107-06-2-D (Lachat Instruments Division, Milwaukee, WI). Total phosphorus content was determined using an inductively coupled argon plasma (ICP) spectrophotometer (ICP Optima 4300DV, Perkin-Elmer). Soil concentrations of potassium, calcium, magnesium, sodium, manganese and iron were measured in a saturated media extraction (SME) in which NH<sub>4</sub>Cl/BaCl<sub>2</sub> was used as the extractant (Amacher et al. 1990); cation concentrations in the extracts were measured using ICP.

### *Hydrology*

Within two of the four peatlands (Shippagan Peninsula and Miscou Island), water table levels were monitored for the bog, lagg and mineral land during the growing seasons of 2011 and 2012. These two peatlands were chosen using two criteria: 1) a typical lagg-swamp vegetation community was present at the margins; 2) they were located in the vicinity of our field house. Data were collected in permanently installed wells (1.20 m long PVC pipes, 65 cm of which were slotted and placed below the ground surface), which were installed at same sampling locations used for vegetation and soil chemistry. Because the effects of high water levels on plants are closely related to the presence or absence of hummocks (with more oxygenated soil), microtopographical relief was also characterised; a bubble level was used to evaluate relative surface altitudes at 16 equidistant locations along the four edges of a 5 m × 5 m plot.

### *Data analysis*

Randomization ANOVA tests were used to detect differences in vegetation structure and physicochemistry between the different zones of the bog–lagg–mineral land gradient ( $P < 0.05$ ). A randomization procedure was chosen because several variables (electrical conductivity, pH, total nitrogen, potassium, calcium, manganese) did not present homogeneity of variance (Bartlett's test), and because the sampling design was unbalanced (more data for lagg than for the other habitats). Fisher's protected least significant difference (LSD) procedure was used to compare means amongst the different zones. All statistical calculations were carried out using R software (R Development Core Team 2008).

## 2.3 Results

### Relationship between peat thickness and vegetation

Considering all 20 peatlands together, the positions of SMWDA-derived discontinuities correspond relatively well to the positions of boundaries defined during the initial field reconnaissance (SMWDA graphs in Appendix 2) : dissimilarity values are maximal at or near the visible bog–forest transition, 30 m from the beginning of the transect (in most SMWDA graphs). In several SMWDA graphs, a second peak occurs 30 m before the end of the transect, which is where the wetland boundary was identified in the field. For some transects (e.g. transect D), the first peak is so strong that it renders the second peak not statistically significant. Also, in transects where many species occupy small ranges on the gradient, small changes in species composition can result in significant peaks on the SMWDA graphs. This is particularly true for some of the transitional swamp communities (e.g. transect T), where peaks most likely fail to indicate significant changes within the ecosystem. Thus, the SMWDA results show relatively well the diversity of situations found among the different transects, but must be interpreted with caution. Using both the results from SMWDA and a careful analysis of plant species and peat thickness changes (Appendix 2), transects were classified into four transition types (Figure 2.1).

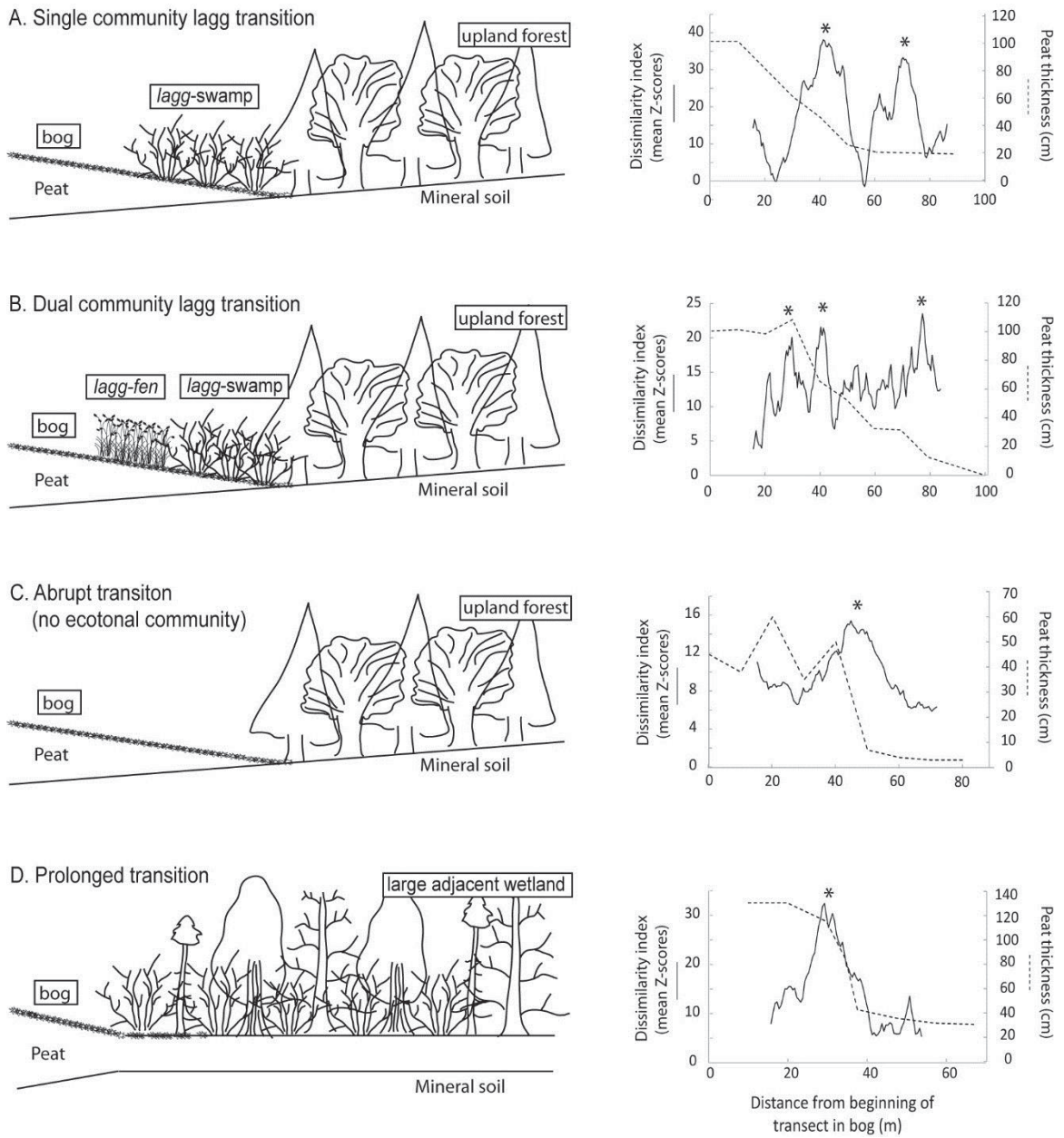


Figure 2.1: Illustrations of the four major types of bog–mineral land transitions in eastern Canada, with one example of SMWDA graph for each type: A) a gradient showing an ecotonal lagg-swamp community (transects A–H follow this model; transect A is shown); B) a gradient showing two ecotonal communities (transects I–K follow this model; transect K is shown); C) an abrupt bog-forest gradient (transects L–N follow this model; transect M is shown); and D) a large swamp at the margin of a bog (transects O–T follow this model; transect P is shown). See Appendices 1 and 2 for further information on each of the twenty transects

### *Confined transitions*

Firstly, Figure 2.1A shows the most common situation (8 examples), where a transition with one ecotonal community was found. In general, tall shrubs (*Alnus incana* ssp. *rugosa*, *Ilex (Nemopanthus) mucronatus*, *Ilex verticillata*, *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*, *Rhododendron canadense*) were more frequent and abundant within the transition zone than within the bog or the mineral forest (example shown in Figure 2.2). Tall graminoids (*Calamagrostis canadense*, *Carex stricta*) were also particularly abundant in two transition zones (example shown in Figure 2.3).



Figure 2.2: Picture showing a tall shrub ecotonal community



Figure 2.3: Picture showing a tall graminoid ecotonal community

Figure 2.1B shows a second situation, which was found in three transects. In these transects, the transition zone was divided into two sub-zones: one zone was dominated by graminoids or small shrubs (i.e. a lagg-fen) and the other dominated by tall shrubs or trees (i.e. a lagg-swamp).

Figure 2.1C shows a third situation, which was also found in three transects. For these transects, no ecotonal community was detected and only a sharp bog–mineral land transition was found. The abrupt transition corresponded relatively well with a sudden change in peat thickness.

For all of these 14 transects that crossed a peatland–mineral land boundaries (types A, B, C), the peaks of the SMWDA graphs delineating wetland are generally associated with low peat thickness, most often between 10 and 30 cm (Appendix 2). Yet, for types A and B, there is no such clear relationship between the location of the bog–lagg transition and peat thickness: the peaks of the SMWDA graphs indicating the bog–lagg transition are associated with peat thickness ranging from 30 cm to more than 100 cm. Interestingly, these findings shows that, in the majority of peatlands, the lagg is located on average on more than 30 cm of peat.

### *Unconfined transitions*

For the remaining six sites (Figure 2.1D and Figure 2.4), only a part of the gradient was covered, as a large peaty swamp was found adjacent to the peatland. In these cases, mineral land was not reached due to time limitation and technical constraints, and the transects were ended after 100 m of peaty swamp. Although these peatlands cannot be used to improve our knowledge about the delineation of wetland boundaries, their existence is flagged because they represent a significant type of marginal wetland habitat for raised bogs.



Figure 2.4: Picture showing a peaty swamp community

## Comparison of ecosystem properties of bog, lagg, and mineral land

### Vegetation structure

Results from cover-abundance inventory data shows that the changes found in vegetation composition (using SMWDA) also reflect into significant differences in vegetation structure in the three delimited zones: the bog, the lagg, and the mineral land (Figure 2.5). Compared to bog and mineral land, a unique feature of the lagg is the importance of the tall-shrub stratum (59% ground cover vs. 0% in bog and 19% in mineral land). The lagg is also characterised by intermediate covers of *Sphagnum*, herbaceous plants and trees. For the *Sphagnum* and herbaceous strata, there is a gradual decrease in abundance from bog to mineral land. For the tree stratum, the change in dominant species (*Picea mariana* on bog; *Acer rubrum*, *Thuja occidentalis*, *Abies balsamea*, *Larix laricina* on lagg and mineral land) is also reflected by a gradual increase in total tree basal area from bog to mineral land.

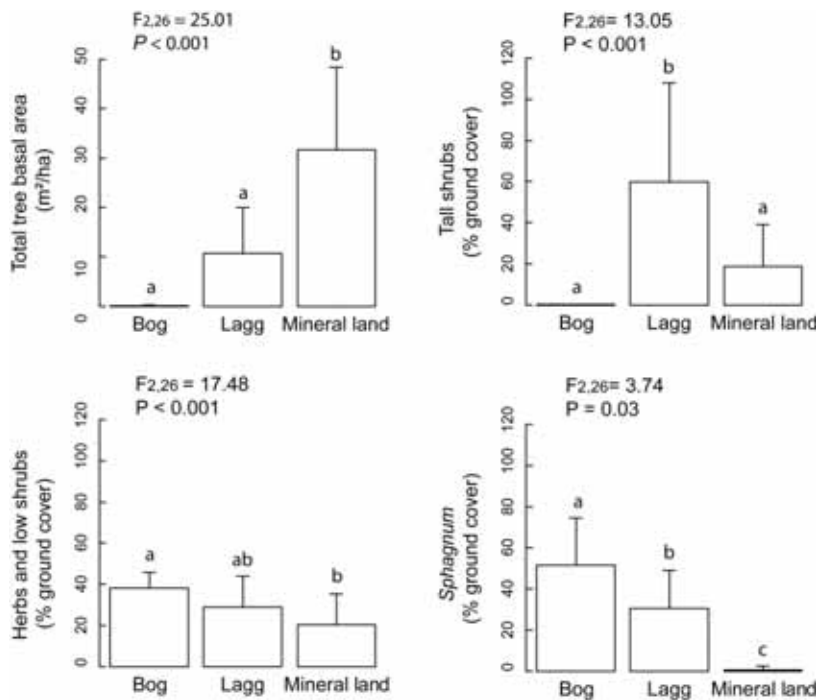


Figure 2.5: Changes in vegetation structure along the bog–lagg–mineral land gradient on four raised bogs in eastern Canada. Total tree basal area, cover of tall shrubs, cover of herbaceous and low shrub species, and cover of *Sphagnum* in bogs (n=8), lags (n=13) and mineral land zones (n=8) (means with one standard deviation). Different letters indicate that cover values are significantly different between the corresponding ecosystems ( $P < 0.05$ ; LSD test).

### *Soil chemistry*

Major finding concerning soil chemistry is that, of the three habitat types studied, the lagg is by far the most variable for soil chemistry. Figure 2.6 shows distribution patterns for eight soil variables: pH, EC, and extractable soil concentrations for six cations (Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn). pH is significantly higher in lagg ( $4.4 \pm 0.6$ ) than in bog ( $3.7 \pm 0.2$ ) and mineral land ( $3.8 \pm 0.3$ ). EC is not significantly different between lagg ( $101 \pm 68 \mu\text{S}$ ) and bog ( $66 \pm 18 \mu\text{S}$ ), but is significantly higher in mineral land ( $387 \pm 219 \mu\text{S}$ ). Soil concentrations of all cations are not significantly different between bog and lagg (Figure 2.7).

Measured concentrations in total soil nitrogen and total soil phosphorus are both statistically significant different between the three habitats ( $P < 0.05$ ). The significant differences detected within the nutrient pool of the surface soil are: 1) total soil nitrogen is significantly higher in lagg and mineral soils than in bog, and 2) total soil phosphorus is significantly higher in lagg than in mineral soils, and significantly higher in mineral than in bog soils. Because analysis of the stoichiometry between these two elements can provide some additional cues about the general functioning of the ecosystem, soil concentrations are illustrated in a combined graph that allows comparison of values on the two axis (Figure 2.7). This graph shows that soil N:P ratio in lagg ( $8.7 \pm 2.5$ ) is significantly lower than in bog ( $16.9 \pm 6.1$ ) and mineral land ( $14.3 \pm 3.9$ ).



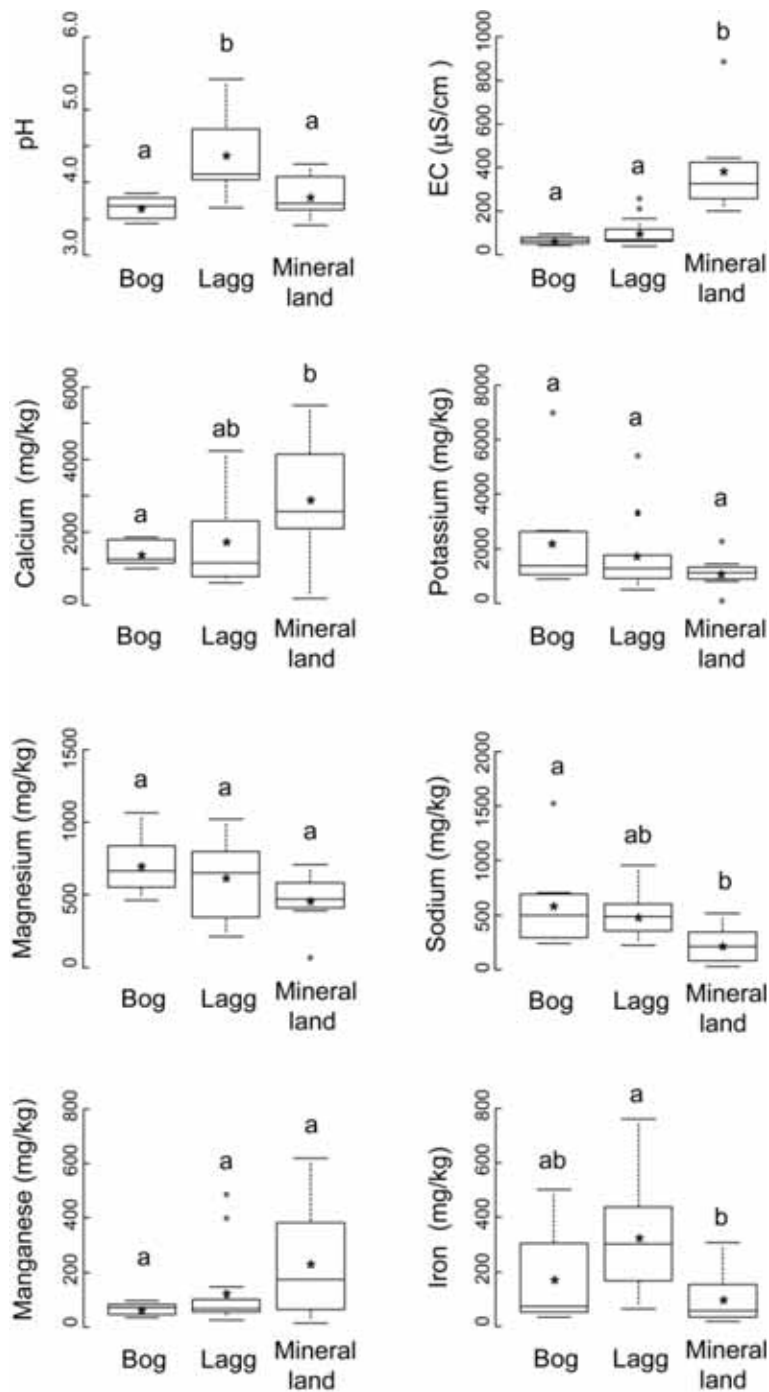


Figure 2.6: Boxplots showing the distribution of soil chemistry variables along the bog–lagg–mineral land gradient at four raised bogs in eastern Canada. Means (asterisks) with different letters are significantly different (ANOVA randomization test,  $P < 0.05$ ; followed by LSD test)

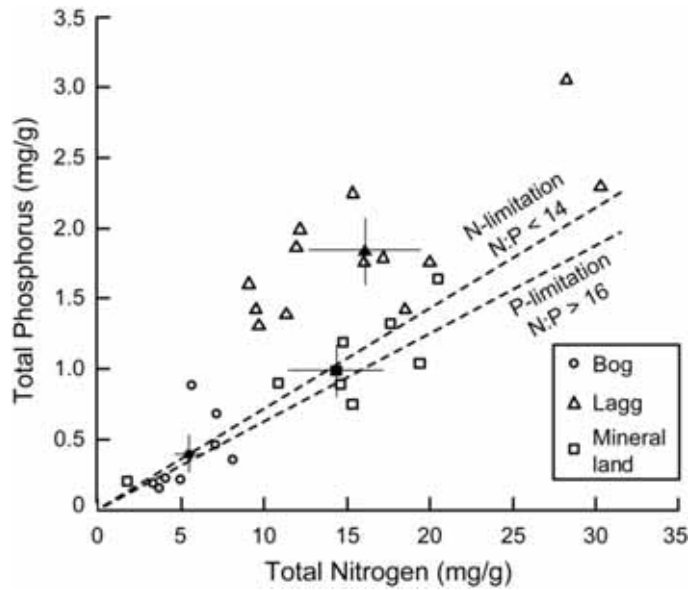


Figure 2.7: Study of the relationship between total nitrogen and total phosphorus in the surface soils of three different habitats (bog, lagg, mineral land), a method suggested by Bedford et al. (1999) to identify nutrient limitations in wetland ecosystems. Open symbols represent data points from four different peatland complexes, and filled symbols represent mean values with one standard deviation. Points above the upper line indicate nitrogen-limited systems (N:P ratio below 14), points below the lower line indicate phosphorus limitation (N:P ratio above 16), and points falling between the two lines indicate co-limitation by nitrogen and phosphorus. Total nitrogen is similar in lagg and mineral land, and significantly lower in bog ( $P < 0.05$ ). Total phosphorus is significantly different between the three habitat types ( $P < 0.05$ ). Mean N:P ratios are significantly different between lagg (8.7) and the other habitats (bog :13.8; mineral land: 14.5)

## Hydrology

The measurements of water table level confirm that the lagg is part of the wetland ecosystem, as the water table remains at or near the surface during the growing season (Figure 2.8). Water table level fluctuates substantially in the lagg (43 cm fluctuation in site A, 22 cm fluctuation in site B for 2012 season), but is always relatively high (on average, -4 cm for site A, 0 cm in site B) compared to the adjacent mineral land (in average, -43 cm in site A, -44 cm in site B). In fact, the lagg is the only one of the three studied habitats in which depressions are abundant and filled with standing water during spring. Small vernal pools are also present within the mineral land, but are less abundant than in the lagg.

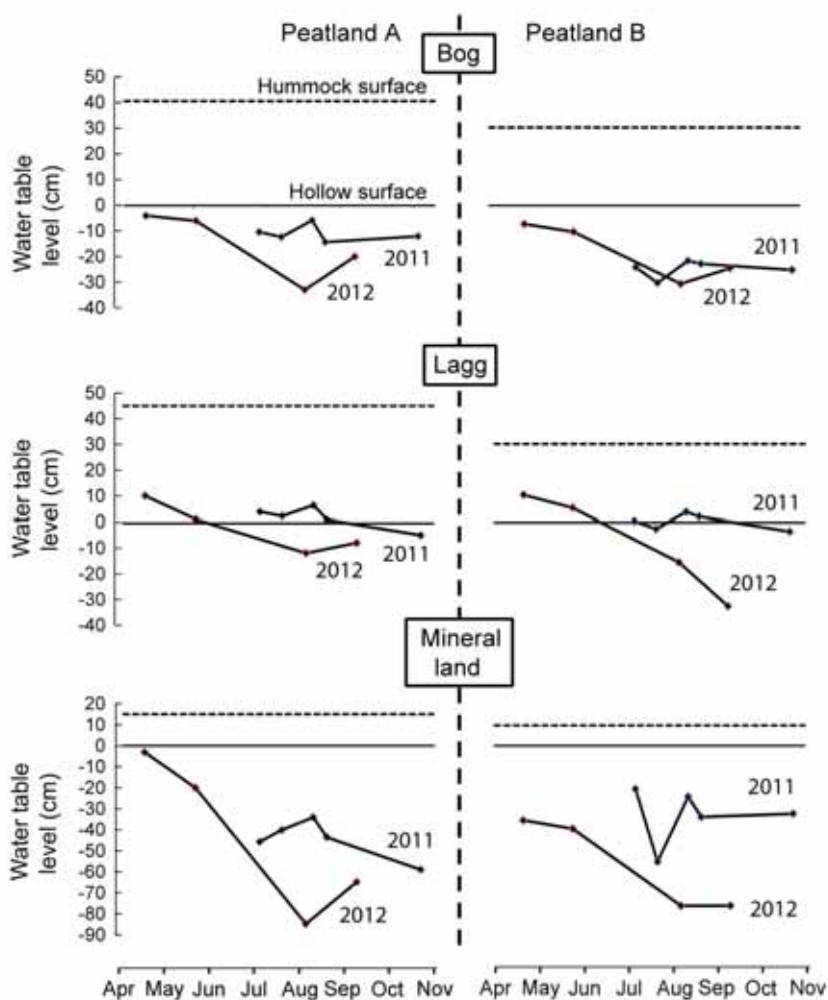


Figure 2.8: Water table levels in bog, lagg and mineral land at two peatland complexes (A: Miscou Island; B: Shippagan Peninsula) during the growing seasons of 2011 and 2012. Hummock and hollow surface represent maximum and minimum values among the 16 measurements in each plot.

## 2.4 Discussion

Four main types of bog–mineral land transition occur in the raised bogs of eastern Canada: 1) Single community lagg transition - a narrow transition with a lagg-swamp ecotonal community (most common transition type); 2) Dual community lagg transition - a narrow transition with two ecotonal communities, a lagg-fen (usually on the “bog side”) and a lagg-swamp (usually on the “forest side”); 3) Abrupt transition - an abrupt transition without an ecotonal community; and 4) Prolonged transition - a broad transition with a large wetland adjacent to the bog. Lags are clearly part of the peatland ecosystem as they occur on peat soils, but they differ from both of the adjacent habitats (bog and mineral land) in terms of vegetation structure, hydrology and soil chemistry.

### The lagg: an integral part of the peatland complex

A major argument for including the lagg within the peatland complex is the average peat thickness found in lagg once delimited by the vegetation analyses. In transects studied, the peat thickness was most often 10 to 30 cm at the outer limit between the mineral land forest community and the ecotonal lagg community (swamp or fen), but substantially thicker than 30 cm when truly within the lagg community on the side of the bog. Interestingly, these results concord with those of Howie (2013), where lags were also located on peat soils (average peat thickness of 1.0 m in “Spirea Thicket” lags and 1.2 m in “Carex Fen” lags ).

It is interesting to note that, in general, our delineation of the lagg outer limit, identified by a plant community change, concur well with the universally recommended standard of 30 cm for peatland definition (Wheeler and Proctor 2000; Joosten and Clarke 2002). In contrast, for the bog–lagg boundary (the inner edge of a plant community change), there was no consistency among the studied peatlands that could support a definition based on peat thickness limit. This discrepancy may be explained by the fact that raised bogs are more driven by autogenic processes, while ecology of the lagg is driven by factors (hydrology and nutrient enrichment) that are intrinsically linked to the topography and geomorphology of the general landscape (Rydin and Jeglum 2006). This dominance of allogenic factors also translates into an absence of common pattern in the width of the transition zone; absence of typical width was also found in previous case studies in north-eastern North America (Damman and Dowhan 1981; Pellerin et al. 2009), and Europe (Gorham 1950; Blackwell 1992). However, we highlight that, in our view, a transitional habitat should be significantly influenced by bog water if it is to be termed a lagg; and, thus, an adjacent swamp whose area is large compared to that of the bog should not be regarded as a lagg.

## Vegetation: lagg has a unique structure and composition

Interestingly, our classification of the 20 bog – mineral land transitions is similar to what have been described recently for bogs on the Pacific Coast of Canada (Howie 2013), where four types of transitions were identified: 1) *Spirea* thicket lagg (akin to *lagg-swamp* community found in Single community lagg transition of Figure 2.1A), 2) *Carex* fen lagg (akin to *lagg-fen* community found in Dual community lagg transition of Figure 2.1B), 3) direct transition (a type without any ecotonal community, similar to Abrupt transition of Figure 2.1C); 4) peaty forest (akin to Prolonged transition of Figure 2.1D). In both studies, lagg plant communities are peculiar in that they are often composed of ecotonal species which are more abundant in the lagg than in either of the flanking (bog and mineral land) habitats. In eastern Canada, examples of ecotonal species include the shrubs *Alnus incana* ssp. *rugosa*, *Ilex mucronatus* and *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*; and the graminoids *Calamagrostis canadense* and *Carex aquatilis*. According to local botanical knowledge, these are wetland species, although most are classified as swamp (forested wetland), marsh or fen (minerotrophic peatland) species rather than as bog species (Marie-Victorin 1995; Newmaster et al. 1997; Hinds 2000; Payette and Rochefort 2001; MDDEP 2008; Blaney 2011).

Comparison of vegetation structure in bog, lagg and mineral land plant communities indicates that lagg does not have an intermediate structure, and it is clearly not an ecocline. The lagg is, in fact, more structured than either of the adjacent habitats, with strong cover-abundance within all four vegetation strata (trees, shrubs, herbs, mosses); whereas only two or three dominant strata are characteristic for bog or mineral land. In particular, the tall-shrub stratum is denser in the lagg. Interestingly, differences in vegetation structure originating from the presence of ecotonal species have been described previously in various types of transitions, such as forest–barren transitions in eastern Canada (Burley et al. 2010), pakihī mire–upland forest transitions in New Zealand (Agnew et al. 1993), and within wetland zonation patterns occurring along the margins of rivers, lakes, ponds, and salt marshes (Keddy 1983; Pennings and Callaway 1992; Traut 2005; Whitehouse and Bayley 2005).

Dominance of tall-shrubs in the lagg zone contrasts with some of the traditional terms used to refer to the lagg (i.e. “lagg-fen” and “marginal fen”), where a lagg is often seen as dominated by an open graminoid plant community. Traditional view of the lagg as open lagg-fen could be the results of the geographical clusters in which early lagg studies took place (i.e. Fennoscandinavia and the British Island), as lagg dominated by trees or shrubs are also present in other regions (e.g. Central Europe, continental climate) (Gore 1983; Ellenberg and Strutt 2009). A similar pattern occurs in North-America, as well developed lagg-fens are documented in plateau bogs under higher oceanic influences (Damman and Dowhan 1981; Damman 1986).

## Hydrology: a discriminant element

From a hydrological perspective, the lagg is a unique zone characterised by 1) a higher water table (at or near the ground surface) than in the adjacent habitats, and 2) depressions filled with standing water that cover most of its surface area, at least following snowmelt or heavy precipitations. In general, our results accord with those of previous studies on lagg hydrology such as Pellerin et al. (2009) who also recognised the lagg of a bog in southern Quebec as a particularly wet zone, with high water table and a high proportion of its surface covered by open water. Although we did not measure the extent of open water for our sites, it was relatively abundant in most of the lags we visited.

The water table of the studied lags fluctuated substantially, but differences with adjacent ecosystems were not as important as in other studies (Damman and Dowhan 1981; Damman 1986; Howie 2013). In the literature, larger fluctuations are explained by the fact that excess rainfall flows across the dome of the bog through the acrotelm and is then channelled into the lagg, by which it can efficiently leave the system. We hesitate to generalise from the different responses observed in the two peatlands we characterised; further study is needed to improve our knowledge of the hydrological functioning of the lagg zone in eastern Canada.

## Soil chemistry: lagg is poor in base cations, but enriched in nutrients

Considering that the lagg is traditionally referred to as a particular type of fen, i.e. "marginal fen" (Conway 1949) or "lagg-fen" (Rydin and Jeglum 2006), one of our most surprising results is the low concentrations of base cations found in surface soils of the lagg, which are not significantly higher than in the bog. Also, we found a significant difference in pH, but the average pH value of 4.4 in the lagg peat is still relatively low for fen (Rydin and Jeglum 2006; Andersen et al. 2011). Low pH and base cation concentrations in the lagg zone are mostly explained by poor mineral soils in the surroundings and, in fact, the concentrations measured within the mineral land top 5 cm of soil are not significantly different from those in bog peat. Different patterns may however occur in areas with different mineral soil types: the four peatlands chosen for the soil chemistry study are all located in the "Eastern Lowlands" ecoregion of New Brunswick, which has relatively poor soils (TECWG 2003). Although pH is only slightly elevated, we think it may be a major factor in explaining the denser (and probably more productive) vegetation of the lagg. From a plant perspective, the higher pH values of lagg soils are closer to those associated with optimal bioavailability of many nutrients (Arnon et al. 1942; Chapin III 1980), and so reflect a much more favourable growing environment.

Another interesting finding is the relatively high phosphorus concentrations measured in lagg soils, compared to bog and mineral land soils. One hypothesis to explain the large phosphorus pool in lagg soils is enhanced phosphorus uptake by lagg plants following flooding. Increased mobilisation of phosphorus due to iron oxide reduction is a phenomenon that is known to occur in various anoxic soils (Chang and Chu 1961; Richardson

1985; de Mello et al. 1998). The high concentrations of extractable iron that we measured in lagg soils (328 mg/g, compared to 175 mg/g in bog and 101 mg/g in mineral soils) are consistent with operation of this mechanism.

In addition to the simple quantification of concentrations in elements, analysis of the stoichiometry (ratio between elements) can also provide interesting cues about limiting nutrients and the general functioning of the ecosystem (Tilman 1985; Vitousek et al. 2010). Notably, analysis of the nitrogen:phosphorus ratio (ecological stoichiometry) in biomass, litter or soil is a method increasingly used to identify the effects of these nutrients on ecosystem functioning, as nutrient limitations inferred from stoichiometry are usually the same as those identified by conducting more laborious traditional fertilisation experiments (Koerselman and Meuleman 1996; Verhoeven et al. 1996; Bedford et al. 1999; Tessier and Raynal 2003). According to the literature review of Bedford et al. (1999), stoichiometry can be used to identify nutrient limitation in various wetland types (bog, fen, swamp, marsh) in North America, where a N:P ratio (in either plant biomass or soils) below 14 usually suggests a nitrogen-limited environment, a ratio higher than 16 suggests a phosphorus-limited environment, and a ratio between 14 and 16 suggests an environment with nitrogen and phosphorus co-limitation. Stoichiometric analysis of our soil samples suggests that the lagg is nitrogen-limited (N:P ratio 8.7), whereas bog and mineral land tend to be phosphorus-limited or co-limited by nitrogen and phosphorus (N:P ratios 16.9 and 14.3 respectively). Thus, in this respect, the lagg resembles mineral-soil wetlands (marshes and swamps) more closely than peatland ecosystems with organic soils (bogs and fens) (Bedford et al. 1999); a result that concords with the observation that tall-shrub swamp vegetation dominates in most lags. The fact that nutrient limitations in the lagg appear to differ from those on the adjacent bog and mineral ground reinforces our view that this is a unique habitat with singular environmental conditions.

## **2.5 Conclusion**

Specific plant communities and structure are often present at the margins of raised bogs in Canada (this study; Howie 2013). Although these ecotonal lagg communities occupy relatively narrow bands around the perimeters of raised bogs, they comprise species that are not found in typical bog communities. Interestingly, the change from lagg vegetation to mineral land vegetation coincides relatively well with the 30 cm peat thickness standard that is promoted worldwide for delineating peatlands. From a wetland conservation perspective, these two results emphasise that: 1) lagg is an important microhabitat for the biodiversity of peatland complexes; and 2) lagg areas must be regarded as integral parts of peatland complexes. Thus, in bog conservation schemes, any buffer zone should commence at the outer edge of the lagg, rather than at the outer edge of ombrotrophic vegetation, in order to protect the peatland as a whole. Ecological restoration of a lagg in a degraded landscape should aim to restore the vegetation, hydrology and soil chemistry, as it is the combination of these three factors that defines the lagg as a unique habitat.

## **2.6 Acknowledgements**

Financial support for this research was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministry of Natural Resources and Energy of New Brunswick, and the Canadian Sphagnum Peat Moss Association and its members. Personal grants to Étienne Paradis were provided by the Fonds québécois de recherches sur la nature et les technologies and the Institut Hydro-Québec en Environnement, Développement et Société. We are grateful to Phan Cat Tuong Le, Catherine Emond, Marie-Eve Gauthier, Maud Gauthier, Virginie Laberge, Flor de María Salvador Pérez, and Torben Russo for assistance in the field. We thank members of Peatland Ecology Research Group and Olivia Bragg for comments on this study.



## 2.7 References

- Agnew ADQ, Wilson JB, Sykes MT (1993) A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand. *J Veg Sci* 4:273–278
- Amacher MC, Henderson RE, Breithaupt MD, Seale CL, LaBauve JM (1990) Unbuffered and buffered salt methods for exchangeable cations and effective cation-exchange capacity. *Soil Sci Soc Am J* 54:1036–1042
- Andersen R, Rochefort L, Landry J (2011) La chimie des tourbières du Québec : une synthèse de 30 années de données. *Nat Can* 135:5–14
- Anderson DS, Davis RB (1997) The vegetation and its environments in Maine peatlands. *Can J Bot* 75:1785–1805
- Arnon DI, Fratzke WE, Johnson CM (1942) Hydrogen ion concentration in relation to absorption of inorganic nutrients by higher plants. *Plant Physiol* 17:515–524
- Attrill MJ, Rundle SD (2002) Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuar Coast Shelf S* 55:929–936
- Bedford B, Walbridge MR, Aldous A (1999) Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology* 80:2151–2169
- Blackwell I (1992) A hydrological study of the lagg zone of Clara Bog, County Offaly, Ireland. Dissertation, Imperial College, University of London
- Blaney S (2011) Nova Scotia Wetland Indicator Plant List. <http://www.gov.ns.ca/nse/wetland/indicator.plant.list.asp>. Accessed 13 March 2013
- Boughton EA, Quintana-Ascencio AF, Menges ES, Boughton RK (2006) Association of ecotones with relative elevation and fire in an upland Florida landscape. *J Veg Sci* 17:361–368
- Burley ST, Harper KA, Lundholm JT (2010) Vegetation composition, structure and soil properties across coastal forest–barren ecotones. *Plant Ecol* 211:279–296
- Camarero JJ, Gutierrez E, Fortin M (2006) Spatial patterns of plant richness across treeline ecotones in the Pyrenees reveal different locations for richness and tree cover boundaries. *Global Ecol Biogeogr* 15:182–191
- Chang SC, Chu WK (1961) The fate of soluble phosphate applied to soils. *J Soil Sci* 12:286–293
- Chapin III FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annu Rev Ecol Syst* 11:233–260
- Choesin D, Boerner REJ (2002) Vegetation boundary detection: a comparison of two approaches applied to field data. *Plant Ecol* 158:85–96
- Conway VM (1949) The bogs of central Minnesota. *Ecol Monogr* 19:173–206
- Cornelius JM, Reynolds JF (1991) On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. *Ecology* 72:2057–2070

- Damman AWH (1986) Hydrology, development and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. *Can J Bot* 64:384–394
- Damman AWH, Dowhan JJ (1981) Vegetation and habitat conditions in Western Head Bog, a southern Nova Scotian plateau bog. *Can J Bot* 59:1343–1359
- de Mello JWV, Barrón V, Torrent J (1998) Phosphorus and iron mobilization in flooded soils from Brazil. *Soil Sci* 163:122–132
- Ellenberg HH, Strutt GK (2009) *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge
- Flora of North America Editorial Committee (ed) (1993+) *Flora of North America North of Mexico*. 12+vols. New York and Oxford. <http://www.efloras.org>. Accessed 6 June 2012
- Fortin MJ, Dale MRT (2005) *Spatial analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Fortin MJ, Drapeau P (1995) Delineation of ecological boundaries: comparison of approaches and significance tests. *Oikos* 72:323–332
- Gore, AJP (1983) *Ecosystems of the World, 4B: Mires, Swamp, Bog, Fen and Moor. Regional studies*. Elsevier, Amsterdam
- Gorham E (1950) Variation in some chemical conditions along the borders of a *Carex lasiocarpa* fen community. *Oikos* 2:217–240
- Hennenberg KJ, Goetze D, Kouamé L, Orthmann B, Porembski S (2005) Border and ecotone detection by vegetation composition along forest-savanna transects in Ivory Coast. *J Veg Sci* 16:301–310
- Hinds HR (2000) *The flora of New Brunswick: a manual for the identification of the vascular plants of New Brunswick*. University of New Brunswick, Fredericton
- Howie SA (2013) *Bogs and their lags in coastal British Columbia, Canada: Characteristics of topography, depth to water table, hydrochemistry, peat properties, and vegetation at the bog margin*. Dissertation, Simon Fraser University
- Howie SA, Tromp-van Meerveld I (2011) The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands* 31:613–622
- Hufkens K, Scheunders P, Ceulemans R (2009) Ecotones in vegetation ecology: methodologies and definitions revisited. *Ecol Res* 24:977–986
- Jeglum JK, He F (1995) Pattern and vegetation–environment relationships in a boreal forested wetland in northeastern Ontario. *Can J Bot* 73:629–637
- Joosten H, Clarke D (2002) *Wise use of mires and peatlands - Background and principles including a framework for decision-making*. International Mire Conservation Group and International Peat Society

- Keddy PA (1983) Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: effects of exposure on zonation patterns. *Ecology* 64:331–344
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996) The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J Appl Ecol* 33:1441–1450
- Leopold A (1933) *Game management*. Charles Scribner's Sons. Reprinted in 1986. University of Wisconsin Press, Madison
- Livingston BE (1903) The distribution of the upland societies of Ken country, Michigan. *Bot Gaz* 35:36–55
- Ludwig JA, Cornelius JM (1987) Locating discontinuities along ecological gradients. *Ecology* 68:448–450
- Marie-Victorin, Fr (1995) *Flore laurentienne*, 3rd edn. Presses de l'Université de Montréal, Montréal
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec (MDDEP) (2008) Politique de protection des rives, du littoral et des plaines inondables, Note explicative sur la ligne naturelle des hautes eaux : la méthode botanique experte. <http://www.mddep.gouv.qc.ca/eau/rives/note-explic.pdf>. Accessed 13 March 2013
- Newmaster SG, Harris AG, Kershaw LJ (1997) *Wetland plants of Ontario*. Lone Pine Publishing, Toronto
- Parkinson JA, Allen SE (1975) A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Commun Soil Sci Plan* 6:1–11
- Payette S, Rochefort L, ed (2001) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec
- Pellerin S, Lagneau LA, Lavoie M, Larocque M (2009) Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *C R Biol* 332:720–731
- Pennings SC, Callaway RM (1992) Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology* 73:681–690
- R Development Core Team (2008) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>. Accessed 10 March 2013.
- Richardson CJ (1985) Mechanisms controlling phosphorus retention capacity in freshwater wetlands. *Science* 228:1424–1427
- Risser PG (1993) Ecotones at local to regional scales from around the world. *Ecol Appl* 3:367–368
- Risser PG (1995) The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45:318–325
- Rydin H, Jeglum JK (2006) *The biology of peatlands*. Oxford University Press, New York

Sjörs H (1948) Myrvegetation i Bergslagen (Mire vegetation in Bergslagen, Sweden). *Acta Phytogeogr Suec* 21:1–299

Sjörs H (1950) On the relation between vegetation and electrolytes in North Swedish mire waters. *Oikos* 2:241–258

Tessier JT, Raynal DJ (2003) Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *J Appl Ecol* 40:523–534

The Ecosystem Classification Working Group (TECWG) (2003) *Our landscape heritage: the story of ecological land classification in New Brunswick* ISBN:1-55236-220-5. New Brunswick Department of Natural Resources and Energy. [http://www2.gnb.ca/content/gnb/en/departments/natural\\_resources/ForestsCrownLands/content/ProtectedNaturalAreas/OurLandscapeHeritage.html](http://www2.gnb.ca/content/gnb/en/departments/natural_resources/ForestsCrownLands/content/ProtectedNaturalAreas/OurLandscapeHeritage.html). Accessed 10 August 2014.

Tilman D (1985) The resource-ratio hypothesis of succession. *Am Nat* 125:827–852

Tiner RW (1999) *Wetland indicators: a guide to wetland identification, delineation, classification, and mapping*. CRC Press, Boca Raton

Traut BH (2005) The role of coastal ecotones: a case study of the salt marsh/upland transition zone in California. *J Ecol* 93:279–290

van der Maarel E (1990) Ecotones and ecoclines are different. *J Veg Sci* 1:135–138

Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996) Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends Ecol Evo* 11:494–497

Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecol Appl* 20:5–15

Walker S, Wilson JB, Steel JB, Rapson GL, Smith B, King WM, Cottam YH (2003) Properties of ecotones: evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient. *J Veg Sci* 14:579–590

Wheeler BD, Proctor MCF (2000) Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *J Ecol* 88:187–203

Whitehouse HE, Bayley SE (2005) Vegetation patterns and biodiversity of peatland plant communities surrounding mid-boreal wetland ponds in Alberta, Canada. *Can J Bot* 83:621–637

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279–338

## 2.8 Appendices

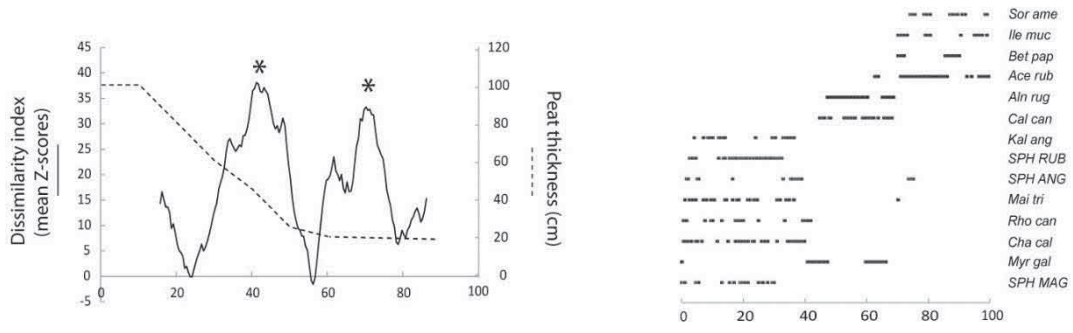
Appendix 1. Geographic locations of the 20 peatlands. The four marked with asterisks are the ones that were chosen for detailed characterisation. Those with two asterisks were also chosen for hydrological studies.

Bog	Coordinates	Comments (nearest town / name of the bog)
A**	47.738938,-64.745053	Shippagan Peninsula
B*	46.210466,-64.988129	New Scotland
C	45.722429,-67.108705	Magaguadavic
D	46.92595,-65.588429	Miramichi
E	47.762152,-64.954244	Caraquet region - Rue du Voilier
F	46.145835,-64.440615	Basse-Aboujagane
G	47.589358,-64.929979	Losier Settlement
H	47.773473,-64.947056	Caraquet region - Allée des Chénards
I**	47.935445, -64.535544	Miscou Island - South of the island
J*	47.77081,-65.132196	Caraquet region - St-Léolin
K	46.673449,-64.728405	Cap Lumière
L	47.739283,-65.233397	Caraquet region - Black Rock
M	47.725766,-65.333898	Stonehaven
N	46.807383,-65.002463	Kouchibouguac NP – Tweedie's bog
O	45.75325,-67.017982	Harvey Lake
P	47.743401,-65.05924	Caraquet region – Bertrand
Q	46.812724,-64.953085	Kouchibouguac NP – Kelly's bog
R	47.993607,-64.526961	Miscou Island - Centre of the island
S	45.411023,-67.283242	Andersonville
T	45.202007,-66.469824	Lepreau

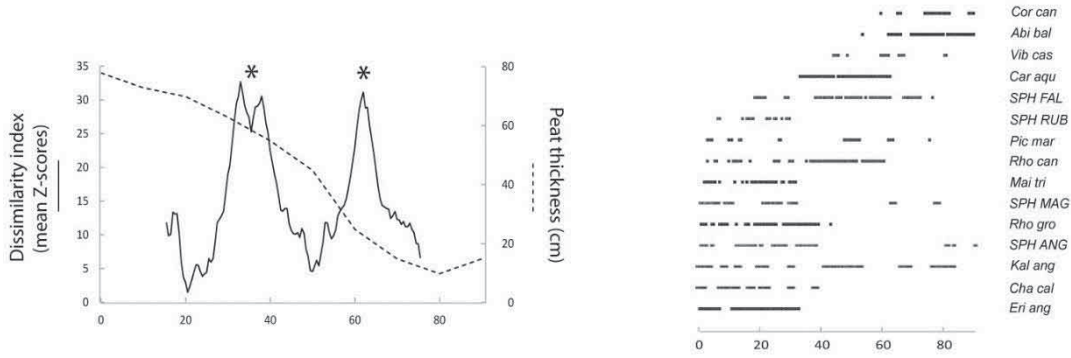


Appendix 2. Graphs for the 20 studied raised bogs showing: 1) changes in vegetation composition (dissimilarity index obtained using SMWDA) and peat thickness profiles across the bog–mineral land transition; and 2) species distributions across the bog–mineral land transition (showing only species present at more than 2% of the points sampled).

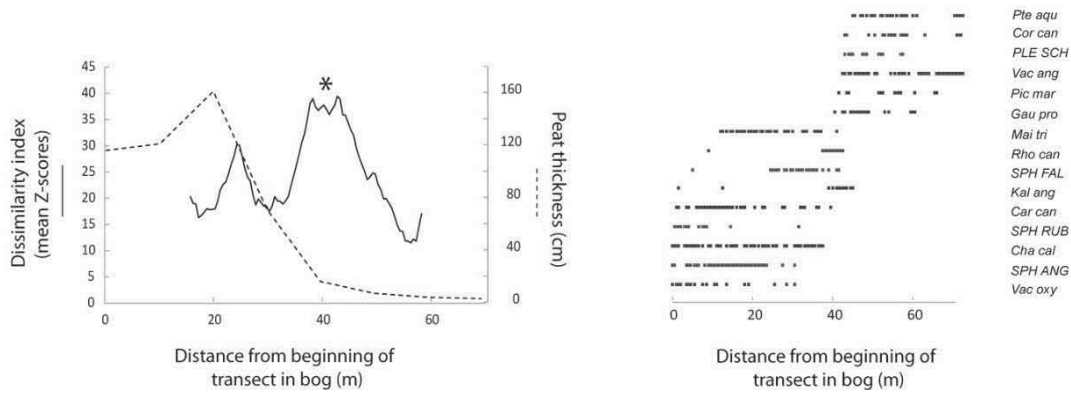
A



B

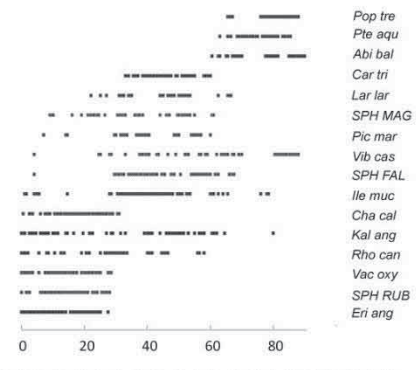
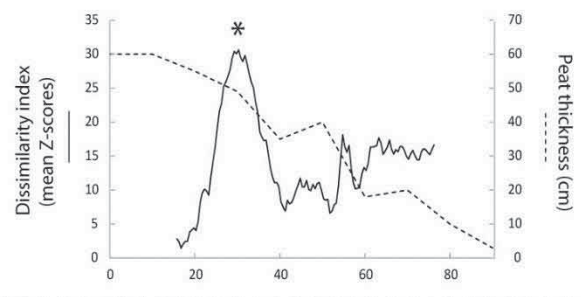


C

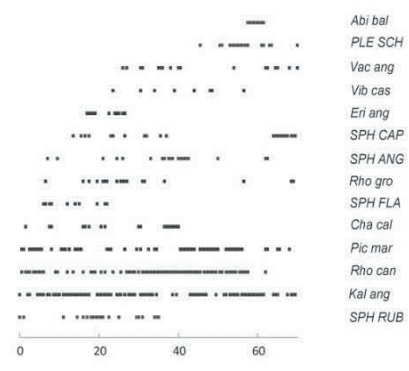
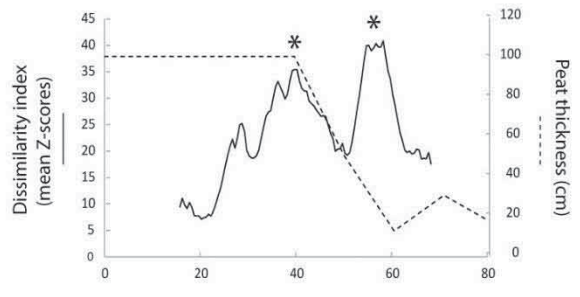




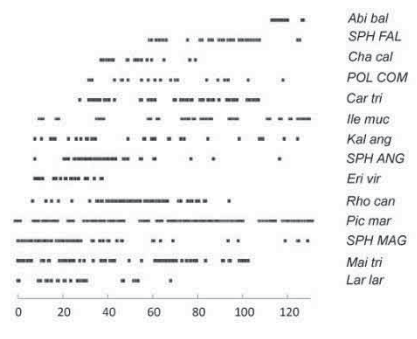
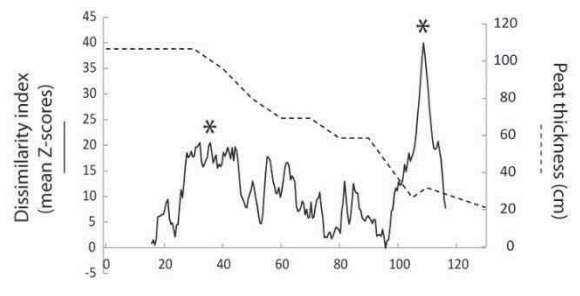
D



E



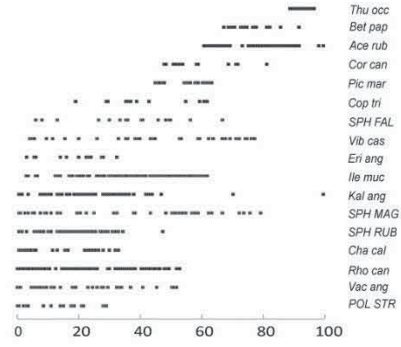
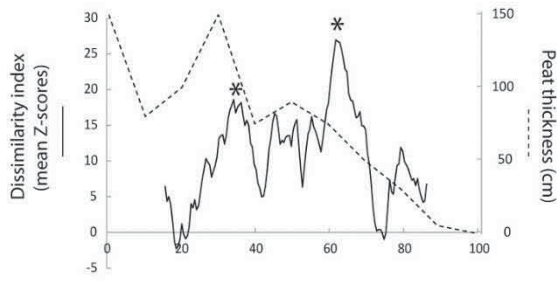
F



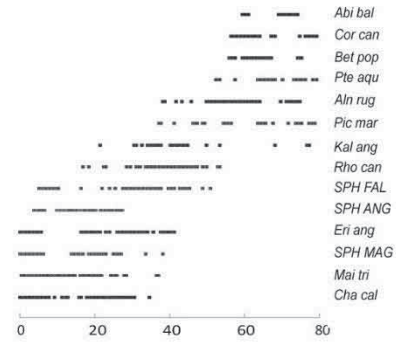
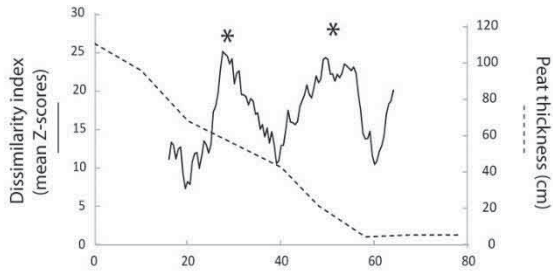
Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

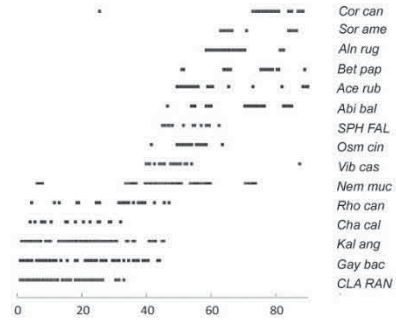
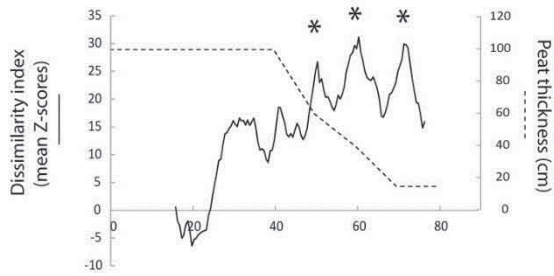
G



H



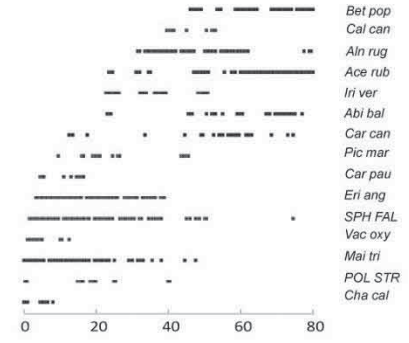
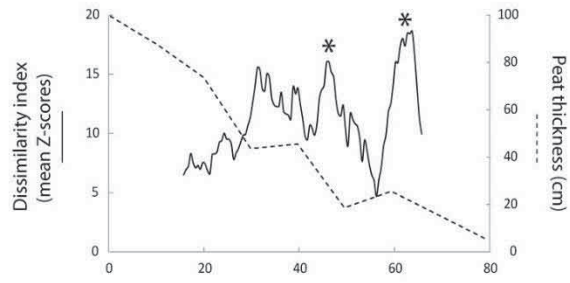
I



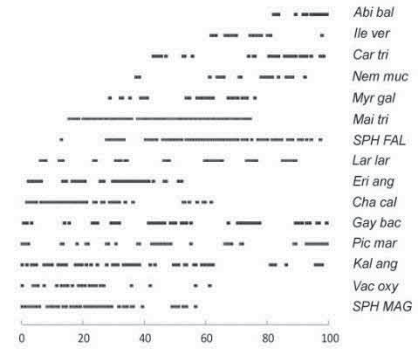
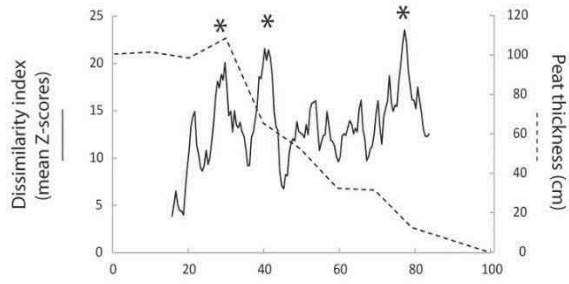
Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

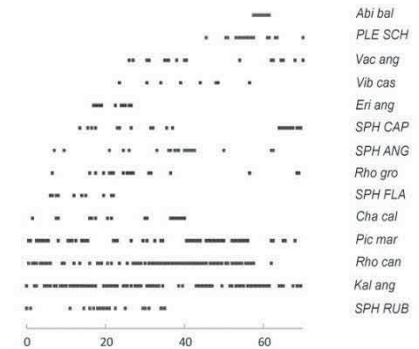
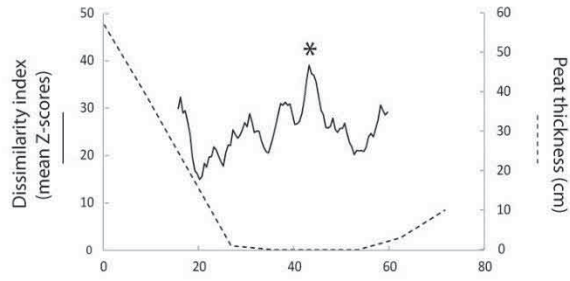
J



K



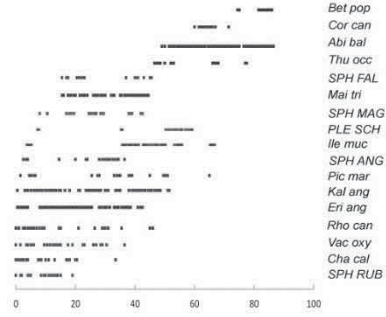
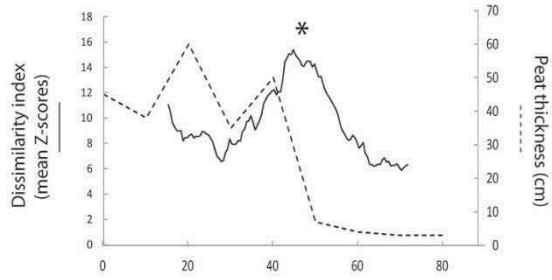
L



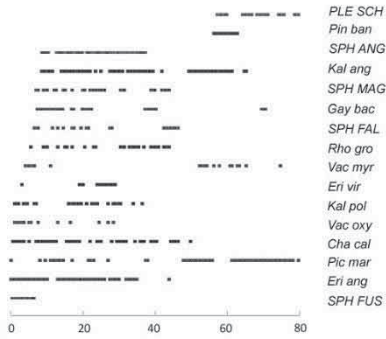
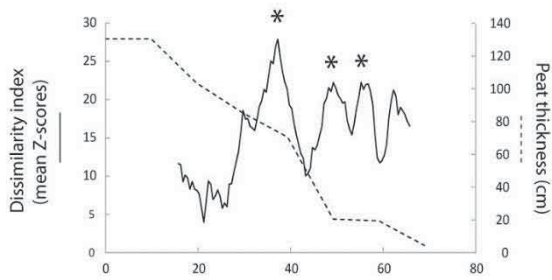
Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

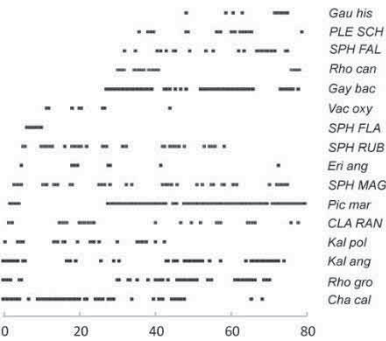
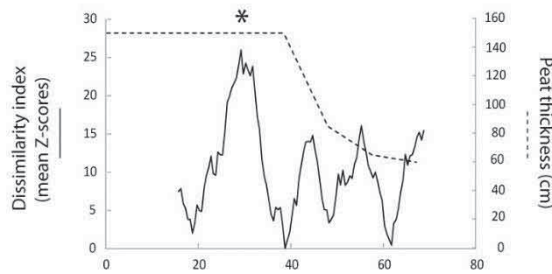
M



N



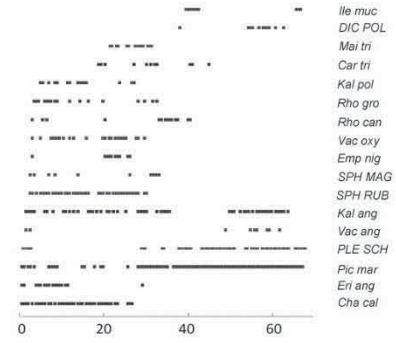
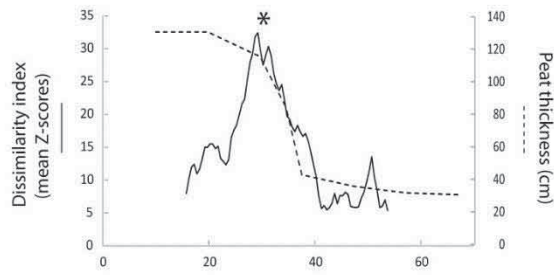
O



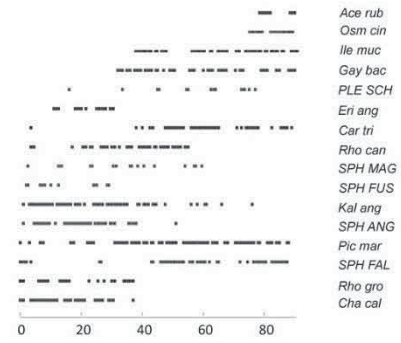
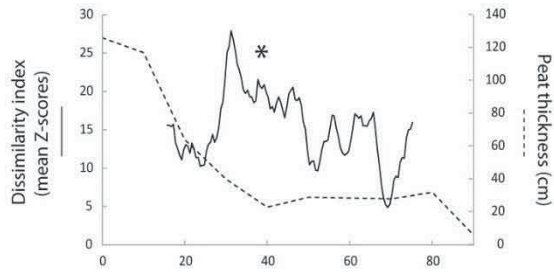
Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

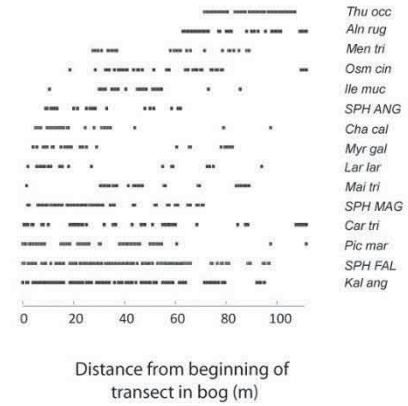
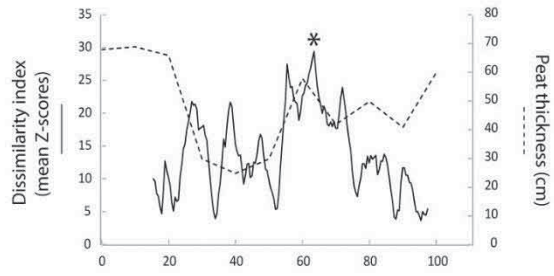
P



Q



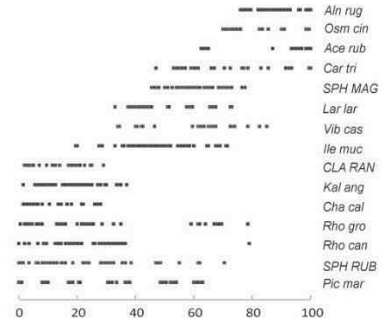
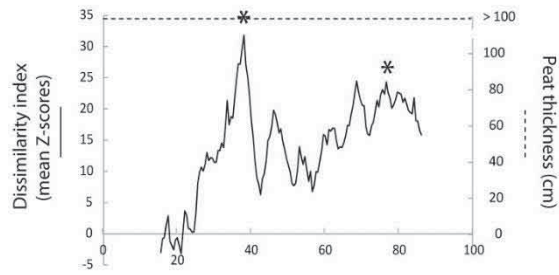
R



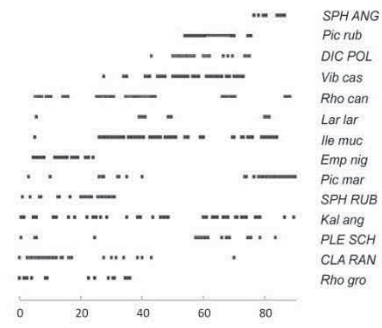
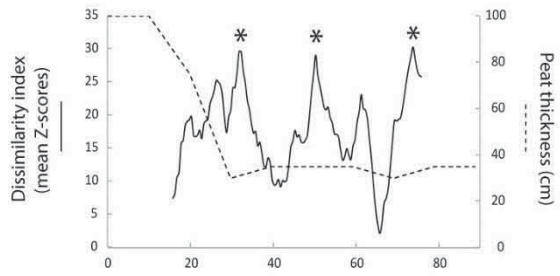
Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

S



T



Distance from beginning of transect in bog (m)

Distance from beginning of transect in bog (m)

Appendix 3. List of codes and full names of plant species.

Code	Species name
Abi bal	<i>Abies balsamea</i>
Ace rub	<i>Acer rubrum</i>
Aln rug	<i>Alnus incana</i> ssp. <i>rugosa</i>
Bet pap	<i>Betula papyrifera</i>
Bet pop	<i>Betula populifolia</i>
Cal can	<i>Calamagrostis canadensis</i>
Car aqu	<i>Carex aquatilis</i> / <i>C. stricta</i>
Car can	<i>Carex canescens</i>
Car pau	<i>Carex paupercula</i>
Car tri	<i>Carex trisperma</i>
Cha cal	<i>Chamaedaphne calyculata</i>
Cop tri	<i>Coptis trifolia</i>
Cor can	<i>Cornus canadensis</i>
Emp nig	<i>Empetrum nigrum</i>
Eri ang	<i>Eriophorum angustifolium</i>
Eri vir	<i>Eriophorum virginicum</i>
Gau his	<i>Gaultheria hispidula</i>
Gau pro	<i>Gaultheria procumbens</i>
Gay bac	<i>Gaylussacia baccata</i>
Ile muc	<i>Ilex mucronatus</i>
Ile ver	<i>Ilex verticillata</i>
Iri ver	<i>Iris versicolor</i>
Kal ang	<i>Kalmia angustifolia</i>
Kal pol	<i>Kalmia polifolia</i>
Lar lar	<i>Larix laricina</i>
Mai tri	<i>Maianthemum trifolium</i>
Men tri	<i>Menyanthes trifoliata</i>
Myr gal	<i>Myrica gale</i>
Osm cin	<i>Osmundastrum cinnamomea</i>
Pic mar	<i>Picea mariana</i>
Pic rub	<i>Picea rubens</i>
Pin ban	<i>Pinus banksiana</i>
Pop tre	<i>Populus tremuloides</i>
Pte aqu	<i>Pteridium aquilinum</i>
Rho can	<i>Rhododendron canadense</i>
Rho gro	<i>Rhododendron groenlandicum</i>
Sor ame	<i>Sorbus americana</i>
Thu occ	<i>Thuja occidentalis</i>
Vac ang	<i>Vaccinium angustifolium</i>
Vac myr	<i>Vaccinium myrtilloides</i>

Vac oxy	<i>Vaccinium oxycoccos</i>
Vib cas	<i>Viburnum nudum</i> ssp. <i>cassinoides</i>
CLA RAN	<i>Cladina rangiferina</i> (lichen)
DIC POL	<i>Dicranum polysetum</i>
PLE SCH	<i>Pleurozium schreberi</i>
POL COM	<i>Polytrichum strictum</i>
SPH ANG	<i>Sphagnum angustifolium</i>
SPH CAP	<i>Sphagnum capillifolium</i>
SPH FAL	<i>Sphagnum fallax</i>
SPH FLA	<i>Sphagnum flavicomans</i>
SPH FUS	<i>Sphagnum fuscum</i>
SPH MAG	<i>Sphagnum magellanicum</i> (also possibly other species from Section <i>Sphagnum</i> , such as <i>S. centrale</i> , <i>S. palustre</i> , <i>S. papillosum</i> )
SPH RUB	<i>Sphagnum rubellum</i>



## **CHAPITRE 3 :**

Management of the margins in cutover bogs: ecological conditions and effects of afforestation

Étienne Paradis

Line Rochefort



## Résumé

Diverses techniques ont été développées pour la restauration écologique d'un écosystème fonctionnel, dominé par les sphaignes, sur les tourbières récoltées pour la tourbe. Cependant, mis à part les travaux en afforestation, peu d'effort ont été accordés à la restauration de la connectivité entre l'habitat restauré et les terres adjacentes. Le but général de cette étude vise l'amélioration des approches de gestion des sites à faible épaisseur de tourbe résiduels qui sont localisés en marge du dôme. En premier lieu, l'état écologique de 18 champs de tourbe, localisés en zone récoltées en périphérie des complexes tourbeux, a été évalué. Pour la chimie des sols, les concentrations mesurées en N, P, K sont environ un ordre de magnitude plus basse sur les sites récoltés, comparativement aux écosystèmes de référence. Pour la végétation, outre une certaine recolonisation à l'intérieur des anciens fossés, les inventaires révèlent une très faible recolonisation naturelle. Finalement, l'état de deux plantations (une plantation de 21 ans de *Picea mariana*, l'autre de 18 ans de *Larix laricina*) a été évalué afin d'améliorer nos connaissances sur les effets potentiels des arbres en tant qu'ingénieur d'écosystème. Cette étude montre que les secteurs afforestés possèdent des conditions plus clémentes que les secteurs non restaurés : 1) les sols sont enrichis en N, P, K; 2) le microclimat à l'interface sol/air y est moins extrême (plus humide, plus frais et moins fluctuant). L'afforestation semble ainsi une approche appropriée dans un contexte de restauration écologique des secteurs marginaux. Cependant, l'absence de recolonisation végétale dans le parterre forestier des plantations suggère que la réintroduction d'espèces de lagg devrait aussi être considérée dans le cadre de projet de restauration.



## Abstract

Several studies contributed to the development of restoration techniques for open *Sphagnum*-dominated habitats on peat-extracted peatlands. In exception to some afforestation efforts, however, connectivity between restored sites and surrounding landscapes has received little attention. The general goal of this study is to ameliorate management of cutaway fields located within the margins of cutover bogs. Firstly, to increase our knowledge of baseline ecological conditions, peat physicochemistry and spontaneous vegetation recolonization were assessed for 18 peat extracted fields. Secondly, effects of afforestation on soil chemistry and soil/air microclimate – two well-known stressors for vegetation in peat extraction fields – were evaluated in two afforested peat fields (a 21-year-old *Larix laricina* plantation and a 18-year-old *Picea mariana* plantation) and compared to unrestored cutaway fields. Vegetation surveys revealed very little spontaneous colonization for both unrestored and afforested peat fields. For peat chemistry, concentrations in macro-nutrients (N, P, K) are one order of magnitude lower for unrestored peat fields, when compared to natural lagg habitats. Yet, afforestation contributes to enrich soils in N, P, and K. In addition, the microclimate at the soil/air interface of studied afforested peat fields was found to be more humid and cooler with less daily temperature and humidity fluctuations than adjacent bare-peat unrestored peat fields. As both soil chemistry and microclimate are improved, afforestation seems an appropriate approach to start an ecological recovery. Yet, the absence of natural recolonization by lagg species suggests that reintroduction of lagg species should also be considered in future lagg restoration projects.



### 3.1 Introduction

The understanding of alternate stable-state ecosystems is one of the major challenges in restoration ecology (Bachmann et al. 1999; Seastedt et al. 2008). The study of their ecological filters and associated positive feedback loops (a.k.a. “switches”) often provides insights for the development of new restoration techniques. For example, studies in cutover bogs (peat-extracted ombrotrophic peatlands) have shown that, following the cessation of peat extraction activities, recolonization by bog species is impeded by several ecological filters, such as limited long-distance dispersal of propagules (Campbell et al. 2003), severe droughts and hot temperatures due to low albedo of substrate (Price et al. 1998), and strong frost-heaving in spring (Groeneveld and Rochefort 2005). Using this knowledge on ecological filters, peatland ecologists have developed techniques to restore the open expanse of *Sphagnum* bog habitat on the dome of cutover bogs, i.e. in peat-extracted areas with substantial amount of peat remaining (Rochefort and Lode 2006; Graf and Rochefort in press).

Restoration of shallow-peat areas, hereafter called cutaway fields, located at the edges of the peat massif has however been lagging behind. In fact, development of restoration options for these areas is a perfect example where “realistic restoration goals” (Hobbs 2007) were highly influenced by social and economic considerations. First, restoration of a functioning lagg (i.e. the minerotrophic depression in the margin of a bog; the bog-mineral land ecotone) through rewetting, as suggested by Howie and Tromp-van Meerveld (2011), is usually impossible in the short-term following cessation of peat extraction activities in marginal areas. Maintenance of functional drainage ditches is essential as complete abandonment of peat extraction activities in central areas of the dome usually occurs years to decades later than the cessation of activities on shallower marginal areas (personal observations). As a result, the few studies which have addressed the rehabilitation of these areas in North-America (Bussi eres et al. 2008; Caisse et al. 2008) have only focused on the adaptation of European afforestation techniques (reviewed in Paavilainen and P aiv anen 1995). Afforestation, through planting of conifer seedlings (most often *Larix laricina* or *Picea mariana*), is now the dominant practice adopted by peat industry to revegetate marginal areas in post-extracted peatlands of eastern North-America (Hugron et al. 2013).

Current North-American and European afforestation practices offer two major advantages: 1) trees can revegetate sites rapidly, when provided with an appropriate initial fertilization, and 2) afforestation is compatible with the maintenance of an active drainage system, required for the continuation of adjacent peat extraction activities if still occurring (Paavilainen and P aiv anen 1995; Aro and Kaunisto 1998; Renou and Farrell 2005; Bussi eres et al. 2008; Renou-Wilson et al. 2008, 2010). Yet, major questions remain on the usefulness of the current afforestation practices. What are the potential ecosystem engineering effects of

planted trees? Trees can further lower water table level by evapotranspiration (Sun et al. 2001), but also improve understory microclimate in dry conditions by reducing solar radiations through a developing canopy (Kellman and Kading 1992; Holmgren et al. 1997; Hart and Chen 2006). On the aspect of soil chemistry, trees can increase some nutrient pools in soils through a nutrient uplift mechanism (Jobbágy and Jackson 2004), but trees can also deplete soils of some nutrients through the sequestration of nutrients in biomass (Berthrong et al. 2009). Consequently, do trees improve or deteriorate the ecological conditions of cutaway fields?

Another aspect which has been neglected in the management of these sites is the return of an appropriate lagg vegetation community. In natural peatlands, the lagg habitat is characterized by a unique assemblage of ecotonal plant species, of which many are restricted to the more minerotrophic wetland conditions, and not typically found in adjacent bog and mineral land (Paradis et al. 2015). In eastern Canada, coniferous trees are often present in the lagg habitat, but tall shrub species (such as *Alnus incana* ssp. *rugosa*, *Ilex mucronata*, *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*) usually form the dominant stratum (Paradis et al. 2015). Does spontaneous recolonization by these lagg species occur on cutaway fields? If so, how does recolonization differ between unrestored cutaway fields and afforested cutaway fields? Do tree plantations follow an “ecological trajectory” conducive to the restoration of a lagg-swamp ecosystem?

In this paper, a general goal is to ameliorate management of cutaway fields located in margins of cutover bogs using the ecosystem restoration framework developed by Graf and Rochefort (in press). A first objective is to increase our knowledge on baseline ecological conditions of these peat extraction fields, through a study of peat physicochemistry and spontaneous vegetation recolonization. Second objective is to assess effects of afforestation through a comparison of ecological conditions of afforested and unrestored cutaway fields; focus is on soil chemistry and soil/air microclimate, two factors that often limit success of reintroduced plants during restoration (Rochefort and Bastien 1998; Groeneveld and Rochefort 2005; Caisse et al. 2008; González et al. 2013). Finally, after these two assessments, it will be possible to define management interventions required, if any, for cutaway fields and afforested peat fields in order to re-establish an adequate ecological trajectory and achieve an ecological state similar to natural reference lagg-swamp ecosystems.



## 3.2 Methodology

### 3.2.1 Study sites

All peatlands included in this study (Table 3.1, Figure 3.1) are located in the “Eastern Lowlands Ecoregion” of New Brunswick (eastern Canada), a regions characterized by a low relief, poor soil drainage and high soil acidity (TECWG 2003). In New Brunswick, almost all peat extraction activities occur in this ecoregion.

In the preparation of natural peatlands for extraction through vacuum-milling, a technique highly dependent on the drying of peat by sun and wind, peatlands are broken up into smaller peat extraction field areas, delimited by drainage ditches. It is these peat extraction fields that form the standard characterization unit used throughout this study

Unrestored cutaway peat extraction fields were sampled in marginal areas of seven cutover bogs, which have been extracted using mechanical vacuum technique. Inside each peatland, two or three peat fields were characterized, for a total of 18 fields. All selected fields shared three properties: 1) there is a very shallow residual peat (between 10 and 30 cm), 2) peat extraction activities have ceased at least five years prior to sampling, 3) a functional drainage system is present because peat extraction is still occurring in adjacent fields. In a given peatland, selected fields were never directly adjacent, but spaced at least by one peat field.

Site selected for characterization of the effects of afforestation (Table 3.1, Figures 3.1 and 3.2) is a peatland sector of 2.5 hectares (approximately 100 m x 250 m), in which, following cessation of peat extraction activities, one half of the area has been planted with black spruce (*Picea mariana*) in 1991 and other half with eastern larch (*Larix laricina*) in 1994 (Bussi eres et al. 2008). These two coniferous plantations on cutaway fields are among the oldest ones in North America. Because adjacent bare-peat extraction fields were left unrestored, the site offers an excellent opportunity to study possible long-term effects of tree plantation on ecosystem attributes.

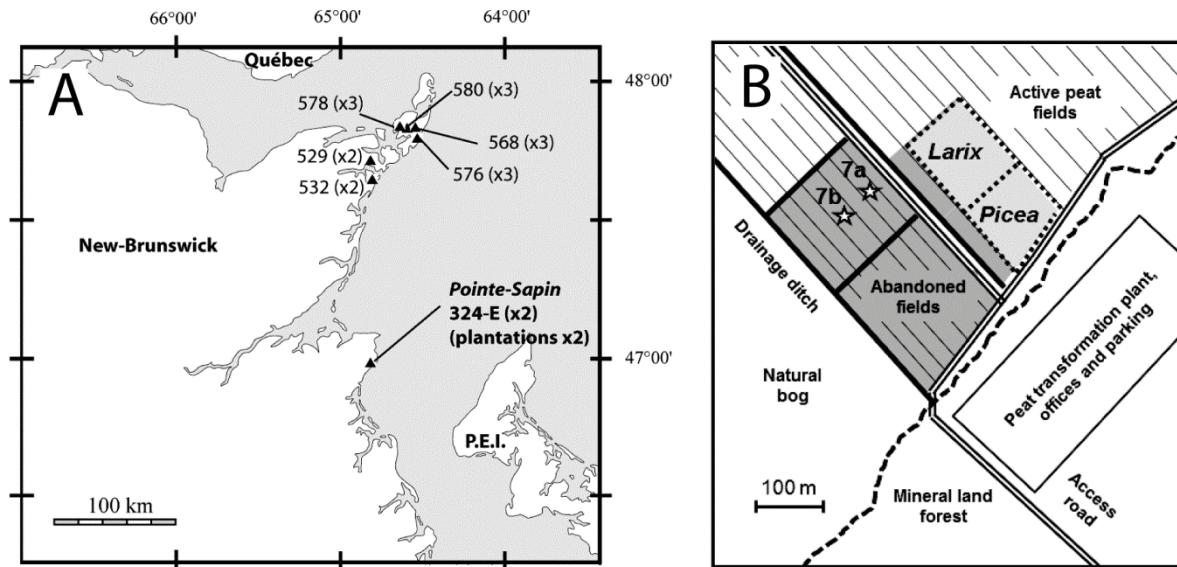


Figure 3.1: A) Location of all sampled peatlands (with number of sampled cutaway fields in parenthesis). B) Location of the four sampled sites (7a, 7b, *Larix*, *Picea*) inside Pointe-Sapin peatland.



Figure 3.2: A) Picture showing a cutaway area with a spontaneous recolonization inside ditch. B) Picture showing the dense litter in the understory in *Larix* plantation.

Table 3.1: Locations of all sampled cutaway fields (1a to 7b) and the two coniferous plantations (7c, 7d).

Cutaway fields and plantations	Latitude	Longitude	Nearest town	ID given by Ministry of Natural Resources
1a	47°42'36"N	64°50'23"W	Inkerman-Ferry	529
1b	47°42'31"N	64°50'20"W	Inkerman-Ferry	529
2a	47°37'35"N	64°50'26"W	Inkerman	532
2b	47°37'41"N	64°48'28"W	Inkerman	532
3a	47°50'16"N	64°34'38"W	Coteau-Road	568
3b	47°50'58"N	64°33'13"W	Coteau-Road	568
3c	47°50'37"N	64°34'45"W	Coteau-Road	568
4a	47°49'24"N	64°38'16"W	Lameque-Portage (site 1)	580
4b	47°49'24"N	64°38'17"W	Lameque-Portage (site 1)	580
4c	47°49'46"N	64°37'44"W	Lameque-Portage (site 1)	580
5a	47°49'47"N	64°38'34"W	Lameque-Portage (site 2)	578
5b	47°49'57"N	64°38'46"W	Lameque-Portage (site 2)	578
5c	47°49'56"N	64°38'32"W	Lameque-Portage (site 2)	578
6a	47°47'37"N	64°35'13"W	Saint-Raphael	576
6b	47°47'39"N	64°35'23"W	Saint-Raphael	576
6c	47°47'40"N	64°35'34"W	Saint-Raphael	576
7a	46°57'46"N	64°51'44"W	Pointe-Sapin	324-E
7b	46°57'45"N	64°51'45"W	Pointe-Sapin	324-E
7c Larix	46°57'48"N	64°51'36"W	Pointe-Sapin	324-E
7d Picea	46°57'45"N	64°51'32"W	Pointe-Sapin	324-E

### 3.2.2 Methods

#### *Spontaneous vegetation recolonization*

All cutaway fields were inspected for spontaneous plant recolonization in August-September 2011, late summer being the best period for the identification of helophyte species (light species). First, at every 30 cm all along the ditch, width of the vegetation band associated with the ditch micro-ecosystem was measured as the point where plants became more sparsely distributed, i.e. where spacing between individual plants exceeded 0.5 m. Vegetation band was delimited in three zones: center of peat extracted area, vegetated band on margins of ditches and inside ditches. Vegetation abundance cover was evaluated in each zone separately.

#### *Soil physicochemistry*

Three surficial soil samples (from the top 5-7 cm excluding surficial soil crust) were taken in the center of each cutaway field; samples were then mixed together prior to analysis. Three surficial soil samples (from coniferous litter) were also taken in each plantation, and mixed together prior to analysis. Bulk density was calculated as the oven-dry (105 °C) mass of a known volume of peat (Hillel 1998). Soils samples were also analyzed for pH, EC, and nutrients (total nitrogen content, total phosphorus content, extractable concentrations in potassium, calcium, magnesium, manganese, sodium, and iron) following the protocol described in Paradis et al. (2015). In addition, available phosphorus (PBray) was extracted following standard extraction procedure (Bray and Kurtz 1945) and concentrations were measured through an ICP Optima4300DV (Perkin-Elmer); available ammonium was extracted following standard extraction procedure (Quikchem method 10-107-06-2-B), and concentrations measured on a FIA Quikchem 4000 (Lachat Instruments).

#### *Soil microclimate*

Effects of afforestation on understory microclimate (humidity and temperature) were assessed using HOBO U23 Pro v2 Temperature/Relative Humidity Data Logger (Onset Computer Corporation); two sensors were installed at the soil/air interface in each plantation and in one adjacent unrestored cutaway field, for a total of six sensors. In order to interpret results from microclimate characterization, canopy cover was characterized inside plantations using hemispherical photography. Four pictures were taken in each plantation on three dates during the 2012 growing season (total of 24 pictures) and images were analyzed using Gap Light Analyzer software version 2.0 (Cary Institute of Ecosystem Studies). In *Picea* plantation, shading stayed similar during all growing season (84% in spring, 88% in mid-summer, 88% in late summer), while it fluctuated widely in *Larix* plantation due to the deciduous habit of this species (36% before leaf emergence, 85% in mid-summer, 76% in late summer).

### 3.3 Results

#### *Spontaneous vegetation recolonization*

Very little recolonization took place on open extracted areas of marginal cutaway fields of cutover bogs. Considering only the extracted areas, plant cover was always less than 2% and, generally, only *Eriophorum vaginatum* ssp. *spissum* was present sparsely.

Interestingly, on the mineral soil inside and on margins of drainage ditches, spontaneous revegetation was abundant (Table 3.2). Inside ditches, aquatic macrophytes (mainly *Scirpus cyperinus*) were dominant species. On the wall of the ditches, ground layer was usually dominated by *Polytrichum strictum*, often intermixed with other small erect mosses such as *Dicranella cerviculata*, *Ceratodon purpureus*, and *Pohlia nutans*. On margins of ditches (a band 1.4 m in average), vegetation was dominated by ruderal species, most often by 2 or 3 species among *Bidens frondosa*, *Agrostis alba/scabra*, *Juncus brevicaudatus*, *Rumex acetosella*, *Euthamia (Solidago) graminifolia*.

Similarly to unrestored cutaway fields, very little recolonization took place in coniferous plantations. Total cover was less than 1% (aside from the trees): small mosses occurred sparsely under trees, and small clumps of *Carex canescens* were found in former ditches, which are almost filled up with conifer needles (Table 3.2, sites 7c and 7d).

Table 3.2: Dominant vegetation inside ditches and on the margin of ditches.

Site	Ditch margins										Center of ditches									
	<i>Agrostis alba</i>	<i>Anaphalis margaritacea</i>	<i>Betula papyrifera</i>	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Eupatorium angustifolium</i>	<i>Juncus graminifolium</i>	<i>Picea effusus</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Polytrichum sp.</i>	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Agrostis alba</i>	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Carex canescens</i>	<i>Juncus effusus</i>	<i>Polytrichum sp.</i>	<i>Rhododendron canadense</i>	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Scirpus cyperinus</i>	<i>Typha latifolia</i>	
1a								x		x								x		
1b	x		x										x					x		
2a	x		x	x																
2b	x		x		x								x							
3a			x	x			x		x			x				x				
3b	x				x		x		x			x				x				
3c	x				x		x		x			x				x				
4a		x				x	x				x		x	x						
4b		x					x				x		x	x						
4c		x		x	x								x					x		
5a		x			x	x							x					x	x	
5b	x			x																
5c	x			x		x							x							
6a	x			x		x													x	
6b	x			x																
6c	x			x		x														
7a									x					x					x	
7b									x					x					x	
7c																			x	
7d																			x	

### *Soil physicochemistry*

The new coniferous humus soils differ from residual peat of adjacent unrestored cutaway fields on several aspects (Table 3.3). First, bulk density is lower (0.07 in plantations vs 0.15 in unrestored fields), which is due to the very coarse nature of the litter, constituted of conifer needles and small branches. Interestingly, these new soils are particularly rich in phosphorus and potassium, two major macronutrients for plants. Total phosphorus concentration is 2.1 times higher in *Larix* plantation and 1.7 times higher in *Picea* plantation than in nearest unrestored field. For potassium, exchangeable concentrations are respectively 13 times higher in *Larix* plantation, and 11 times higher in *Picea* plantation. For these two variables, values measured in soils of plantations are not only higher than adjacent control unrestored site, but they do not fall in the range of values of the 18 unrestored sites. Calcium and manganese are two other cations which are also particularly more abundant in the new soils compared to unrestored fields.

Table 3.3: Soil chemistry in all sampled cutaway fields, and inside the two coniferous plantations.

Site Type	Site Id	Bulk density	pH	EC	N_tot	NH4	P_tot	PBray	K	Ca	Mg	Mn	Na	Fe
		(mg/L)		( $\mu$ S/cm)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(mg/g)
Cutaway fields	1a	0.15	3.8	10	6.3	0.042	0.83	0.001	0.11	0.84	0.95	0.009	0.59	0.068
	1b	0.15	3.6	0	2.8	0.012	0.40	0.161	0.04	0.14	0.15	0.001	0.03	0.033
	2a	0.27	3.7	30	3.9	0.013	0.38	0.080	0.05	0.36	0.29	0.005	0.14	0.075
	2b	0.11	3.7	30	8.2	0.035	0.31	0.007	0.11	1.02	1.04	0.037	0.37	0.104
	3a	0.11	3.5	0	8.0	0.060	0.92	0.011	0.22	1.35	1.13	0.023	0.73	0.054
	3b	0.09	3.5	0	7.0	0.047	0.87	0.005	0.30	1.32	1.52	0.027	0.71	0.024
	3c	0.12	3.9	32	10.7	0.086	0.50	0.014	0.16	0.81	1.05	0.049	0.41	0.176
	4a	0.14	3.7	34	9.2	0.028	0.19	0.010	0.05	0.57	0.96	0.016	0.28	0.071
	4b	0.14	3.7	19	6.0	0.034	0.13	0.003	0.04	0.70	0.85	0.024	0.31	0.076
	4c	0.15	3.5	47	9.5	0.104	0.37	0.007	0.08	0.94	1.12	0.016	0.32	0.108
	5a	0.12	4.2	77	13.9	0.122	0.33	0.010	0.11	2.19	0.53	0.043	0.18	0.126
	5b	0.15	3.8	25	9.1	0.065	0.34	0.010	0.08	0.54	0.71	0.022	0.17	0.168
	5c	0.12	3.8	18	13.7	0.171	1.04	0.003	0.10	0.49	0.91	0.010	0.26	0.166
	6a	0.33	4.1	122	1.7	0.031	0.15	0.008	0.04	0.39	0.33	0.010	0.27	0.039
	6b	0.15	3.9	49	5.2	0.068	0.11	0.021	0.07	0.85	1.17	0.024	0.36	0.131
	6c	0.17	3.7	29	8.0	0.027	0.17	0.148	0.09	2.61	0.63	0.030	0.40	0.072
	7a	0.12	3.4	0	11.3	0.424	0.86	0.007	0.09	1.55	0.66	0.025	0.54	0.110
	7b	0.13	3.5	64	11.4	0.049	1.04	0.007	0.07	0.91	0.55	0.013	0.60	0.096
	Mean	0.15	3.7	33	8.1	0.079	0.50	0.028	0.10	0.98	0.81	0.021	0.37	0.094
	Plantations	7c Larix	0.07	3.8	326	15.8	0.091	1.83	0.109	1.17	3.44	1.05	0.136	0.13
7d Picea		0.07	3.6	241	9.9	0.195	1.44	0.092	1.01	2.05	0.84	0.193	0.13	0.023
Mean		0.07	3.7	284	12.9	0.143	1.64	0.101	1.09	2.75	0.95	0.165	0.13	0.022



### Soil microclimate

In addition to improvement in soil physicochemistry, soil/air microclimate was also improved during the studied period (August 2011) (Figure 3.3). Both temperature and humidity were more stable inside the two plantations compared to adjacent unrestored cutaway fields. Maximal temperatures and average temperatures were strongly reduced inside plantations, while average substrate humidity was higher. Interestingly, in the studied peatland, microclimate environments were very similar for the two coniferous species.

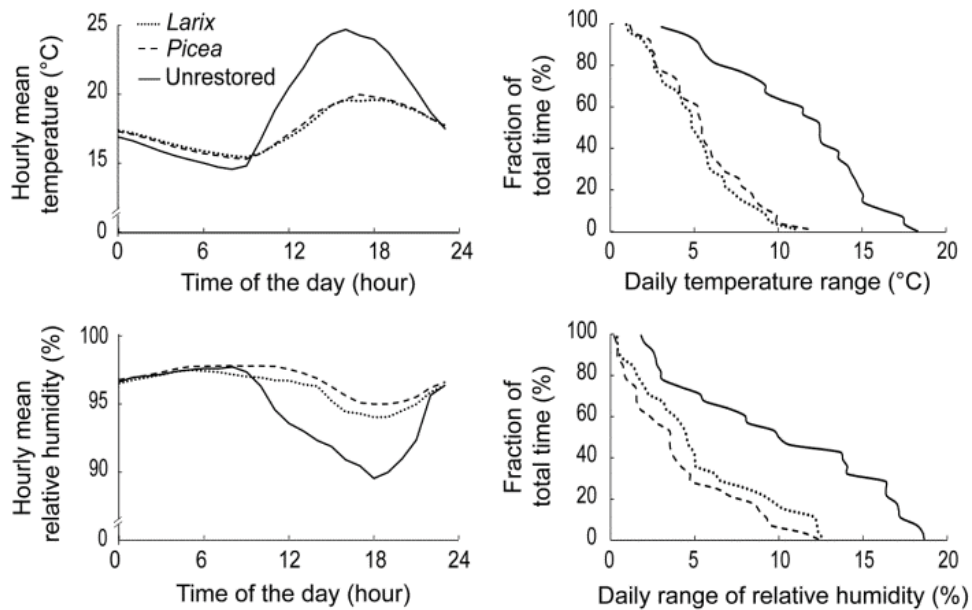


Figure 3.3: Microclimate at the soil/air interface inside two 20-year-old coniferous plantations and one adjacent unrestored cutaway field (Pointe-Sapin, New Brunswick) during the month of August 2011 (672 hourly measurements from 4-Aug-2011 00:00 to 31-Aug-2011 23:00 in each site). Appendix 1 shows details on the evolution of air temperature and daily precipitations at nearest meteorological station during the same time period, while Appendix 2 shows average precipitations for that period during the 2002-2011 decade.

### 3.4 Discussion

#### Assessment of relative ecological state of unrestored and afforested peat fields, compared to natural reference lagg-swamp ecosystems

Several ecological aspects of natural lags were recently characterized in the context of a study on the bog-lagg-mineral land gradient in eastern Canada (Paradis et al. 2015). How do cutaway fields differ from the natural lagg-swamps characterized in that study? On the aspect of peat physicochemistry, differences are numerous. Firstly, bulk density is higher in cutaway fields, compared to natural lagg-swamps; high bulk density is probably attributed to compaction by heavy machinery and the high level of decomposition of residual peat (Price and Schlotzhauer 1999). pH is significantly lower: 3.7 in unrestored fields vs 4.4 in natural lagg-swamps. Because bioavailability for many nutrients is closely related to pH, the lower pH in cutaway fields also indicates a lower bioavailability (Chapin III 1980). Yet, residual peat is also, in itself, impoverished in several nutrients. Total N content is about half ( $8.1 \pm 3.4$  in cutaway fields vs  $16.1 \pm 6.8$  mg/g in natural lagg-swamps), while total P content is 3.7 times lower ( $0.50 \pm 0.33$  in cutaway fields vs  $1.84 \pm 0.48$  mg/g in natural lagg-swamps). Also, concentrations in exchangeable base cations Ca, K, Mg, Mn are significantly lower than in natural lagg-swamps. Considering the close contact to mineral soil (less than 30 cm residual peat), the low concentrations in base cations may seem surprising, yet, it must be noted that presence of an active drainage system considerably limits possible enrichment from mineral-rich groundwater. The fact that vegetation is restricted to ditches also support the idea that drainage and mineral enrichment may play important roles as limiting factors in evolution of the system. It must be noted that, although some recolonization took place inside and on the margins of ditches, all dominant species are helophyte according to local literature (Hinds 2000), and none can be considered typical lagg-swamp species (Paradis et al. 2015). Overall, our findings resembles more to those described in extracted peatlands with ombrotrophic residual peat (Wind-Mulder et al. 1996; Andersen et al. 2011) than in extracted peatlands with minerotrophic residual peat (Graf et al. 2008): cutaway fields do seem arrested in a stable state equilibrium.

#### Do tree plantations follow an “ecological trajectory” conducive to the restoration of a lagg-swamp ecosystem?

One method increasingly used to answer such question is to use ordinations, where groups of sites can be compared through evaluation of ecological distances that combine numerous variables (Graf et al. 2008; González et al. 2013). The PCA ordination shown in Figure 3.4 compares the following three ecological groups: cutaway peat fields and afforested peat fields from the current study, and natural lagg-swamps from Paradis et al. (2015). Major finding from this ordination is that soils from the two main groups, cutaway fields and natural lagg-swamps, clearly differ on several aspects as there is no overlap in the confidence ellipses. In general, on the aspect of soil physicochemistry, plantations do seem to evolve on a right ecological trajectory

as the developing soils tend to be relatively more similar to those of natural lagg-swamps than to the residual peat substrates found post peat extraction activities (Table 3.2; Figure 3.4). In fact, on the PCA ordination, the two points associated with soils of plantations fall inside the confidence ellipse for natural lagg-swamps (which encompasses 50% of the points). It is difficult to really pinpoint the origin of nutrients in the soils of plantations: an initial fertilization was done at plantation time (Bussi eres et al. 2008), but the sampled superficial humus layer formed following plantation. Therefore, nutrients probably originate from both a recycling of first fertilization, and from underlying mineral layer. Indeed, various plant-mediated phenomena, such as the nutrient uplift mechanism (Jobb agy and Jackson 2004) and the increase in mineral weathering by roots and rhizosphere (Kelly et al. 1998), are already known to contribute in soil formation worldwide. For peat-extracted peatlands, many efforts have been given to understand effects of nutrient limitations on tree growth in cutaway and cutover areas (Paavilainen and P aiv anen 1995; Bussi eres et al. 2008; Caisse et al. 2008), but further studies are definitely needed to really understand long-term effects of afforestation on soil development.

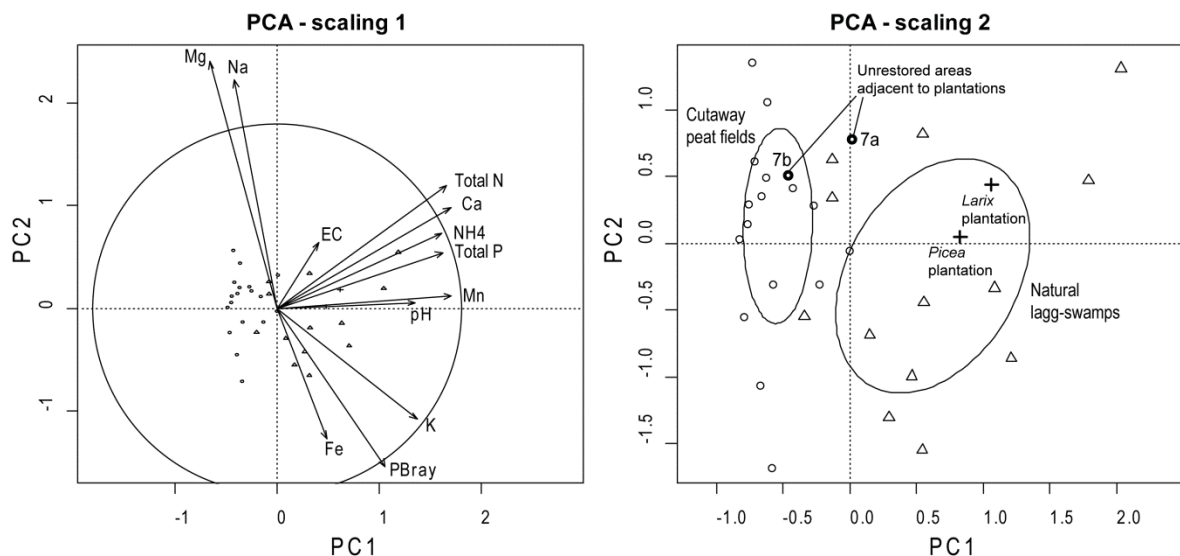


Figure 3.4: Principal component analysis (PCA) comparing soil chemistry data from natural lagg-swamps (Paradis et al. 2015) and data from current study (plantations and unrestored areas) (analysis carried using R; R Development Core Team 2008). Dataset for PCA using (standardized) soil chemistry variables. Scaling 1 emphasizes relation between soil variables, where arrows represent different soil variables; circle of equilibrium contribution is shown to identify variables making a significant contribution to the PCA space. Scaling 2 emphasizes relation between sites; confidence ellipses, centered around the sample means, are shown. First axis (PC1) explains 36% of the variance, while second axis (PC2) explains 18%.

In addition to amelioration of soil physicochemistry, study of soil microclimate has shown that afforested fields are characterized with a milder and more stable microclimate. These findings on effects of afforestation on soil microclimate concur with results from similar studies in other landscape settings, which highlight that reduction in solar radiation is a major cause for the observed differences in soil/air microclimate in forests (reviewed in Aussenac 2000). Observations on water table levels are also consistent with the concept of an increase in “biological drainage” caused by an increase in evapotranspiration by trees (Jutras et al. 2006). According to our few water table levels measurements, taken during summer 2011 and 2012 inside plantations and in adjacent unrestored fields, water table usually stayed below 70 cm inside plantations, but fluctuated in the 20-70 cm below surface in adjacent unrestored fields (unpublished data, personal observations). Considering that summer 2011 was relatively humid (total precipitations of 233 mm during the studied time period of July-August 2011, compared to the average 164 mm of the 1992-2011 time period, Bas Caraquet stations; Environment Canada 2012), water table probably never reach higher level in average years. It is thus likely that ameliorations in microclimatic conditions are more important in average years.

Interestingly, amelioration in soil physicochemistry and soil microclimate did not result in an improved recolonization. In fact, only a few shade tolerant species were found under plantations. Absence of helophyte species, typically found in ditches of cutaway fields, is probably attributed to dense shade created by overstory. In contrast, absence of lagg-swamp species is probably attributed to a combination of dispersal constraints and lack of proper hydrological conditions. According to unpublished personal observations (water table level was measured once a month during summer), water table was always well below surface (between 0,7 m and 1,0 m deep) in the two plantations during most of the growing season; these conditions are definitely not those typical of natural lagg-swamps (Paradis et al. 2015).

### 3.5 Conclusion – implications for management

Evolution of both unrestored and afforested peat fields seem arrested into alternate stable state equilibriums, and we suspect that presence of active drainage ditches limit to some extent the natural recovery of these sites. In fact, we totally agree with other authors that restoration of a functioning lagg ecosystem with minerotrophic conditions is tightly linked to restoration of a proper hydrology through the blocking of drainage ditch system (Howie and Tromp-van Meerveld 2011). Yet, careful monitoring is also needed to better understand possible internal dynamics establishing in these novel ecosystems (Graf and Rochefort in press). In particular, we highlight two aspects that should be monitored following rewetting in order to improve restoration strategies. Firstly, effect of rewetting on survival of trees is one important question that must be addressed. According to existing literature on forested wetland restoration (mostly on former agricultural lands), it is usually agreed that successful restoration requires three key management actions: 1) creation of microtopography, 2) plantation of woody species on mounds, and 3) rewetting (Whitelaw et al. 1989; Barry et al. 1996; Buck 2003; Allen et al. 2004; Simmons et al. 2011; Kangas 2012). Although presence of aerated mounds (hummocks) is essential for tree survival during the periodic flooding that naturally occurs in natural swamps (Titus 1990; Ehrenfeld 1995; Chimner and Hart 1996), very little attention has been given to restoration of microtopography in peatland afforestation trials. In fact, in the course of forested wetland restoration, extreme meteorological events can create amplified flooding conditions, and role of microtopography can be even more important in increasing survival of flood intolerant species (Simmons et al. 2011). Thus, total absence of mound-and-pit microtopography in afforested cutaway fields may have serious implications on the potential effects of rewetting on planted trees. Both black spruce and tamarack are tolerant to high water table levels (Lieffers and Rothwell 1986; MacDonald and Lieffers 1990), yet, personal observations in a young plantation flooded by a beaver dam (48°29'26.6496" N, 68°27'33.2856" W) indicate that death of planted trees is a possible outcome from rewetting.

Secondly, effect of rewetting on natural plant recolonization should also be monitored very closely, and management should be adapted in order to take into account presence of potentially invasive species that could cause a switch to an unwanted stable-state ecosystem. In fact, two species already present inside ditches pose potential threats. *Scirpus cyperinus*, a fen species, is a good colonizer of extracted peatlands with residual fen peat, but it is sometimes seen as a weedy species (Graf et al. 2008; MacKay et al. 2010). *Typha latifolia*, a marsh species, is already known to show invasive behavior in restored peatlands, especially along pool margins and along former ditches (Fontaine et al. 2007). Once well established, these two tall macrophytes can dominate vegetation for relatively long periods: after 20 years, the two species were still dominant (total cover of 59%) in two created depressional wetlands of Virginia (Atkinson et al. 2005). As both

species are totally absent from natural lagg habitats (Paradis et al. 2015), management should be adapted to limit further colonization by these species in restored peatlands.

In order to ameliorate ecosystem resistance, one suggested technique is to actively reintroduce lagg species for which natural recolonization may be partly limited by dispersal constraints. Notably, establishing shrubs, which are usually well adapted to flooding (Golet et al. 1993), and dominant inside the natural lagg habitat (Paradis et al. 2015), could 1) increase chances that sites stay vegetated following rewetting, and 2) create a denser canopy and control invasion by helophyte. Control through shading by trees is a technique that has already been applied for various helophyte species, such as *Calamagrostis canadensis* (Lieffers and Macdonald 1993) and *Phalaris arundinaceae* (Hovick and Reinartz 2007). In addition to shrubs, restoring a carpet of bryophytes could also contribute to lower risks of invasion by *Typha* and *Scirpus*, since these helophyte species do not germinate as well inside dense bryophyte carpets (Bourgeois et al. 2012; Lajoie 2015). In addition to an increased ecosystem resistance to stressors, reintroduction of ecotonal species would also ameliorate intrinsic wildlife habitat value of marginal cutaway fields, and increase the landscape structural connectivity between restored bog and mineral lands (Bell et al. 1997; Ehrenfeld and Toth 1997).

### **3.6 Acknowledgements**

Financial support for this research was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministry of Natural Resources and Energy of New Brunswick, and the Canadian Sphagnum Peat Moss Association and its members. Personal grants to Étienne Paradis were provided by the Fonds québécois de recherches sur la nature et les technologies and Institut Hydro-Québec en Environnement, Développement et Société. We are particularly grateful to Phan Cat Tuong Le and Catherine Emond for assistance in the field. We also thank members of the Peatlands Ecology Research Group for comments on the study and on earlier versions of this manuscript.

### 3.7 References

- Allen JA, Keeland BD, Stanturf JA, Clewell AF, Kennedy Jr HE (2004) A guide to bottomland hardwood restoration. USGS
- Andersen R, Rochefort L, Landry J (2011) La chimie des tourbières du Québec : une synthèse de 30 années de données. *Nat Can* 135:5–14
- Aro L, Kaunisto S (1998) Nutrition and development of 7–17-year old Scots pine and silver birch plantations in cutaway peatlands. In: Malterer T, Johnson K, Stewart J (eds) Peatland restoration and reclamation: Techniques and regulatory considerations; Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Duluth, Minnesota, pp 109–114
- Atkinson RB, Perry JE, Cairns Jr. J (2005) Vegetation communities of 20-year-old created depressional wetlands. *Wetl Ecol Manage* 13:469–478.
- Aussenac G (2000) Interaction between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann For Sci* 57: 287–301
- Bachmann RW, Hoyer MV, Canfield Jr. DE (1999) The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states. *Hydrobiologia* 394:219–232
- Barry WJ, Garlo AS, Wood CA (1996) Duplicating the mound-and-pool microtopography of forested wetlands. *Restor Manage Notes* 14:15–21
- Bell SS, Fonseca MS, Motten LB (1997) Linking restoration and landscape ecology. *Restor Ecol* 5:318–323
- Berthrong ST, Jobbágy EG, Jackson RB (2009) A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecol Appl* 19:2228–2241
- Bourgeois B, Hugron S, Poulin M (2012) Establishing a moss cover inhibits the germination of *Typha latifolia*, an invasive species, in restored peatlands. *Aquat Bot* 100:76–79
- Bray RH, Kurtz LT (1945) Determinations of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Sci* 59:39–45
- Buck G (2003) Pit and mound restoration: when a tree falls. In: Lemieux CJ, Gordon Nelson J, Beechey TJ, Troughton MJ (eds) Parks Research Forum of Ontario (PRFO) 2003 Proceedings. University of Ontario. May 8-10, 2003, pp 385–389
- Bussi eres J, Boudreau S, Rochefort L (2008) Establishing trees on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 10.
- Caisse G, Boudreau S, Munson A, Rochefort L (2008) Fertiliser addition is important for tree growth on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 11.
- Campbell DR, Rochefort L, Lavoie C (2003) Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Qu ebec. *J Appl Ecol* 40:78–9
- Chapin III FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annu Rev Ecol Syst* 11:233–260

Chimner RA, Hart JB (1996) Hydrology and microtopography effects on northern white-cedar regeneration in Michigan's Upper Peninsula. *Can J Forest Res* 26:389–393

Ehrenfeld JG (1995) Microsite differences and surface substrate characteristics in *Chamaecyparis* swamps of the New Jersey Pinelands. *Wetlands* 15:183–189

Ehrenfeld JG, Toth LA (1997). Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restor Ecol* 5:307–317

Environment Canada (2012) National climate data and information archive, URL: [http://climate.weatheroffice.gc.ca/climateData/canada\\_e.html](http://climate.weatheroffice.gc.ca/climateData/canada_e.html)

Fontaine N, Poulin M, Rochefort L (2007) Plant diversity associated with pools in natural and restored peatlands. *Mires and Peat* 2: Article 6, URL: [http://www.mires-and-peat.net/map02/map\\_02\\_06.pdf](http://www.mires-and-peat.net/map02/map_02_06.pdf)

Golet FC, Calhoun AJK, DeRagon WR, Lowry DJ, Gold AJ (1993) Ecology of red maple swamps in the glaciated Northeast: A community profile. Biological Report 12. US Fish and Wildlife Service, Washington DC

González E, Rochefort L, Boudreau S, Hugron S, Poulin M (2013) Can indicator species predict restoration outcomes early in the monitoring process? A case study with peatlands. *Ecol Indic* 32:232–238

Graf MD, Rochefort L (In press) A conceptual framework for ecosystem restoration applied to industrial peatlands. In: Bonn A, Allott T, Evans M, Joosten H, Stoneman R (eds) *Peatland restoration and ecosystems services: Science, policy and practice*. Cambridge University Press, Cambridge

Graf MD, Rochefort L, Poulin M (2008) Spontaneous revegetation of cutaway peatlands of North America. *Wetlands* 28:28–39.

Groeneveld EVG, Rochefort L (2005) *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restor Ecol* 13:74–82

Hart SA, Chen HY (2006) Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Crit Rev Plant Sci* 25:381–397

Hillel D (1998) *Environmental soil physics*. Academic Press, San Diego

Hinds HR (2000) *The flora of New Brunswick: a manual for the identification of the vascular plants of New Brunswick*. University of New Brunswick, Fredericton

Hobbs RJ (2007) Setting effective and realistic restoration goals: Key directions for research. *Restor Ecol* 15:354–357

Holmgren M, Scheffer M, Huston MA (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975

Hovick SM, Reinartz JA (2007) Restoring forest in wetlands dominated by reed canarygrass: the effects of pre-planting treatments on early survival of planted stock. *Wetlands* 27:24–39



- Howie SA, Tromp-van Meerveld I (2011) The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands* 31:613–622
- Hugron S, Bussi eres J, Rochefort L (2013) Tree plantations within the context of ecological restoration of peatlands: a practical guide. Peatland Ecology Research Group, Universit e Laval, Qu ebec. PDF available at <http://www.gret-perg.ulaval.ca>
- Jobb agy EG, Jackson RB (2004) The uplift of soil nutrients by plants: biogeochemical consequences across scales. *Ecology* 85:2380–2389
- Jutras S, Plamondon AP, Hoekkae H, Begin J (2006) Water table changes following precommercial thinning on post-harvest drained wetlands. *Forest Ecol Manag* 235:252–259
- Kangas L (2012) Restoration of forest wetlands: case studies in Michigan and Finland. Dissertation, University of Helsinki
- Kellman M, Kading M (1992) Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *J Veg Sci* 3:679–688
- Kelly EF, Chadwick OA, Hilinski TE (1998) The effect of plants on mineral weathering. *Biogeochemistry* 42:139–4
- Lajoie J (2015) Le *Scirpus cyperinus*. Germination,  tablissement et comp etition en contexte de restauration de fen. M.Sc. Thesis, Universit e Laval, Qu ebec. 60 p.
- Lieffers VJ, Macdonald SE (1993) Ecology of and control strategies for *Calamagrostis canadensis* in boreal forest sites. *Can J Forest Res* 23:2070–2077
- Lieffers VJ, Rothwell RL (1986) Effects of water table and substrate temperature on root and top growth of *Picea mariana* and *Larix laricina* seedlings. *Can J Forest Res* 16:1201–1206
- MacDonald SE, Lieffers VJ (1990) Photosynthesis, water relations, and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands. *Can J Forest Res* 20:995–1000
- Mackay RM, Reid S, William R, Hill NM (2010) Genetic evidence of introgressive invasion of the globally imperiled *Scirpus longii* by the weedy *Scirpus cyperinus* (Cyperaceae) in Nova Scotia. *Rhodora* 112:34–57
- Paavilainen E, P aiv anen J (1995) Peatland forestry: ecology and principles. Ecological Studies 111. Springer, Berlin
- Paradis  , Rochefort L, Langlois M. (2015) The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. In: Paradis E, Restauration  cologique des transitions tourbi ere-for t dans les marges des tourbi eres perturb ees par l'extraction de tourbe. Ph.D. Thesis, Universit e Laval, Qu ebec, pp 19-58
- Price, JS, Schlotzhauer SM (1999) Importance of shrinkage and compression in determining water storage changes in peat: the case of a mined peatland. *Hydrol Process* 13:2591–2601

Price JS, Rochefort L, Quinty F (1998) Energy and moisture considerations on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and *Sphagnum* regeneration. *Ecol Eng* 10:293–312

R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>. Accessed 10 March 2013.

Renou F, Farrell EP (2005) Reclaiming peatlands for forestry: the Irish experience. In: Stanturf JA, Madsen P (eds) *Restoration of boreal and temperate forests*, CRC Press, London, pp 541–557

Renou-Wilson F, Keane M, Farrell EP (2008) Establishing oak woodland on cutaway peatlands: effects of soil preparation and fertilization. *Forest Ecol Manag* 255:728–737

Renou Wilson F, Pöllänen M, Byrne K, Wilson D, Farrell EP (2010) The potential of birch afforestation as an after use option for industrial cutaway peatlands. *Suo* 61:59–76

Rochefort L, Bastien D (1998) Réintroduction de sphaignes dans une tourbière exploitée: évaluation de divers moyens de protection contre la dessiccation. *Écoscience* 5:117–127

Rochefort L, Lode E (2006) Restoration of degraded boreal peatlands. In: Kelman WR, Vitt DH (eds) *Boreal Peatland Ecosystems*, Springer. Berlin, [http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-3-540-31913-9\\_17](http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-3-540-31913-9_17)

Seastedt T, Hobbs RJ, Suding KN (2008) Management of novel ecosystems: are novel approaches required? *Front Ecol Environ* 6:547–553

Simmons ME, Wu XB, Whisenant SG (2011) Plant and soil responses to created microtopography and soil treatments in bottomland hardwood forest restoration. *Restor Ecol* 19:136–146

Sun G, McNulty SG, Shepard JP, Amatya DM, Riekerk H, Comerford NB (2001) Effects of timber management on the hydrology of wetland forests in the southern United States. *Forest Ecol Manag* 143:227–236

The Ecosystem Classification Working Group (TECWG) (2003) *Our landscape heritage: the story of ecological land classification in New Brunswick*. CD-Rom document. New Brunswick Department of Natural Resources and Energy, Fredericton

Titus JH (1990) Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. *B Torrey Bot Club* 117:429–437

Whitelaw G, Hubbard P, Mulamootil G (1989) Restoration of Swampland: planning guidelines and recommendations. *Can Water Resour J* 14:1–9

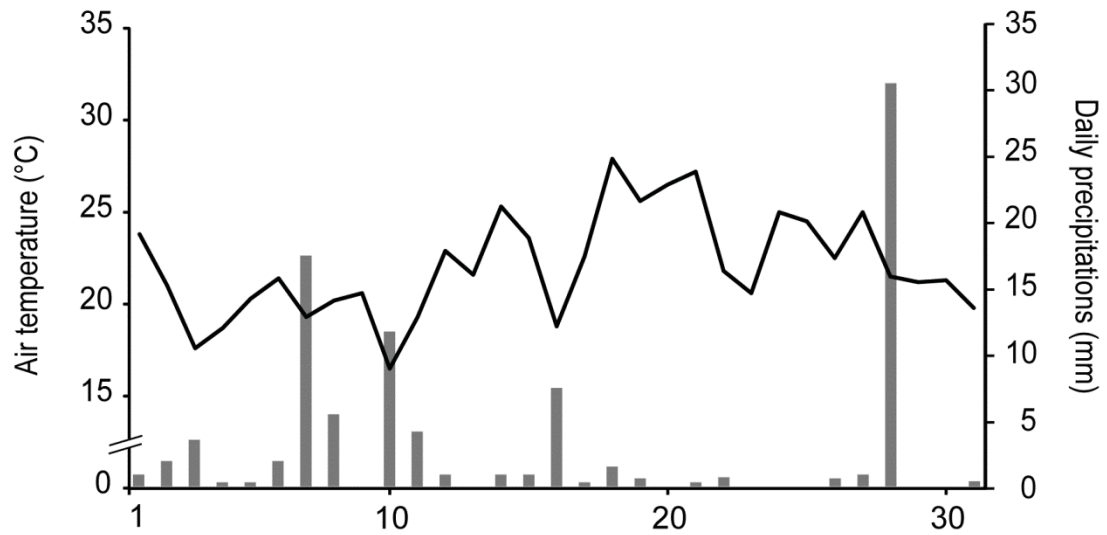
Wind-Mulder HL, Rochefort L, Vitt DH (1996) Water and peat chemistry comparisons of natural and post-harvested peatlands across Canada and their relevance to peatland restoration. *Ecol Eng* 7:161–181

### 3.8 Appendices

Appendix 1: Precipitations (mm) during July and August at Bas Caraquet meteorological stations 8100467 and 8100468, two stations located nearby. Table shows that 2011 was a relatively wet year, with precipitations higher than average.

Year	Precipitations		Station ID
	July	August	
2002	58.8	71.7	8100467
2003	81.5	114.2	8100467
2004	75	73.6	8100467
2005	51	123.4	8100468
2006	104.4	39.8	8100468
2007	109.4	119.6	8100468
2008	77.8	113.4	8100468
2009	106.7	24.2	8100467
2010	44.1	15.7	8100467
2011	142.2	91.4	<u>8100468</u>
Average	85.09	78.7	

Appendix 2: Graph showing evolution of air temperature and precipitations at Bas Caraquet meteorological station (data from Environment Canada) during August 2011.



## **CHAPITRE 4 :**

L'établissement d'une strate muscinale forestière en  
marge des tourbières récoltées

Étienne Paradis

Line Rochefort



## Résumé

En tourbières récoltées pour la ressource tourbe, la technique de transfert de mousses est une approche maintenant utilisée à grande échelle pour restaurer un tapis de mousses de sphaignes sur les secteurs ombrotrophes ou un tapis de mousses brunes sur les secteurs minérotrophes. En parallèle, la plantation de conifères et d'arbustes permet de recréer des habitats forestiers en marge des tourbières ombrotrophes. Une prochaine étape consiste à développer les techniques pour établir une strate muscinale forestière, une autre composante essentielle des écosystèmes de marécages et tourbières boisées. Un premier objectif de cet article visait à comparer le potentiel d'établissement de quatre espèces de bryophytes tolérantes à l'ombre et souvent retrouvées en parterre forestier (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schereberi*, *Ptilidium ciliare*, *Sphagnum fallax*) lorsque réintroduites sur 18 secteurs de tourbières industrielles en utilisant la technique de transfert de mousses. Les résultats de cette ré-introduction montrent que le *Dicranum* se classe clairement comme une bryophyte mieux adaptée aux conditions des tourbières industrielles que les autres espèces. Un deuxième objectif de cet article visait à déterminer l'effet de l'ombre sur l'établissement du *Dicranum* et de *Sphagnum*, en recréant des conditions d'ombrage artificielle similaires à celles retrouvées sous plantation : la survie et l'établissement des deux espèces étaient considérablement supérieures en conditions ombragées. Notamment, le couvert de *Dicranum* a pratiquement doublé en l'espace de trois ans. Dans un contexte de restauration, les résultats suggèrent qu'il est plus approprié de débiter par la création d'un milieu ombragé, par exemple via la plantation d'arbres, avant de procéder à l'implantation d'un tapis muscinal forestier.





## Abstract

The moss-layer transfer technique is now widely used to restore peat-extracted peatlands: *Sphagnum* moss is used for ombrotrophic areas, whereas brown mosses are reintroduced within minerotrophic areas. Meanwhile, tree plantation is also used to recreate forested habitats within the margins of ombrotrophic areas. A next step is to develop techniques to improve the establishment of forest bryophytes, which often form a dense carpet in swamps and forested peatlands. In this paper, we follow two objectives: 1) we compare the establishment of four reintroduced bryophyte forest species (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schereberi*, *Ptilidium ciliare*, *Sphagnum fallax*) on post-extracted peatlands; 2) we characterize effects of shade on the establishment of two species with contrasting niches. Our results show that 1) out of the four species tested, *Dicranum polysetum* is the best suited species for rapid restoration of a dense bryophyte carpet on post-extracted peatlands, 2) shading increased survival and establishment of both *Dicranum* and *Sphagnum*. Notably, *Dicranum* cover almost doubled in shaded conditions over the 3 years following reintroduction. In order to restore a carpet of forest bryophytes, it seems appropriate to start with afforestation, thus creating the required shaded microconditions.



## 4.1 Introduction

Dans l'hémisphère nord, les tourbières naturelles sont généralement des écosystèmes caractérisés par un couvert de bryophytes abondantes et diversifiées. À l'intérieur d'un même complexe de tourbière, on retrouve souvent une multitude d'habitats dominés par différentes communautés de bryophytes tourbicoles (Campbell & Rochefort 2001; Figure 4.1). À titre d'exemple qui attire notre intérêt pour cette étude, la zone de « rand », une bande d'épinettes et de mélèzes souvent présente en marge du dôme, est souvent colonisée par une communauté de bryophytes typique des forêts boréales (*Dicranum* spp., *Pleurozium shreberi*, *Ptilidium ciliare*, sphaignes forestières, etc.; observations personnelles). En deuxième exemple d'intérêt, une zone de lagg, plus ou moins définie selon le contexte géomorphologique, est aussi souvent présente à la transition entre la tourbière et les terres hautes minérales. Le *Sphagnum fallax* domine souvent le sol dans les laggs bien définis (Pellerin et al. 2009; Paradis et al. 2015), alors que certaines mousses brunes (incluant des espèces de la famille des *Amblystegiaceae*, typiques des tourbière minérotrophes) ou certaines mousses forestières peuvent aussi être abondantes dépendamment des conditions environnementales (observation personnelles).

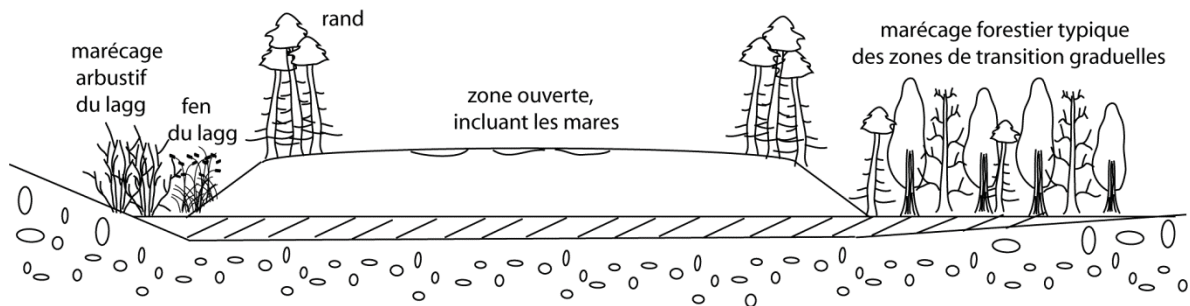


Figure 4.1 : Schéma d'un exemple de tourbière ombrotrophe en plateau, illustrant différents microhabitats.

Dans les tourbières en fin de vie productive d'extraction de la tourbe, quelques espèces de bryophytes opportunistes, comme *Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata* ou *Polytrichum strictum*, réussissent à recoloniser le substrat. Cependant, peu d'espèces tourbicoles, typiques des tourbières naturelles, reviennent naturellement. Afin de régler cette problématique, une série d'études se sont penchées sur le fonctionnement des différents filtres écologiques empêchant l'établissement des espèces tourbicoles en tourbière industrielle pour réussir à développer une technique de restauration écologique (Rochefort 2000; Rochefort & Lode 2006; Graf et al. 2012). Les premiers travaux de recherche visaient principalement la restauration d'un couvert de sphaignes dans les secteurs où la tourbe résiduelle possède encore une chimie similaire aux tourbières

ombrotrophes (Rochefort 2000), mais, suivant le succès de la « technique de transfert de mousses » développée, la technique a été adaptée pour la restauration des autres microhabitats, comme les secteurs minérotrophes (Graf 2008; Graf et al. 2012) et les platières de bord de mares (Laberge et al. 2013). Cette combinaison d'approches permet de recréer dans une certaine mesure la diversité de microhabitats présents dans les tourbières naturelles.

En parallèle à la technique de transfert de mousses, des études se sont aussi penchées sur la création d'habitats forestiers, via la plantation de conifères, dans les secteurs en marge du dôme qui possèdent souvent une faible épaisseur résiduelle de tourbe et où certaines contraintes techniques empêchent un remouillage pré-restauration (Bussièrès et al. 2008; Caisse et al. 2008; Paradis & Rochefort 2015). Ces plantations forestières visent notamment à recréer un habitat ombragé similaire à certains laggs et certaines forêts de conifères retrouvées dans la zone de rand en marge des tourbières naturelles. Cependant, selon des observations personnelles dans une dizaine de plantations, âgées entre 0 et 22 ans, établies sur tourbière récoltée, la strate muscinale forestière ne revient pas naturellement dans ces plantations (pour les plantations les plus âgées, voir Paradis & Rochefort 2015).

Nous émettons donc l'hypothèse que la faible dispersion des bryophytes et le manque d'arbustes ou d'arbres produisant un ombrage empêchent la régénération spontanée d'une strate muscinale à la marge des tourbières industrielles. Le but de ce chapitre est de tester si réellement ces deux filtres écologiques limitent l'établissement de certaines bryophytes forestières typiques des marges de tourbières. Pour le premier filtre, la dispersion, quatre espèces présentes dans les zones de rand et les zones de lagg des tourbières ombrotrophes naturelles (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium shreberi*, *Ptilidium ciliare* et *Sphagnum angustifolium*; observations personnelles) sont récoltées en milieu naturel et transférées en tourbière industrielle en utilisant la « technique de transfert de mousses ». Pour le deuxième filtre, une seconde expérience teste l'importance de l'ombre à l'aide d'ombrières sur l'établissement de *Dicranum polysetum* et *Sphagnum fallax*, soit une espèce typique des buttes et une espèce typique des dépressions dans les laggs naturels (observations personnelles).

## 4.2 Méthodologie

Les deux expériences ont été mises en place en tourbières industrielles, dans le nord-est de la province du Nouveau-Brunswick (Canada; Figure 4.2). Pour les deux expériences, les parcelles expérimentales sont toutes localisées sur des secteurs en marge du dôme de la tourbière qui présentent une faible épaisseur de tourbe résiduelle (moins de 50 cm), ce qui reflète des conditions typiques des sites voués à une réhabilitation par l'afforestation. Parce que les secteurs adjacents sont encore des secteurs actifs pour la récolte de tourbe, les parcelles sont toujours sous l'effet d'un certain drainage. Au plus humide de la saison de croissance, au printemps et tard à l'automne, la nappe se situe temporairement à environ 10-20 cm sous la surface, alors qu'elle se situe le plus souvent à plus de 80-100 cm sous la surface au cours de l'été (nappe sous la profondeur maximale des puits de mesure). Comme la nappe est le plus souvent sous la surface, l'enrichissement en minéraux est assez limité. Selon une caractérisation réalisée dans le cadre d'une étude complémentaire (Paradis & Rochefort 2015), le pH des sites expérimentaux est en moyenne de 3,7 ( $\pm 0,2$ ; 1 écart-type) et la conductivité électrique corrigée est en moyenne de 33  $\mu\text{S}$  ( $\pm 31$ ).

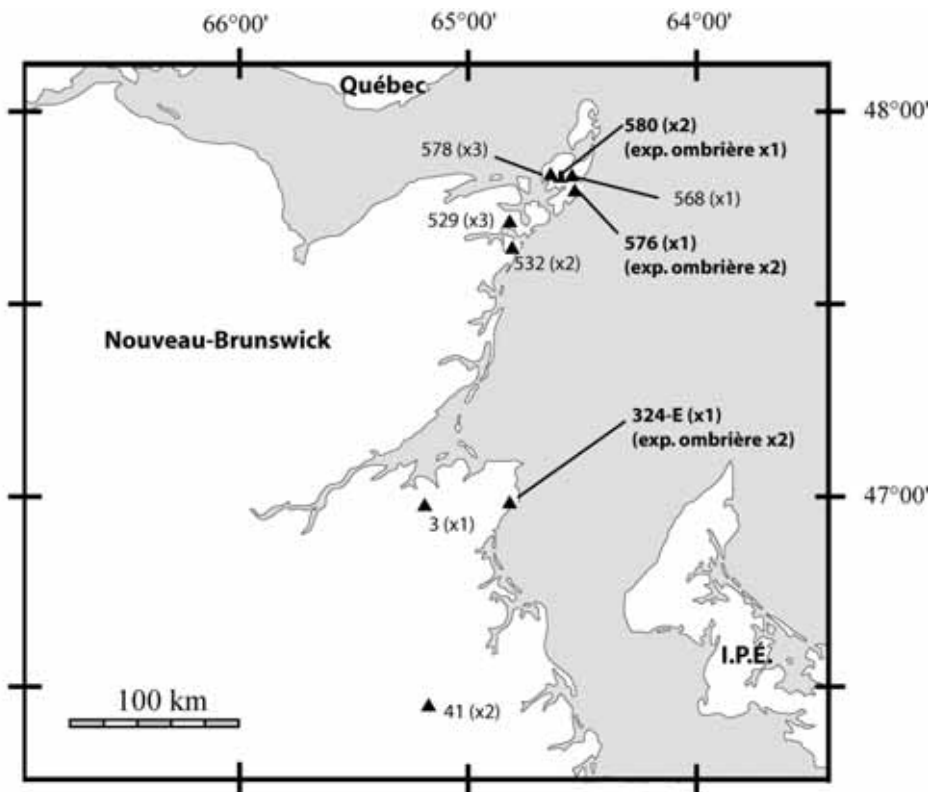


Figure 4.2 : Localisation des sites expérimentaux. Les numéros représentent les identifiants attribués par le Ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick. Les trois tourbières en gras représentent les trois sites utilisés pour l'expérience avec les ombrières. Le nombre de parcelle expérimentale pour chacune des expériences est indiqué entre parenthèses.

## L'importance de la dispersion : un test via la technique de transfert de mousses

La première expérience visait à évaluer l'importance de la dispersion comme filtre écologique limitant l'établissement de quatre bryophytes forestières, *Ptilidium ciliare*, *Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum* et *Sphagnum angustifolium*, en marge des tourbières industrielles. À l'automne 2005, les bryophytes ont été récoltées dans les forêts naturelles en bordure des sites expérimentaux. Les bryophytes ont ensuite été transférées sur des parcelles de 2 m x 2 m (n=16) de tourbe nue, où chaque espèce recouvrait une proportion similaire du couvert au sol (approximativement 30 % de couvert). Après la réintroduction, une couche de paillis de tiges d'avoine a été installée pour protéger les bryophytes de la dessiccation, tel que suggéré par la « technique de transfert de mousses » (Rochefort et al. 2003). Le couvert au sol des différentes espèces a été évalué trois ans après la réintroduction, soit en octobre 2008.

## Les effets de l'ombre : simulation du couvert des sites reboisés

La deuxième expérience visait à évaluer l'effet de l'ombre sur l'établissement de *Dicranum polysetum* et de *Sphagnum fallax* sur des sites à faible épaisseur de tourbe résiduelle situés en marge de tourbière industrielle. Le *Dicranum polysetum* représente l'espèce ayant montré le plus fort potentiel d'établissement dans la première expérience, alors que *Sphagnum fallax* représente la mousse dominante dans les laggs naturels. L'expérience s'est déroulée sur cinq sites de récolte (trois sites dans la péninsule Acadienne, deux sites dans la péninsule d'Escuminac (Figure 4.2). Les mousses ont été récoltées dans des marécages de lagg aux environs des sites d'étude et ensuite transférées sur des parcelles expérimentales de 2,5 m x 2,5 m, à raison de quatre parcelles par site de récolte (n = 20). Le couvert initial de mousses était de 50 % *D. polysetum* et 50 % *S. fallax* dans chaque parcelle. Les mousses ont ensuite été recouvertes d'une couche de paillis de tiges d'avoine. Au printemps suivant, des ombrières ont été construites afin de tester l'effet de l'ombre sur les mousses réintroduites : la moitié des parcelles en pleine lumière vs. la moitié des parcelles sous ombrière (toile en filet vert très foncé, créant une ombre artificielle neutre de 70 %; Figures 4.3 et 4.4). Bien qu'un couvert d'ombre de 70 % soit légèrement inférieur aux conditions mesurées en plantations de conifères matures au milieu de l'été (Paradis & Rochefort 2015), ce taux est probablement représentatif des conditions retrouvées en plantations plus jeunes que celles étudiées; un taux de 70% pourrait aussi représenter des conditions lorsque le feuillage de *Larix* n'est pas complètement déployé (printemps et automne). Finalement, après trois et quatre saisons de croissance (respectivement, octobre 2011 et 2012), le couvert en mousse a été évalué pour chaque espèce.



Figure 4.3: Photo montrant les ombrières (2,5 m x 2,5 m) sur un des sites expérimentaux



Figure 4.4: Photo montrant la toile d'ombrière et le tapis de mousses.

### Analyse statistique

Les résultats de l'expérience sur le filtre de dispersion ont été analysés par une ANOVA, où les taux d'établissement des quatre espèces ont été comparés. Un test LSD-protégé a ensuite été utilisé pour détecter les différences significatives entre les taux d'établissement des espèces. Pour l'expérience sur les effets de l'ombre, une ANOVA a été calculée pour comparer les moyennes d'établissement entre les deux espèces, en conditions ombragées et en pleine lumière, et à différentes étapes suivant leur réintroduction. Pour chaque facteur significatif, un test LSD-protégé a ensuite été utilisé. Tous les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R.



### 4.3 Résultats et discussion

#### L'importance de la dispersion

Dans la première expérience de réintroduction, réalisée en pleine lumière, le couvert est resté relativement faible pour les quatre espèces, le couvert total des espèces réintroduites atteignant environ 15 % après trois ans (Figure 4.5). Ce couvert est relativement faible par rapport aux densités de couvert de végétation atteintes dans le cadre d'autres activités de restauration réalisées utilisant la « technique de transfert de mousses » (Graf et al. 2012). Cependant, considérant que les secteurs de notre étude sont encore sous l'effet d'un certain drainage, nécessaire aux activités d'extraction dans les secteurs adjacents, les faibles taux d'établissement observés sont cohérents avec les résultats d'expériences précédentes testant l'effet de la disponibilité en eau sur l'établissement des bryophytes (Price 1996; Graf et al. 2012; González et al. 2014). Par exemple, dans une expérience réalisée par Graf & Rochefort (2008), où des fragments de 10 bryophytes ont été introduits sur tourbe minérotrophe en milieu contrôlé (expérience en serre), *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi* et *Sphagnum fallax* ont tous montré de bons taux d'établissement lorsque la nappe était en surface (couvert d'abondance maximal de *D. polysetum* autours de 20 % avec une nappe à 0 cm, couvert maximal de *P. shreberi* autours de 15 % avec une nappe à -10 cm, couvert maximal *S. fallax* de près de 75 % avec une nappe à -10 cm), alors que les couvert d'abondance atteints pour ces trois espèces étaient sous les 10 % pour une nappe à -40 cm.

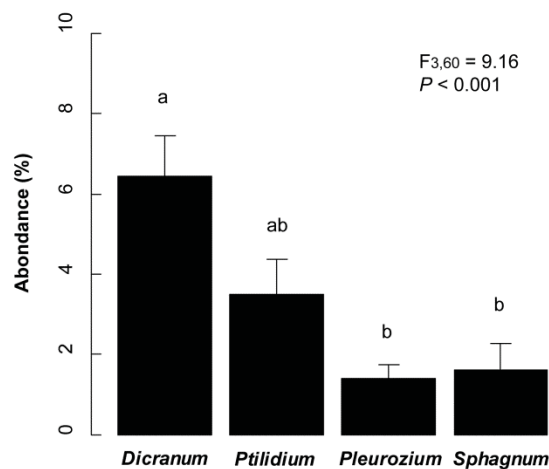


Figure 4.5 : Abondance au sol des quatre bryophytes réintroduites (*Dicranum* spp., *Ptilidium ciliare*, *Pleurozium shreberi*, *Sphagnum angustifolium*) à l'intérieur des 16 parcelles après trois saisons de croissance (automne 2008).

Le faible établissement de *Pleurozium* en pleine lumière est cohérent avec les données disponibles dans la littérature qui montrent que la présence d'une ombre dense est un facteur important de la niche écologique de *Pleurozium* (Frego & Carleton 1995a, 1995b; Mulligan & Gigac 2001, 2002; Tobias & Niinemets 2010). D'ailleurs, dans l'expérience de Graf & Rochefort (2008), l'ombre s'est montré essentiel à l'établissement de *Pleurozium*.

Parmi les quatre espèces réintroduites, il appert que *Dicranum polysetum* et *Ptilidium ciliare* sont les deux espèces les mieux adaptées à la survie dans les conditions environnementales retrouvées en tourbières industrielles à faible épaisseur de tourbe résiduelle (Figure 4.5). Dans les sites d'emprunts (secteurs boisés de tourbières naturelles), ces deux espèces occupaient d'ailleurs des microsites légèrement surélevés (buttes ou souches) comparativement aux deux autres espèces plutôt sur des platières (observations personnelles). En particulier, *Dicranum polysetum* est reconnu comme une espèce particulièrement bien adaptée aux périodes prolongées de dessiccation (Briggs 1965; Peterson & Mayo 1975).

### Les effets de l'ombre

Dans l'industrie horticole, il arrive que les gestionnaires prennent la décision de planter des arbres en bordure de la tourbière lorsque la tourbière atteint sa fin de vie d'extraction. Or, comme la strate muscinale reste pratiquement absente dans plusieurs de ces plantations, il restait encore à démontrer si ces pratiques sont bien adaptées pour faciliter la recolonisation par les bryophytes. Avec l'utilisation d'ombrières, créant une ombre neutre artificielle de 70 %, la seconde expérience visait à recréer cette réalité retrouvée sous plantation et tester l'importance de l'ombre dans le processus de réintroduction.

Premièrement, il est d'intérêt de se questionner sur les conditions micro-environnementales qui sont recréées par l'utilisation d'ombrières expérimentales : est-ce que ces conditions simulent adéquatement la réalité sous les plantations de conifères? En ce qui concerne les conditions microclimatiques, une comparaison des données recueillies dans cette expérience aux données recueillies sous plantation de conifères (Paradis & Rochefort 2015), toutes récoltées durant la même période du mois d'août 2011, permet de répondre à cette question (Figure 4.6). Pour la période étudiée, il semble que les ombrières aient mieux reproduit les effets des plantations sur la température que sur l'humidité relative à l'interface sol-air. En effet, pour la température, les courbes sont assez similaires, avec une faible différence dans l'amplitude.

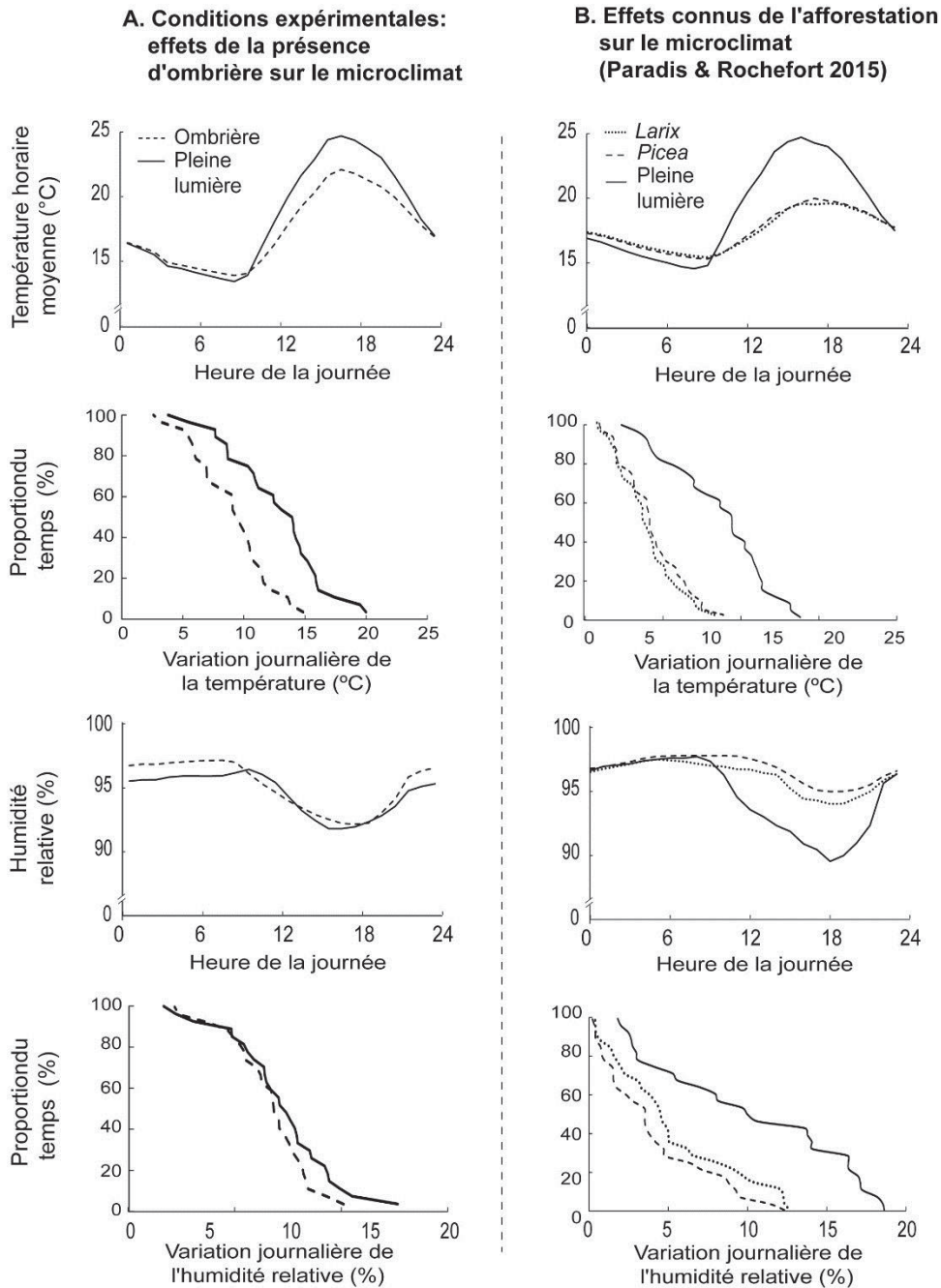


Figure 4.6: Comparaison entre le microclimat dans les conditions expérimentales sous les ombrières de 70 % d'ombre et le microclimat mesuré sous des plantations forestières (Paradis & Rochefort 2015; seulement le site de Pointe-Sapin): variation en humidité relative et température à l'interface tourbe-air au cours d'une journée moyenne et fraction de la variation totale entre le maximum et le minimum au cours des différentes journées. Les données ont été échantillonnées durant la même période du 3 au 31 août (moyenne de trois tourbières).

Selon les résultats de cette expérience, la présence d'ombre artificielle a joué un rôle important dans l'établissement de *Sphagnum* et de *Dicranum* (Figure 4.7). En réalité, une interaction triple « espèce » x « traitement d'ombre » x « temps » fortement significative ( $P < 0,05$ ) suggère que les résultats doivent être analysés séparément pour les différents facteurs. En général, le *Dicranum* a montré un potentiel d'établissement supérieur à *Sphagnum*, mais la différence s'avère plus marquée en conditions ombragées. De plus, cette tendance, qui reste la même au cours de l'expérience, devient encore plus clair après trois ans, où : 1) le *Sphagnum* est pratiquement disparu, en milieu ouvert comme en conditions ombragées, et 2) le couvert de *Dicranum* a diminué de moitié en milieu ouvert (passant d'un couvert initial d'environ 50 % à 25 % de couvert), mais il a pratiquement doublé en conditions ombragées (environ 95 % de couvert à la fin de l'expérience).

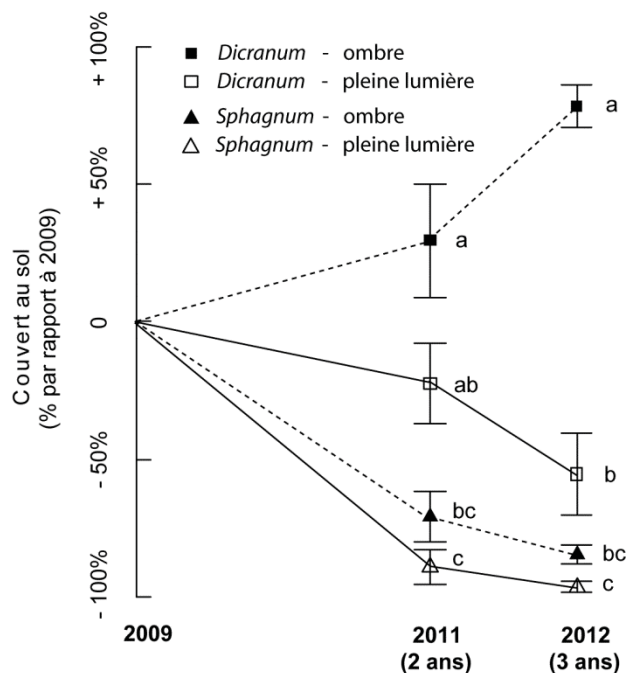


Figure 4.7 : Couvert au sol des mousses *Dicranum polysetum* et *Sphagnum fallax*, en condition de pleine lumière et sous ombrière à 70 % d'ombre neutre, deux ans et trois ans après leur réintroduction en tourbières industrielles. Le couvert relatif est calculé par rapport au couvert initial de 50 % pour chaque espèce ((X-50)/50). Les points dont les lettres diffèrent à l'intérieur d'une année sont significativement différents (LSD-protégé,  $P < 0,05$ ).

Le meilleur taux d'établissement de *Dicranum* (et la meilleure survie de *Sphagnum*) en condition ombragée pourrait être attribué à différents facteurs. En effet, selon une revue de la littérature sur les niches écologiques de ces bryophytes, au moins trois facteurs pourraient être responsables du meilleur établissement des mousses en condition ombragée : 1) une plus faible intensité lumineuse, 2) une humidité généralement plus élevée, et 3) des températures plus faibles (Frego & Carleton 1995a, 1995b; Proctor 2009; Vanderpoorten & Goffinet 2009). Nos données recueillies par nos senseurs de température et d'humidité placés à l'interface sol-air sous les ombrières et en pleine lumière confirment que les conditions sous les ombrières se sont maintenues assez près de la plage optimale de photosynthèse de plusieurs bryophytes, soit une température entre 15 et 25 °C et une humidité relative relativement élevée (Figure 4.6).

## 4.4 Conclusion

Globalement, les résultats montrent que l'application de la technique de transfert de mousses ne peut être utilisée seule pour la restauration d'un tapis de bryophytes forestiers en conditions de pleine lumière sur les secteurs marginaux encore drainés. En effet, dans la première expérience, les quatre espèces réintroduites atteignent des couverts au sol faible après trois ans dans l'ensemble des 14 sites. Cependant, les résultats de la deuxième expérience montrent que, contrairement au déclin progressif en milieu ouvert, la présence d'ombre (70 %) permet de 1) ralentir la décroissance du couvert de *Sphagnum fallax*, et 2) améliorer l'établissement de *Dicranum polysetum*. La ressemblance entre certains effets de l'ombre artificielle et les effets de l'afforestation sur le microclimat au sol suggère que les résultats pourraient s'avérer similaires après une réintroduction sous plantation forestière, mais des essais en plantations seraient souhaitables avant de procéder à des travaux à grande échelle. Pour optimiser l'établissement des mousses et limiter les récoltes nécessaires pour le matériel d'emprunt, une restauration qui procéderait en premier lieu par la création d'un microhabitat ombragé pourrait être préférable lorsque les conditions hydrologiques ne peuvent être améliorées.

En ce qui concerne *Dicranum polysetum*, cette espèce semble avoir un potentiel intéressant pour la création d'un tapis de mousses dans les habitats forestiers des secteurs industriels toujours drainés : 1) lorsque réintroduite en pleine luminosité, cette mousse décroît plus lentement par rapport aux autres espèces; 2) lorsque réintroduite en conditions ombragées, elle réussit à doubler son couvert en l'espace de trois ans. La décroissance relativement lente des colonies en pleine lumière suggère qu'il serait peut-être possible de réintroduire simultanément cette mousse lors de la plantation de conifères pour réduire le nombre d'étapes en restauration : le couvert de mousses au sol devrait décroître pendant les premières années, mais il pourrait ensuite augmenter suivant le développement de la plantation et l'établissement de conditions ombragées. Des études complémentaires seraient pertinentes sur les interactions entre cette mousse et d'autres espèces du lagg, vasculaires et invasculaires, pour s'assurer que leur réintroduction soit compatible avec l'établissement d'un tapis de mousses.

## 4.5 Remerciements

Nous désirons remercier particulièrement Louis Fortin, Catherine Emond et Phan Cat Tuong Le pour leur assistance à la mise en place des expériences. Ces recherches ont été rendues possibles grâce au support financier de la Chaire de recherche industrielle du CRSNG en aménagement des tourbières attribuée à Line Rochefort et de deux bourses personnelles (Fonds québécois de recherches sur la nature et les technologies et Institut Hydro-Québec en Environnement, Développement et Société) attribuées à Étienne Paradis, alors que les partenaires industriels ont fourni la majorité du matériel pour l'ensemble des expériences.

## 4.6 Références

- Briggs, D. 1965. The ecology of four British *Dicranum* species. *Journal of Ecology* 53: 69-96.
- Bussi eres, J., S. Boudreau & L. Rochefort. 2008. Establishing trees on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 10. (En ligne : [http://www.mires-and-peat.net/map03/map\\_03\\_10.htm](http://www.mires-and-peat.net/map03/map_03_10.htm)).
- Caisse, G., S. Boudreau, A. Munson & L. Rochefort. 2008. Fertiliser Addition Is Important for Tree Growth on Cut-over Peatlands in Eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 11. (En ligne : [http://www.mires-and-peat.net/map03/map\\_03\\_11.htm](http://www.mires-and-peat.net/map03/map_03_11.htm)).
- Campbell D. & L. Rochefort. 2001. La v eg etation: gradients. P. 129-140 dans Payette, S. & L. Rochefort ( ed.).  Ecologie des tourbi eres du Qu ebec-Labrador. Les Presses de l'Universit e Laval, Qu ebec, Canada.
- Frego, K.A. & T.J. Carleton. 1995a. Microsite tolerance of four bryophytes in a mature black spruce stand: reciprocal transplants. *The Bryologist* 98: 452-458.
- Frego, K.A. & T.J. Carleton. 1995b. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Canadian Journal of Botany* 73: 544-551.
- Gonz alez, E., S.W. Henstra, L. Rochefort, G.E. Bradfield & M. Poulin. 2014. Is rewetting enough to recover *Sphagnum* and associated peat-accumulating species in traditionally exploited bogs? *Wetlands Ecology and Management* 22: 49-62.
- Graf, M.D. 2008. Restoring fen plant communities on cutaway peatlands of North America. Th ese de Ph.D., D epartement de phytologie, Universit e Laval, Qu ebec, Canada.
- Graf M.D. & L. Rochefort. 2008. Moss regeneration for fen restoration: field and greenhouse experiments. *Restoration Ecology* 18: 121-130.
- Graf, M.D., V. B erub e & L. Rochefort. 2012. Restoration of peatlands after peat extraction: impacts, restoration goals, and techniques. Vitt, D.H. & J.S. Bhatti (Eds.). *Restoration and reclamation of boreal ecosystems: attaining sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.
- Laberge, V., S. Hogue-Hugron, M. Poulin & L. Rochefort. 2013. Influence of different bryophyte carpets on vascular plant establishment around pools in restored peatlands. *Land Degradation & Development*, doi: 10.1002/ldr.2243.
- Mulligan, R.C. & L.D. Gignac. 2001. Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants. *Canadian Journal of Botany* 79: 404-411.
- Mulligan, R.C. & L.D. Gignac. 2002. Bryophyte community structure in a boreal poor fen II: interspecific competition among five mosses. *Canadian Journal of Botany* 80: 330-339.
- Nilsson, M.-C. & David A Wardle. 2005. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and Environment* 3: 421-428.

Paradis, É. & L. Rochefort. 2015. Management of marginal cutaway peat fields: pre-restoration ecological conditions and effects of afforestation. P. 59-85 dans Paradis, É., Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe. Thèse de Ph.D., Université Laval, Québec, Canada.

Paradis, É., Rochefort, L. & M. Langlois 2015. The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. P. 19-58 dans Paradis, É., Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe. Thèse de Ph.D., Université Laval, Québec, Canada.

Pellerin, S., L.A. Lagneau, M. Lavoie & M. Larocque. 2009. Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes Rendus Biologies* 332: 720-731.

Peterson, W.L. & J.M. Mayo. 1975. Moisture stress and its effects on photosynthesis in *Dicranum polysetum*. *Canadian Journal of Botany* 53: 2897-2900.

Price J.S. 1996. Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes* 10: 1263-1272.

Proctor, M.C.F. 2009. Physiological ecology. P. 237-268 dans Goffinet B. & A.J. Shaw (éd.), *Bryophyte biology*, 2<sup>e</sup> édition. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Rochefort, L. 2000. *Sphagnum* - A keystone genus in habitat restoration. *The Bryologist* 103: 503-508.

Rochefort, L. & E. Lode. 2006. Restoration of degraded boreal peatlands. P. 381-423 dans Wieder, R.K. & D.H. Vitt (éd.), *Boreal peatland ecosystems*. Ecological Studies series, vol. 188. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.

Rochefort, L., F. Quinty, S. Campeau, K.W. Johnson & T.J. Malterer. 2003. North American approach to the restoration of *Sphagnum* dominated peatlands. *Wetlands Ecology and Management* 11: 3-20.

Tobias M., & U. Niinemets. 2010. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients. *Plant Biology* 12: 743-754.

Vanderpoorten A. & B. Goffinet. 2009. *Introduction to bryophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.



## **CHAPITRE 5 :**

Shade, fertilization and moss carpet improve establishment of wetland shrubs in the context of restoration of cutaway peat fields

Étienne Paradis

Line Rochefort



## Résumé

Les écotones sont depuis longtemps reconnus comme des points chauds de biodiversité. Or, jusqu'à maintenant, relativement peu d'études se sont penchées sur la restauration écologique des communautés végétales des écotones. Cette étude vise à quantifier les effets de différents facteurs sur le potentiel d'établissement d'arbustes typiques des écotones tourbière-forêt (aussi appelé le lagg de la tourbière) sur les secteurs en marge des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe. Une première expérience factorielle a porté sur les effets de l'ombre (70 % d'ombre neutre artificielle) et la présence d'un tapis de mousses (tapis mélangé de *Dicranum* et *Sphagnum*) sur la germination de deux arbustes, *Ilex mucronata* et *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*. Seul l'*Ilex* a germé dans cette expérience. Les taux de germination mesurés étaient supérieurs en conditions ombragées, mais aucun effet n'a été détecté par rapport à la présence du tapis de mousses. Une seconde expérience visait à quantifier les effets relatifs de l'ombre, de la présence d'un tapis de mousses et de la fertilisation (parcelles fertilisées au fertilisant 4-16-28) sur l'établissement de semis transplantés d'*Ilex*. L'ombre a amélioré la survie des semis, sans affecter significativement la biomasse. Le tapis de mousses n'a pas influencé significativement l'établissement des semis pendant la saison de croissance, mais la stabilisation du substrat a permis de réduire le soulèvement gélival et d'améliorer la survie des semis en période automne/hiver/printemps. La fertilisation a amélioré la croissance des semis. En pratique, on recommande l'établissement de conditions ombragées (ex. : plantation de conifères) comme première étape pour recréer un microclimat approprié aux espèces de sous-bois. D'autres études sont nécessaires pour améliorer l'établissement des mousses forestières et mieux définir les pratiques de fertilisation appropriées pour la restauration des lagg.



## Abstract

Ecotones have long been recognized as biodiversity hotspots by naturalists and ecologists. Yet, relatively few studies focus on the ecological restoration of plant communities in disturbed ecotones. Our goal is to study the effects of different factors on the regeneration potential of wetland shrub species in cutaway peat fields located within the margin of cutover bogs. A first full-factorial experiment focused on the effects of shading (artificial 70% neutral shade) and presence of a moss carpet (a *Dicranum-Sphagnum* mix) on germination of two shrub species: *Ilex mucronata* and *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*. Only *Ilex mucronata* germinated in this first experiment. A second full-factorial experiment focused on the effects of shading, presence of moss carpet and fertilization (plots amended with a granular slow-release fertilizer; 4-16-28) on transplanted *Ilex mucronata* seedlings. A major finding of our study is that shade increased both germination rates and seedling survival outcomes, we therefore recommend establishing shaded conditions (e.g. planting conifers as nurse-crops) as a first step to recreate the required microclimate for understory species. The presence of a moss carpet did not influence germination or seedling establishment during the growing season, but mosses stabilized the substrate and decreased uprooting of seedlings during the fall/winter/spring following their reintroduction. Fertilization stimulated seedling growth, but future studies should help refine fertilization practices. Further investigations are also needed to better understand the recruitment limitations of other lagg species, such as *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*.



## 5.1 Introduction

Ecotones (transition zones between adjacent ecosystems) are increasingly recognized for the numerous roles they play in ecosystem functioning (Risser 1993, 1995). They are also notably known as biodiversity hotspots: species assemblages in ecotones often include species from both of the adjacent ecosystems, and can even include ecotonal species (van der Maarel 1990; Agnew et al. 1993; Traut 2005). The lagg, the narrow minerotrophic bog-mineral land ecotonal wetland, is a typical example of an ecotone with unique species assemblage. In north-eastern America, wetland tall deciduous shrubs (e.g. *Alnus incana* ssp. *rugosa*, *Ilex mucronata*, *Ilex verticillata*, *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*) are particularly abundant in the lagg, while relatively infrequent in surrounding bog and mineral land forest ecosystems (Paradis et al. 2015). This densely shaded shrubby environment is also a perfect wetland habitat for several amphibian and reptile species; herpetofauna is more abundant and more diverse in the lagg zone than in most other peatland microhabitats (Stockwell & Hunter 1989).

Restoration of lagg habitats, with their unique abiotic and biotic environment, is recommended as a wise management option to restore biodiversity within former cutaway or cutover peatlands (Vasander et al. 2003; Paradis & Rochefort 2015). Yet, because rewetting of marginal areas is usually post-poned by few years to decades after abandonment (until cessation of peat-extraction activities in central areas of the bog), development of restoration techniques for marginal areas must focus first on revegetation (Paradis & Rochefort 2015). Several studies have already focused on the development of afforestation techniques (e.g. amelioration of conifer establishment) for cutaway peatlands (Aro & Kaunisto 1998; Bussi eres et al. 2008b; Caisse et al. 2008; Renou-Wilson et al. 2008), but no attention has yet been given to tall shrub species, which form the dominant vegetation stratum in natural lagg (Paradis et al. 2015).

For a majority of woody species, germination and seedling establishment are the critical phases for long-term persistence (Baskin & Baskin 1998; Leck et al. 2008). It is notably the case for two of the most common lagg shrub species, *Ilex mucronata* and *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*, which share a very unique germination strategy: a morphophysiological dormancy (Baskin & Baskin 1998; Dirr & Heuser 2009). For these species, embryos are not mature at time of seed dispersal, and they must pass through a complete warm stratification season to mature before germination (Baskin & Baskin 1998; Dirr & Heuser 2009). Thus, a typical germination cycle is as follows: 1) seeds are released in fall, 2) they stay dormant through the first winter, 3) embryos inside seeds begin to develop during the first growing season, 4) seeds are cold-stratified during the second winter, and 5) seeds germinate during the second growing season. Yet, it is noteworthy that seeds of most species are very sensitive to desiccation during dormancy-breaking reactions (Baskin & Baskin 1998).

Consequently, germination can only occur if seed microclimate stay within a relatively high humidity range for approximately 1½ year after time of dispersal.

To ameliorate establishment of such target species with narrow regeneration niche, one management avenue increasingly used is the utilization of nurse species that ameliorate soil micro-environment (Gómez-Aparicio et al. 2004; Padilla & Pugnaire 2006). Trees, which can contribute to create a shaded micro-environment, are a first group of nurse species (Aussenac 2000). Notably, in cutaway peatlands, planted coniferous trees could play a potential role as nurse species: comparison of microclimate in two coniferous peatland plantations to adjacent unrestored area has shown that soil/air interface in coniferous plantations has 1) a higher and less fluctuating relative humidity, and 2) a lower and less fluctuating temperature (Paradis & Rochefort 2015).

Bryophytes are a second group of species known to influence soil micro-environment. Indeed, several studies have shown that mosses can play facilitating roles in various environments (reviewed in During & Van Tooren 1990). For example, *Rhododendron metternichii* var. *hondoense* germination is highly dependent on the nature of the substrate in field conditions in Japan: germination is usually low on soil, while high in moss substrate, but there is also an interaction effect from canopy density as seedlings are more abundant when light is abundant and moss mat present (Kameyama et al. 1999). Similarly, in an experimental study using three tree species of New York forested wetlands, germination of species was sensitive to another type of interaction, between presence of moss mat and soil humidity: presence of moss mat decreased germination rates in dry conditions, but it improved germination rates in wet conditions by lifting seeds away from the soil (Stauch et al. 2012). In our particular case of peat extracted peatlands, it is already well known that the moss *Polytrichum strictum* can play major role in peat stabilization during restoration of bog habitat (Groeneveld et al. 2007). Yet, it would also be interesting to know if lagg bryophytes, such as *Dicranum polysetum* and *Sphagnum fallax*, could facilitate establishment of lagg shrub species.

For seedling establishment, nutrient limitation may act as an important filter. A comparison of peat chemistry from marginal peat extraction fields to natural lagg has shown that concentrations in macronutrients P and K are many folds lower in marginal peat fields (Paradis & Rochefort 2015). In fact, because peat extraction removes the complete acrotelm layer, where most nutrients cycle, residual peat substrate from catotelm layer is often impoverished in nutrients, compared to natural peatlands (Andersen et al. 2011).

In this paper, we aim at a better understanding of the early establishment phase of shrubs on cutaway peat fields. We follow two objectives: 1) to assess the relative importance of shading and moss interactions as facilitating agents for germination of two shrub species, *Ilex mucronata* and *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides*, 2) to assess the relative importance of effects of shading, moss interactions, and fertilization on establishment of *Ilex mucronata* seedlings.



## 5.2 Methods

### Study species

The two selected species, *Ilex mucronata* (L.) Powell, Savol. & Andrews (Figure 5.1) and *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides* (L.) Torr. & A. Gray (Figure 5.2), hereafter referred to as *Ilex* and *Viburnum*, are tall deciduous shrub species. Particular attention is given to these species as they are frequent and dominant species in lags and peatland margins throughout north-eastern America (Reschke 1990; Thompson & Sorenson 2000; Spurduto & Nichols 2004), including eastern Canada (Paradis et al. 2015). Notably, *Ilex* is a competitive species that has the potential to recolonize rapidly a disturbed site: after a fire in a peatland in New-York state, the community rapidly changed to a shrub-carr co-dominated with *Vaccinium corymbosum* (LeBlanc & Leopold 1992). Compared to other shrub species also abundant in lags (e.g. *Viburnum* and *Ilex verticillata*), mature *Ilex* individuals produce abundant propagules that can be used for restoration: one large shrub may produce hundreds of berries, each containing 4 to 7 seeds (Dirr & Heuser 2009).



Figure 5.1: Picture showing *Ilex mucronata* bearing fruits in fall.



Figure 5.2: Picture showing *Viburnum nudum* ssp. *cassinoides* bearing fruits in fall.

### Study sites

Experiments were carried on five experimental sites, cutaway peat fields located in margins of cutover bogs, in New Brunswick, Canada (Table 5.1). The selected peatland sites have been left unrestored for over 10 years, had a relatively low cover of spontaneous vegetation (<5% ground cover), and had between 15 and 30 cm of residual peat. Peat physicochemistry was analyzed in the context of a previous study on cutaway peat fields. In comparison to natural lagg habitats, soils in experimental sites have mostly less available macronutrients (N, P, K) and a higher bulk density (Table 5.2).

Table 5.1: Localization of experimental sites and the nearest meteorological station (Environment Canada ID).

	Nearest town / meteorological station name and ID	Latitude	Longitude
Experimental sites	Lamèque-Portage	47°49'22" N	64°38'16" W
	St-Raphaël	47°47'37" W	64°35'13" W
	Pointe-Sapin	46°57'41" N	64°51'45" W
Meteorological station	Bas Caraquet. Station ID 8100467 for most data. Station ID 8100468, located nearby in same town, used for missing data.	47°48'08" N	64°50'00" W

Table 5.2: Comparison of peat physicochemistry in the five experimental sites (sites 4a, 6a, 6b, 7a, 7b in Paradis & Rochefort 2015) and in natural lagg (total of 13 lagg habitats sampled inside four bogs; Paradis et al. 2015) (means  $\pm$  one standard deviation).

	Experimental sites	Natural lagg	Methodological references
Bulk density (mg/mL)	0.18 $\pm$ 0.09	0.07 $\pm$ 0.02	Difference between the fresh mass and oven-dry mass of a known volume of peat (Hillel 1998)
pH	3.7 $\pm$ 0.3	4.4 $\pm$ 0.6	In situ using a portable pH probe
Corrected electroconductivity ( $\mu$ S/cm)	65 $\pm$ 34	101 $\pm$ 68	Correction for hydrogen ions (Sjörs 1952)
Total nitrogen (ppm)	7 776 $\pm$ 4 209	16 095 $\pm$ 6 835	Analysis using ICP spectroscopy
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (ppm)	120 $\pm$ 171	259 $\pm$ 212	Analysis follows Keeney and Nelson (1982)
Total phosphorus (ppm)	470 $\pm$ 445	1 579 $\pm$ 215	Analysis using ICP spectroscopy
Exchangeable phosphorus (ppm)	10 $\pm$ 6	112 $\pm$ 91	Extraction using Bray-1 technique (Bray and Kurtz 1945); analysis using FIA (Bogren and Hofer 2001)
Exchangeable potassium (ppm)	64 $\pm$ 19	1 786 $\pm$ 1 417	Extraction follows Amacher et al. (1990); analysis using ICP spectroscopy

## Experimental setup – Seeding experiment

A first complete factorial experiment was setup to test the effects of shade (full light vs neutral shade cloth 70% shade) and presence of a moss carpet (bare peat vs reintroduction within a moss carpet) on germination. For the shade treatment, shade-houses (2.5 m x 2.5 m x 0.5 m high) were constructed, and covered with artificial shade cloths (70% neutral shade). A 70% shading cloth was used as it seemed an appropriate level to simulate the 70-80% canopy closure measured inside mature coniferous plantations established on cutaway peat fields (Paradis & Rochefort 2015). For the creation of the moss bed treatment, mosses were harvested in natural lagsgs and reintroduced on experimental sites to create dense carpets that cover the ground (a mix of 50% *Dicranum polysetum* and 50% *Sphagnum fallax*).

Fruits of the shrub species were harvested in late September 2009 in natural lagg. As suggested by Baskin & Baskin (1998) for germination experiments that aims to understand natural recruitment limitations, seeds were kept in conditions relatively similar to the ones found in natural environment until seeding: in humid conditions at 4 °C until sowing on the field.

In mid-May 2010, one year after establishment of the germinating moss bed, 50 seeds of each species were sown in the center of each experimental plot (4 plots in 5 experimental sites, total number of experimental plots = 20). Plots were visited monthly during the first and second growing season. Seedlings were counted inside each plot at the end of the first, and second growing seasons, and in spring of the third growing season (September 2010, 2011, and May 2012).

In parallel to field experiment, germination tests were carried to assess viability of seeds that went through the whole cycle of stratification in controlled conditions (in humid clothes, at 4 °C for eight months, 20 °C for six months, 4 °C for four months). Seeds were sown in soils for germination in greenhouse with fluctuating temperature 25 °C day/15 °C night. Both species germinated well, with rates over 80%.

## Experimental setup – Transplant experiment

Among the five sites used for Seeding experiment, one experimental site was discarded for the Transplant experiment, as wind deposition was found to be very important. A complete factorial experiment was set-up to test the effects of shade (full light vs neutral shade cloth 70% shade), presence of a moss carpet (bare peat vs reintroduction within a moss carpet) and nutrient limitation (unfertilized plots vs fertilized plots) on seedling establishment. The same shade-houses constructed for Seedling experiment were used for Transplant experiment. Germinating moss beds were established similarly as for Seeding experiment. Plots to be fertilized were chosen randomly.

Seedlings used for the Transplant experiment were grown from same seed lot used for the germination test of Seeding experiment. In fact, seeds, which have already began to germinate in the refrigerator, were sown in cells in a greenhouse in a germination substrate (peat-vermiculite mix). All seedlings were fertilized weekly with a 10-20-30 solution. After six weeks of growth in greenhouse (in early summer 2011), six seedlings were transplanted inside each experimental plot (eight treatments replicated inside four experimental sites; a total of 32 experimental plots). In fertilized plots, the transplanted shrubs were fertilized at plantation time using a granular slow-release fertilizer (4-16-28; 60 g applied at the base of each shrub). After one entire growing season, survival was evaluated and seedlings still alive were carefully dug up to take different measurements: shoot length, leaf area, above-ground biomass, and below-ground biomass.

## Effects of shading and presence of mosses on microclimate

In order to better understand effects of experimental treatments, indirect effects of treatments on soil microclimate were assessed. Yet, before discussing these effects, it is important to highlight that growing season 2010 was relatively dry, while growing season 2011 was relatively wet, compared to 2002-2011 decade. According to meteorological stations nearest to our experimental sites (Table 5.3), total precipitations during July-August 2010 (60 mm) and July-August 2011 (234 mm) were respectively 37%, and 143% of the average total precipitations for July-August of the 2002-2011 decade (164 mm).

Table 5.3: Precipitations (mm) during July and August at Bas Caraquet, the nearest town from experimental sites which shows complete records for the 2002-2011 decade (the two meteorological stations 8100467 and 8100468 are located nearby) (Environment Canada 2012).

Year	Precipitations		Station ID
	July	August	
2002	58.8	71.7	8100467
2003	81.5	114.2	8100467
2004	75	73.6	8100467
2005	51	123.4	8100468
2006	104.4	39.8	8100468
2007	109.4	119.6	8100468
2008	77.8	113.4	8100468
2009	106.7	24.2	8100467
2010	44.1	15.7	8100467
2011	142.2	91.4	8100468
Average	85.09	78.7	

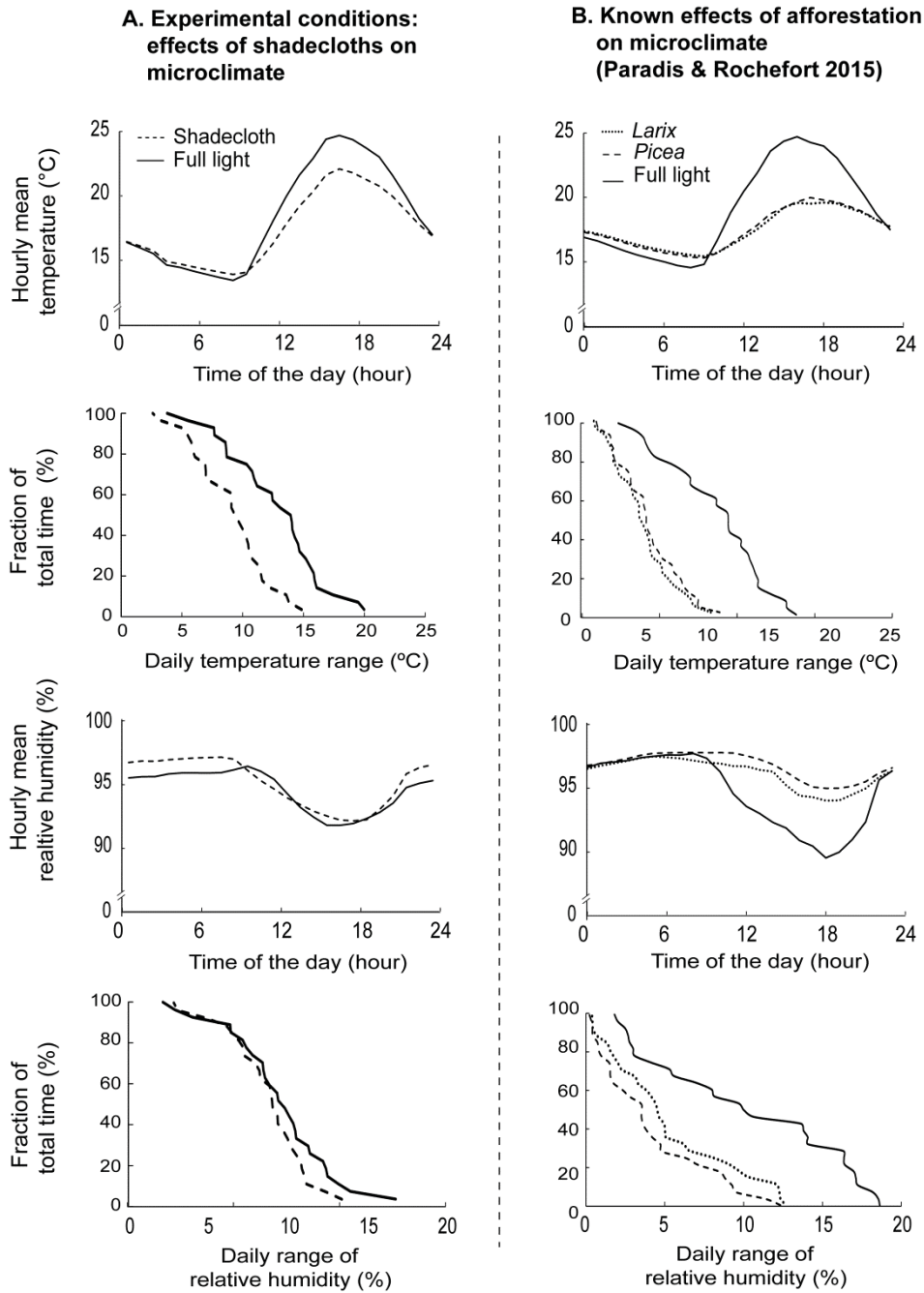


Figure 5.3: Comparison of microclimatic data (relative humidity and temperature) measured at the air-soil interface under shade cloths (70% shade) and microclimatic data measured in the understory of coniferous plantations during the same period of time (3 August 2011 to 31 August 2011). Graphs show that major effect from creation of shaded conditions is reduction of daily high temperatures, which also translate into reduction of range of temperature. Effects of shade cloths on air-soil humidity are relatively negligible.

### *2010 – Germination growing season*

Due to technical constraints, it was impossible to install automated instruments for the summer 2010. Yet, to assess effects of shading on soil humidity during normal droughts, as the ones that may have occurred during 2010, soils were sampled under shade and in full light conditions in late summer 2012 (September 7<sup>th</sup>), after 8 sunny days, and soil water content was analyzed in laboratory. These analyses showed that water content was 24% higher in shaded soils than in soils under full light (data not shown).

### *2011 – Transplant experiment*

Microclimate at peat/air interface was also assessed inside the different experimental plots to quantify effects of shading and presence of mosses on humidity and temperature during growing season 2011 (year of Transplant experiment). Between the 3<sup>rd</sup> and 31<sup>st</sup> of August 2011, automated HOBOTM U23 Pro v2 External Temperature/Relative Humidity Data Logger (Onset Computer Corporation, Cape Cod, Massachusetts, USA) took hourly measurements of peat microclimate (air temperature and humidity at the peat/air interface) of four major treatments inside one block of each peatland: 1) bare peat / full light, 2) moss / full light, 3) bare peat / shade, 4) moss / shade. During that mid-summer period, the greatest influence of the shade screen was on soil temperature: temperature was lower 74% of the time under shade cloths (in 513 out of 696 hourly mean temperatures), while soil humidity was similar between shaded and full light plots (Figure 5.3). Presence of a moss carpet did not influence soil temperature, but it decreased soil humidity.

## Data analysis

For each of the two full-factorial experiments, ANOVAs were conducted to test significance of each factor using R version 2.2.1 (The R Foundation for Statistical Computing). In Seeding experiment, ANOVA statistical test were run on *llex* separately, as it is the only species that germinated; mixed-model was used with “time” variable identified as repeated measurements. Transplant experiment was analyzed running typical ANOVA test for full-factorial experiment, using only the “experimental block” as fixed effect.



## 5.3 Results

### Seeding experiment

Only *Ilex* seeds germinated. In fact, *Ilex* seeds germinated in all experimental plots. In contrast, no *Viburnum* seedling was found in all experimental plots during the two years following seeding. For *Ilex*, a triple interaction between time\*shading\*moss has been found ( $P < 0.05$ ); results were thus analyzed separately for the different observation periods. Firstly, nothing occurred during the whole first growing season (2010); all seeded plots showed signs of germination only in spring of the second growing season (2011) (Figure 5.4). Only shade significantly improved germination rates. Indeed, germination was 6 times higher in shaded plots (22.2 seedlings in average) than in full light plots (3.7 seedlings in average) (Figure 5.4). These numbers of seedlings represent germination rates of 44.4% and 7.4% respectively, considering the 50 seeds sown in each plot. Absence or presence of a moss carpet did not significantly influence the germination of *Ilex* (Figure 5.4).

While presence of a moss carpet did not influence germination, it produced a significant effect on survival of seedlings after the growing season (Figure 5.4). Indeed, in the spring following first growing season (24 months after beginning of treatment; Spring 2012), most seedlings in plots without moss carpet were at some degree uprooted, buried or lying horizontal, while most seedlings were still erect in plots with a moss carpet (Figure 5.5). For example, in shaded plots, 91% of seedlings were uprooted in plots without mosses, while only 23% were uprooted in plots with mosses. A visit of the experimental sites in early summer confirmed that all uprooted seedlings eventually died; final number of seedlings was therefore higher in plots that were both shaded and with a moss carpet (Figure 5.4).

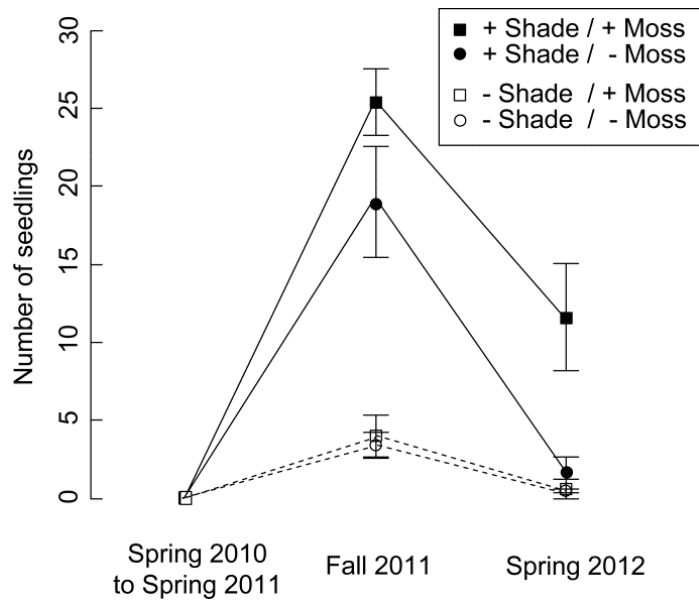


Figure 5.4: Effects of presence of a moss carpet and shade on establishment of *llex* on cutaway peat fields



Figure 5.5: A).Picture of an uprooted seedling on bare peat; B) picture of a well-established seedling on a moss carpet.

## Transplant experiment

The three experimental factors all produced different responses in the transplant experiment (Figure 5.6). Shade increased seedling survival: 92% seedlings survived in shaded plots, while only 74% seedlings survived in full light plots ( $P = 0.01$ ). Fertilization did influence seedling morphological traits: seedling total biomass was increased by 68% ( $P = 0.004$ ), seedling height was increased by 54% ( $P < 0.001$ ), and seedling total leaf area was increased by 330% ( $P < 0.001$ ). Absence or presence of a moss carpet did not significantly influence survival, biomass or morphology of seedlings ( $P > 0.05$  for all measured traits). No interaction between the different factors was detected.

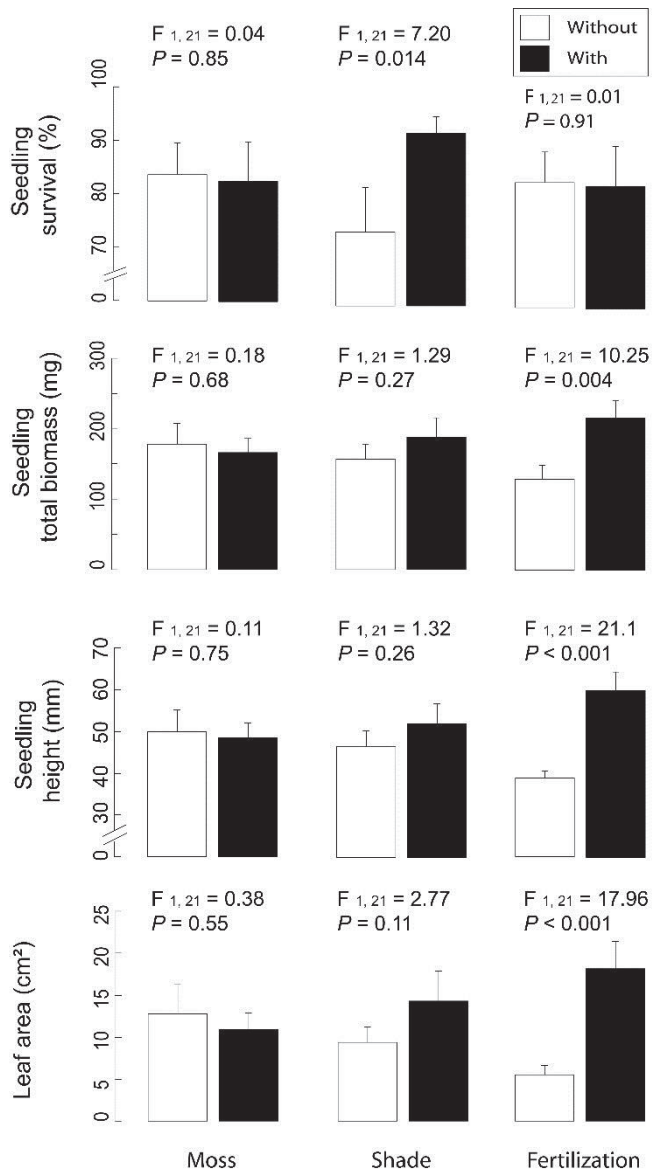


Figure 5.6: Effects of presence of a moss carpet, shade and fertilization on survival rates, total biomass, height, and total leaf area of transplanted seedlings of *Ilex* on cutaway peat fields after one growing season (no significant statistical interaction found, at  $P < 0.05$ ).

## 5.4 Discussion

This study shows that 1) importance of shading as a facilitating agent differs between lagg shrub species (no germination for *Viburnum*, high germination rates for *Ilex*), 2) the three studied environmental factors, shading, presence of mosses, and fertilization, produced different effects on *Ilex* seedlings. The three factors contributed to ameliorate establishment, but through different mechanisms.

### Shading: strong improvements on germination and survival

As expected, germination only occurred during the second growing season, after breaking off the morphophysiological dormancy. The higher germination rates in shaded conditions can be attributed to several possible causes (better stratification microclimate, better emergence microclimate, less photo-inhibition, etc.). Because 2010 (year of warm stratification on the field) was a dry year (Table 5.3), two causes seem more plausible: 1) death of seeds by desiccation or high temperatures during warm stratification in full light condition, 2) humidity of substrate too low for warm stratification in full light condition. Since growing season of 2011 (season of emergence) was a very humid season, there is no reason to believe that humidity was a limiting factor for emergence.

Shading also increased survival of seedlings. The increased survival observed under shading may be due to the morphological plasticity response that *Ilex* seedlings exhibited: under shade, seedlings produced higher foliar surface and longer shoots (Figure 5.6). Although this type of morphological plasticity is well-known from both shade and light species, many “shade species” show a higher degree of plasticity, since it can be a definite advantage in the understory (Niinemets et al. 1998). Interestingly, a previous study has already described a strong morphological plasticity response for *Ilex mucronata*, where mature clones showed a different demography and age structure between light and shade environments (LeBlanc & Leopold 1992).

### Moss-shrub interaction: no effect on germination, but a major role on substrate stabilization

One of our hypotheses was that mosses would ameliorate germination through the amelioration of soil microclimate, by reducing albedo of peat and limiting evaporation. To our surprise, microclimate was similar between bare peat and moss carpet and no biological interaction was detected during growing season. Absence of amelioration of microclimate may be explained by the strong dominance of *Dicranum polysetum* in all moss carpets by the end of the experiment; this species is very drought-tolerant and does little water transport (Peterson & Mayo 1975). It is well adapted to the dry conditions of cutaway peat fields, but it may not be the best species to create a particular microclimate for seed germination. Soil cover occupied by *Sphagnum* mosses has decreased significantly during the experiment from the 1:1 introduction ratio, and contribution of *Sphagnum* mosses on soil microclimate was probably negligible (personal observation).

Interestingly, mosses produced a facilitation effect on seedlings of the Seeding experiment during the first fall-winter-spring following germination: uprooting of seedlings after first winter was lower inside plots with a moss cover than inside plots without mosses. Although frost-heaving was not quantified in this study, we suspect that it is probably the main factor that caused uprooting of seedlings. In fact, previous experiments have shown that the moss *Polytrichum strictum* can improve establishment of fir seedlings through a reduction of frost-heaving in post-extracted peatlands (Groeneveld et al. 2007). The dominance of *Dicranum* in our moss carpets, and its overall resemblance with *Polytrichum* (two erect mosses forming relatively dense mats), suggests that *Dicranum* has some potential for soil stabilization at bog margins.

### Fertilization: strong improvement on growth

The strong amelioration in growth of *Ilex* that was caused by fertilization is consistent with our hypothesis that nutrient availability in residual peat is a limiting factor for seedling establishment. Compared to experimental sites which are still under effect of drainage, natural lags are nutrient-rich habitats (higher concentrations in ammonium, available phosphorus, available potassium, total nitrogen, total phosphorus; Table 2), where nutrient pool is continuously replenished by the flow of water from adjacent bog and mineral lands (Howie & Tromp-van Meerveld 2011; Paradis et al. 2015).

The amelioration caused by fertilization also concurs with results of other studies, which show that growth and survival of many woody species, both evergreen species (e.g. *Larix laricina* and *Picea marina*; Caisse et al. 2008) and broadleaf species (e.g. *Quercus robur*, *Betula pubescens*; Renou-Wilson et al. 2008, 2010), are strongly ameliorated by an initial fertilization when planted on extracted peatlands. In fact, similarity of results with those obtained from a previous experiment (Bussi eres et al. 2008a) that aimed at establishing small deciduous shrub *Aronia melanocarpa* on extracted peatlands of eastern Canada (using same fertilization formula, rich in phosphorus and potassium, 3.4-19-29.2 of N, P, K) suggests that results could be similar for other shrub species with similar habits.

### Importance of dispersal as a limitation for establishment

The present study provides some clues about the relative importance of dispersal as a limitation for the establishment of the reintroduced shrub species. In particular, as *Ilex* seeds germinated well in unrestored plots and some seedlings even survived through their first winter, it suggests that the total absence of *Ilex* seedlings in post-extracted peatlands (personal observations) may be attributed to low dispersal ability. For *Viburnum*, it is impossible to draw such conclusion on the relative importance of environmental conditions and dispersal as limiting factors; the fact that reintroduced seeds did not germinate only indicates that environmental conditions of post-extracted peatlands were not suitable for germination.

## 5.5 Conclusion

### 5.5.1 Limitations and suggestions for future studies

Results from our reintroduction trials, from seeds and transplanted seedlings, suggest that there is a reason to believe that *Ilex*, a typical shrub of lagg habitats, could be successfully reintroduced under shaded environment on marginal cutaway peat fields. Yet, as environment can differ significantly under forest plantations and artificial shade-houses, experimental trials under a forest canopy are needed to confirm this hypothesis. In addition, in order to develop a more applied restoration method, other investigations are still needed. Firstly, further ecophysiological studies could help to better predict the effects of different shading levels on the species; a shading level of 70% seemed enough to ameliorate germination and seedling survival, but a different shading level may produce better results. Secondly, our fertilization experiment has shown that it is necessary to fertilize seedlings at plantation time to obtain vigorous seedlings, but the isolated effects of the different major macronutrients (nitrogen, phosphorus, potassium) were not tested. According to our peat chemistry analysis, phosphorus and potassium are probably the most limiting nutrients, but further studies should focus on the comparison of the effects of the different nutrients and the optimization of fertilization rates. Also, our results show that reintroduced *Dicranum-Sphagnum* moss carpet contributed to help seedlings to survive through their first winter, but more studies are needed to ameliorate the establishment of forest mosses on cutaway peat fields. Finally, more studies are needed to identify the factors that may have inhibited germination of *Viburnum* in field conditions.

There is a strong need to increase our knowledge on the autecology and the propagation of the different lagg species. It can be expected that, in a near future, ecological restoration of peatland cutaway areas into lagg habitats will become an important management option, as more and more peat extracting areas will be gradually abandoned following depletion of peat resources. Reintroducing lagg shrub species would not only contribute to increase biodiversity of restored peatland, but also increase the resilience of the ecosystem. Wetland shrubs are well adapted to varying water table levels (Golet et al. 1993; Keddy 2010), and establishment of a shrub cover could act as a safety in the case of a possible die-back of the coniferous forest stand that may occur following rewetting of whole peatland complex. Revegetation using tall-shrubs may also be the key to limit invasion by helophyte weedy species (Hovick & Reinartz 2007), a phenomenon which may occur if enrichment with minerotrophic water becomes too important following rewetting.

### 5.5.2 Implications for practice

Restoration of a lagg plant community on cutaway peat fields must be seen as a multiple-step long-term restoration project: the restoration of understory species should not be attempted until a shaded micro-environment has been restored. In our experiments, shade significantly increased germination and seedling survival of *Ilex* by ameliorating soil microclimate.

Plant establishment being problematic due to substrate instability, stabilization is required before reintroduction of vascular plants. Our experiments show that establishment of a moss carpet, a known method to stabilize substrate, improved survival of *Ilex* seedlings during their first fall-winter-spring. Mosses did not compete or facilitate seedlings during the growing season.

Because phosphorus and potassium concentrations are significantly lower in cutaway peat fields compared to natural lags, fertilization rich in phosphorus and potassium is required to increase growth of lagg species. A complete rewetting of the peatland may also be an option to recreate a functional lagg with a natural mineral enrichment.

## 5.6 Acknowledgements

We are particularly grateful to Phan Cat Tuong Le and Catherine Emond for assistance in the field. We also thank members of the Peatland Ecology Research Group for comments on the study and on earlier versions of this manuscript. Financial support for this research was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministry of Natural Resources and Energy of New Brunswick, and the Canadian Sphagnum Peat Moss Association and its members. Personal grants to Étienne Paradis were provided by the Fonds québécois de recherches sur la nature et les technologies and the Institut Hydro-Québec en Environnement, Développement et Société.



## 5.7 References

- Agnew ADQ, Wilson JB, Sykes MT (1993) A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 4:273–278
- Amacher MC, Henderson RE, Breithaupt MD, Seale CL, LaBauve JM (1990) Unbuffered and buffered salt methods for exchangeable cations and effective cation-exchange capacity. *Soil Science Society of America Journal* 54:1036–1042
- Andersen R, Rochefort L, Landry J (2011) La chimie des tourbières du Québec: une synthèse de 30 années de données. *Naturaliste Canadien* 135:5-14
- Aro L, Kaunisto S (1998) Nutrition and development of 7–17 year old Scots pine and silver birch plantations in cutaway peatlands. Pages 109-114 In: Malterer T, Johnson K, Stewart J (eds) *Peatland Restoration and Reclamation: Techniques and Regulatory Considerations; Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Duluth, Minnesota*
- Aussenac G (2000) Interaction between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57:287–301
- Baskin CC, Baskin JM (1998) *Seeds – ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic, San Diego
- Bogren K, Hofer S (2001) Determination of orthophosphate in Bray or Mehlich extracts of soils by flow injection analysis. In: Zellweger Analytics Lachat Instruments, *Methods Manual, QuickChem Method 12–115–01–1-A*. Zellweger Analytics, Milwaukee, Wisconsin
- Bray RH, Kurtz LT (1945) Determinations of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39–45
- Bussi eres J, Boudreau S, Cl ement-Mathieu G, Dansereau B, Rochefort J (2008a) Growing black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) in cut-over peatlands. *HortScience* 43:494–499
- Bussi eres J, Boudreau S, Rochefort L (2008b) Establishing trees on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 10
- Caisse G, Boudreau S, Munson A, Rochefort L (2008) Fertiliser addition is important for tree growth on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: Article 11
- Dirr MA, Heuser Jr CW (2009) *The reference manual of woody plant propagation: from seed to tissue culture*, 2<sup>nd</sup> ed. Timber Press, U.S.A.
- During HJ, Van Tooren BF (1990) Bryophyte interactions with other plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104:79–98.
- Environment Canada (2012) National climate data and information archive [http://climate.weatheroffice.gc.ca/climateData/canada\\_e.html](http://climate.weatheroffice.gc.ca/climateData/canada_e.html) (accessed 10 July 2012).
- Golet FC, Calhoun AJK, DeRagon WR, Lowry DJ, Gold AJ (1993) Ecology of red maple swamps in the glaciated northeast: a community profile. Biological Report 12, U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington D.C..

- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128–1138
- Groeneveld EVG, Massé A, Rochefort L (2007) *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology* 15:709–719
- Hillel D (1998) *Environmental soil physics*. Academic Press, San Diego
- Hovick SM, Reinartz, JA (2007) Restoring forest in wetlands dominated by reed canarygrass: the effects of pre-planting treatments on early survival of planted stock. *Wetlands* 27:24–39.
- Howie SA, Tromp-van Meerveld IT (2011) The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: a review. *Wetlands* 31:613–622
- Kameyama Y, Nakagoshi N, Nehira K, Nehira K (1999) Safe site for seedlings of *Rhododendron metternichii* var. *hondoense*. *Plant Species Biology* 14:237–242
- Keddy PA (2010) *Wetland ecology: principles and conservation*. 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Keeney DR, Nelson DW (1982) Nitrogen in organic forms. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR (eds.) *Methods of soil analysis*. Part 2. Madison WI.
- LeBlanc CM, Leopold DJ (1992) Demography and age structure of a central New York shrub-carr 94 years after fire. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:50–64
- Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds.) (2008) *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, New York
- Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen JD (1998) An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18:681–696
- Padilla FM, Pugnaire FI (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196–202
- Paradis É, Rochefort L (2015) Management of marginal cutaway peat fields: pre-restoration ecological conditions and effects of afforestation. Pages 59–85 In: Paradis É, *Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe*. Ph.D. Thesis. Université Laval. Canada
- Paradis É, Langlois M, Rochefort L (2015) The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. Pages 19–58 In: Paradis É, *Restauration écologique des transitions tourbière-forêt dans les marges des tourbières perturbées par l'extraction de tourbe*. Ph.D. Thesis. Université Laval. Canada
- Peterson WL, Mayo JM (1975) Moisture stress and its effects on photosynthesis in *Dicranum polysetum*. *Canadian Journal of Botany* 53:2897–2900
- Renou-Wilson F, Keane M, Farrel EP (2008) Establishing oak woodland on cutaway peatlands: Effects of soil preparation and fertilization. *Forest Ecology and Management* 255:728–737

Renou-Wilson F, Pöllänen M, Byrne K, Wilson D (2010) The potential of birch afforestation as an after-use option for industrial cutaway peatlands. *Suo* 61:59–76

Reschke C (1990) *Ecological communities of New York State*. New York Natural Heritage Program, New York State Department of Environmental Conservation, Latham, New York, U.S.A.

Risser PG (1993) Ecotones at local to regional scales from around the world. *Ecological Applications* 3:367–368

Risser PG (1995) The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45:318–325

Sjörs H (1952) On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters. *Oikos* 2:241–58

Sperduto DD, Nichols WF (2004) *Natural communities of New Hampshire*. NH Natural Heritage Bureau, Concord, NH. Pub. UNH Cooperative Extension, Durham, New Hampshire, U.S.A.

Staunch A, Redlecki M, Wooten J, Sleeper J, Titus J (2012) Moss and soil substrates interact with moisture level to influence germination by three wetland tree species. *ISRN Botany*. Volume 2012, Article ID 456051 <http://dx.doi.org/10.5402/2012/456051> (accessed 10 March 2015).

Stockwell SS, Hunter Jr ML (1989) Relative abundance of herpetofauna among eight types of Maine peatland vegetation. *Journal of Herpetology* 23:409–414

Thompson EH, Sorenson ER (2000) *Wetland, woodland, wildland – a guide to the natural communities of Vermont*. Vermont Department of Fish and Wildlife and The Nature Conservancy. University Press of New England, Hanover, U.S.A.

Traut BH (2005) The role of coastal ecotones: a case study of the salt marsh/upland transition zone in California. *Journal of Ecology* 93:279–290

van der Maarel E (1990) Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1:135–138

Vasander H, Tuittila E-S, Lode E, Lundin L, Ilomets M, Sallantausta T, Heikkilä R, Pitkanen M-L, Laine J (2003) Status and restoration of peatlands in northern Europe. *Wetlands Ecology and Management* 11: 51–63



## **CHAPITRE 6 :**

### Conclusion générale

Étienne Paradis



## **6.1 Principaux résultats de recherche et leurs implications sur la gestion des tourbières perturbées par l'extraction de la tourbe**

La présente thèse visait l'acquisition de connaissances écologiques quantifiées et validées nécessaires au développement d'une stratégie de restauration écologique des transitions tourbière-forêt adaptée aux conditions environnementales présentes en marge des tourbières industrielles. L'approche préconisée est similaire à celle ayant été utilisée pour définir le cadre de référence à la restauration de tourbières minérotrophes (Graf & Rochefort 2008) et celui pour la restauration de tourbières ombrotrophes (Graf & Rochefort, sous presse). Les différentes étapes charnières du développement de cette stratégie qui ont été abordées dans cette thèse sont : 1) la définition des caractéristiques de l'écosystème de référence, soit les différents types de transitions tourbière-forêt, 2) l'évaluation de l'état relatif des sites dégradés par rapport à un écosystème de référence typique et l'identification des contraintes écologiques en restauration, 3) l'évaluation de l'importance relative de certains filtres écologiques sur l'établissement d'espèces végétales de l'écosystème de référence typique.

### **6.1.1 La définition des caractéristiques de l'écosystème de référence**

En Amérique du Nord, l'écologie de la restauration privilégie traditionnellement l'utilisation d'écosystèmes de référence pour la définition des buts visés. Notamment, selon Bedford (1999), la décision de restaurer ou créer un type de milieu humide donné dans une localisation précise, comme la marge d'une tourbière récoltée, devrait se baser sur les milieux humides présents dans les conditions hydrogéologiques similaires dans les écosystèmes de référence. Or, comme on avait jusqu'alors peu d'information sur l'écologie des zones de transition tourbière-forêt dans l'est du Canada, le premier chapitre de cette thèse a consisté en une étude écologique nécessaire à la définition des buts de la restauration.

Une première partie de cette étude écologique s'est concentrée sur l'identification des différents types de transition qui existent en marge des tourbières naturelles. Cette caractérisation spatiale du gradient de végétation bog-forêt a permis d'identifier quatre grands types de transition dans les tourbières ombrotrophes naturelles de l'est du Canada (Nouveau-Brunswick) : 1) une transition de lagg incluant une communauté écotonale similaire au « marécage de type lagg » du Système de classification des terres humides du Canada (Warner & Rubec 1997), 2) une transition incluant deux communautés écotonales, habituellement une de type lagg-fen (herbacées graminoides ou petits arbustes) et une de type marécage, 3) une transition abrupte sans communauté écotonale, 4) une transition incluant un vaste marécage, similaire au « marécage de type marge de tourbière » défini par Warner & Rubec (1997).

La deuxième partie de cette étude s'est ensuite concentrée sur la caractérisation écologique du « marécage de type lagg », soit un type de transition particulièrement fréquent. Cette caractérisation a permis de déterminer que le lagg naturel représente un écotone aux conditions uniques suivantes : 1) la végétation y est caractérisée par une structure différente des écosystèmes adjacents et un couvert plus abondant d'arbustes, notamment le némopanthé; 2) les sols y sont plus riches en azote et phosphore que le bog, mais plus pauvres en cations basiques que la forêt; 3) le niveau d'eau y est plus fluctuant que le bog, tout en restant assez élevé.

Comme il existe plusieurs types de transitions, il semble plausible que la restauration de la transition tourbière-forêt ne puisse pas suivre une seule recette définie. En effet, toujours suivant le raisonnement de Bedford (1999), selon les conditions hydrogéologiques qui prévalent ou qui sont prévues dans un secteur marginal de tourbière industrielle, un des quatre grands types de transition pourrait être plus adapté. En théorie, le « marécage de type lagg », un type de transition particulièrement fréquent dans les tourbières naturelles de l'est du Canada, pourrait être la solution à envisager dans une majorité de situations. En effet, considérant les caractéristique de cet habitat et de l'autécologie des arbustes présents, ce type de marécage semble une solution idéale lorsqu'il est difficile de prévoir l'hydrologie finale des secteurs marginaux ou lorsqu'on prévoit que la nappe sera plutôt fluctuante.

Comme alternative, la restauration d'un lagg-fen pourrait aussi être appropriée dans certaines circonstances, notamment si on prévoit la présence de conditions minérotrophes suite au remouillage. Les techniques pour implanter une telle communauté de lagg-fen (ex. : communauté de *Calamagrostis* et mousses brunes) pourraient s'inspirer des connaissances acquises pour la restauration de tourbières industrielles minérotrophes (Rocheffort et al. 2015). Il est toutefois important de noter que ce type d'habitat de lagg-fen était peu fréquent dans nos inventaires réalisés dans les tourbières du Nouveau-Brunswick et, lorsque présent, il était souvent seulement confiné à une mince bande entre la zone ombrotrophe et le marécage de type lagg.

Finalement, dans un secteur où on sait que la nappe restera relativement basse et stable, une restauration d'une forêt humide coniférienne, similaire aux « marécages de marge de tourbière », pourrait être appropriée. Dans les tourbières naturelles du Nouveau-Brunswick, ce type de transition est représentatif des situations où un lagg n'est pas confiné par des barrières géomorphologiques (Langlois et al. 2015). Les pratiques d'afforestation présentement utilisées en tourbière industrielle pourraient s'inscrire dans un contexte de restauration de ce type de transition. Cependant, contrairement aux tourbières minérotrophes qui ont été bien étudiées au cours des dernières années (Rocheffort et al. 2015; Graf & Rocheffort, sous presse), aucune étude ne s'est encore vraiment concentrée sur ces « marécages de marge de tourbière » et il reste difficile de dresser des lignes directrices plus précises sur leur restauration; des études écologiques plus poussées sur ces écosystèmes sont nécessaires.



### 6.1.2 Définition de l'état écologique relatif des sites à restaurer et identification des contraintes écologiques

Après avoir identifié le lagg comme un but premier visé par la restauration, les sols et la végétation des écosystèmes à restaurer (secteurs marginaux des tourbières industrielles) ont été comparés à ceux des marécages de lagg naturel afin de mieux comprendre l'importance de certains facteurs limitant et ainsi mieux cerner les interventions nécessaires à la restauration. En résumé, le long historique de récolte et la présence d'un réseau de drainage encore fonctionnel résultent en des sols pauvres en nutriments. Ainsi, à l'exception des fossés, pratiquement aucune végétation ne revient naturellement. D'après l'ensemble des connaissances acquises, il semble évident que le réseau de drainage encore actif constitue un filtre écologique important qui limite le retour à un écosystème de milieu humide fonctionnel.

En pratique, comme le fonctionnement du lagg est intimement lié à l'hydrologie du complexe tourbeux et des terres adjacentes, tout projet de restauration qui inclut les secteurs marginaux devrait au moins inclure certaines prévisions sur le bilan hydrologique de ces secteurs. Des projets-pilotes de remouillage des secteurs marginaux combinés à un suivi de l'écohydrologie des secteurs permettraient d'approfondir nos connaissances sur les liens hydrauliques possibles avec les secteurs à l'extérieur de la zone récoltée. Au moment de débiter ce projet de thèse, peu de tourbières en étaient au stade où il aurait été possible d'effectuer un projet de remouillage à grande échelle et de suivre l'évolution des conditions écohydrologiques dans les sites visés par cette étude de caractérisation. Cependant, d'avantage de tourbières approchent maintenant ce stade et il devient urgent d'approfondir nos connaissances sur cette problématique afin de mieux planifier la restauration à grande échelle.

Cette thèse visait notamment à déterminer si certaines interventions, entreprises avant d'en arriver à une restauration à grande échelle, pourraient permettre d'améliorer l'état écologique de ces sites et de rétablir une trajectoire écologique adéquate. En effet, considérant le temps d'établissement potentiellement long pour le développement de la structure étagée complexe du lagg et l'impossibilité technique de remouillage avant l'arrêt des activités de récolte, certaines actions réalisées avant la restauration des conditions hydrologiques pourraient contribuer à réduire le temps nécessaire à l'atteinte d'un écosystème fonctionnel, limiter l'envahissement par les espèces opportunistes et améliorer l'état écologique du futur lagg. Au chapitre 2, l'étude écologique des plantations suggère que l'afforestation permet une certaine amélioration des conditions environnementales des sites, malgré que le système de drainage soit encore fonctionnel. Même s'il est probable que les arbres plantés ne résistent pas au futur remouillage de la tourbière, ils jouent un rôle important à court et moyen terme en améliorant plusieurs facteurs environnementaux : la litière y est enrichie en nutriments et le microclimat y est plus stable que dans les sites ouverts. En réalité, même dans un scénario où l'ensemble des arbres mourraient suite au remouillage, la biomasse accumulée sous forme de tronc et

branches permettraient le retour d'une certaine microtopographie typique des marécages naturels, une composante essentielle pour la régénération de plusieurs espèces intolérantes aux inondations et pour le retour de certaines fonctions de l'écosystème (Titus 1990; Vivian-Smith 1997; Bruland & Richardson 2005). Considérant la grande popularité de l'afforestation pour réhabiliter les secteurs marginaux, des études sur la survie des arbres face au stress du remouillage pourraient être pertinentes. Dépendamment des résultats, les techniques de remouillage pourraient être adaptées; le remouillage des secteurs marginaux pourrait par exemple être effectué de façon très graduelle pour permettre une certaine adaptation des arbres aux conditions hydrologiques.

Contrairement aux conditions abiotiques qui s'améliorent au fur et à mesure que le système évolue, les communautés végétales résultant de plantation d'arbre sur tourbe résiduelle semblent contraintes à un état stable alternatif : les deux plantations visitées conservent une structure de végétation très uniforme, soit une strate arborescente bien développée, mais aucune strate présente en sous-bois. À cet effet, une recommandation majeure du chapitre 2 est de porter une attention particulière au développement de connaissances nécessaires à la réintroduction d'espèces de lagg de sous-bois sur les secteurs en marge des tourbières industrielles.

### 6.1.3 La réintroduction active de végétation et l'étude des filtres écologiques

Afin de mieux guider la réintroduction d'espèces désirées, des études expérimentales ont été menées pour comparer l'importance relative de certains filtres écologiques (l'ombre, la limitation en nutriments et la présence d'un tapis muscinal) sur le succès d'établissement des arbustes et des mousses typiques du lagg. Parmi les différentes espèces d'arbustes réintroduites, le némopanthe est la seule espèce à avoir germé dans l'étude de germination. Ainsi, la suite des expériences s'est limitée à cette espèce qui possède un potentiel significatif pour revégétaliser les marges de tourbières. De façon générale, l'ombre a joué un rôle prépondérant sur l'établissement des espèces réintroduites : 1) les conditions ombragées ont permis une meilleure germination du némopanthe, mais aussi une meilleure survie des semis; 2) pour les mousses, l'ombre a permis d'améliorer significativement l'établissement. Ainsi, pour améliorer l'efficacité de la restauration, il semble essentiel de miser en priorité sur la création de conditions ombragées, par exemple par l'afforestation, avant de s'attarder à une restauration des strates de sous-bois.

Un deuxième filtre important peut limiter l'établissement : le soulèvement gélival. En effet, dans l'expérience de réintroduction, une interaction biologique « mousse-semis » a été détectée : le taux de survie des jeunes semis de némopanthe au premier hiver est amélioré en plantant les arbustes dans un tapis de mousses, celles-ci réduisant l'importance du soulèvement gélival. Il semblerait donc préférable de restaurer un tapis muscinal pour stabiliser le substrat préalablement à une réintroduction d'espèces vasculaires de sous-bois.

Une espèce muscinale qui semble particulièrement bien adaptée aux conditions des sites étudiés est le *Dicranum polysetum*; cette espèce partage d'ailleurs un port et une morphologie assez similaires avec le *Polytrichum*, une mousse déjà reconnue pour stabiliser le substrat contre le soulèvement gélival en tourbière industrielle (Groeneveld & Rochefort 2005).

Pour les plantes vasculaires, un troisième filtre écologique peut aussi limiter l'établissement des semis : la limitation en nutriments. En effet, une fertilisation riche en potassium et phosphore a permis d'augmenter significativement la croissance en hauteur et la biomasse des semis, un résultat prévisible en considérant les faibles concentrations en potassium et phosphore détectées dans la tourbe résiduelle des tourbières industrielles (Chapitre 3). D'un point de vue de gestion de la restauration, il semble approprié de fertiliser les semis pour permettre un meilleur enracinement, du moins pendant les premières années. Considérant la faible épaisseur de tourbe, les racines des semis devraient éventuellement atteindre les horizons de sol minéral et obtenir accès à un pool de phosphore et potassium, deux éléments généralement plus abondants dans les sols minéraux que les sols organiques.

#### 6.1.4 Définition d'une stratégie de restauration

Pour mieux définir une stratégie de restauration des transitions tourbière-forêt qui intègre l'ensemble des connaissances acquises dans cette thèse, il est maintenant opportun de réviser deux stratégies de réhabilitation de milieux humides décrites dans la littérature scientifique. En premier exemple, on pense à la stratégie adoptée pour reconverter en marécages les vastes étendues de terres agricoles peu productives des plaines alluviales des grandes rivières aux États-Unis (par exemple, dans les basses-terres du Mississippi; Barry et al. 1996, Allen et al. 2004; Kangas 2012). Les essais de restauration des marécages des plaines alluviales sont particulièrement inspirant pour la restauration des marécages de type lagg, car ces deux types de marécages partagent plusieurs similarités au niveau de leur fonctionnement écologique: végétation bien structurée, sols enrichis en nutriments, fortes fluctuations du niveau d'eau. De façon générale, sur les terres agricoles des plaines alluviales, c'est la présence d'un réseau de drainage, utilisé pour maintenir les cultures, qui agit comme la contrainte écologique principale qui empêche l'établissement d'une communauté végétale typique de milieux humides. Pour maximiser les chances de succès, il est reconnu que la restauration doit se pencher sur les trois composantes structurelles d'un marécage fonctionnel : 1) la création d'une microtopographie, 2) la plantation de jeunes arbres sur les boutons artificiels, et 3) une modification des conditions hydrologiques (incluant un remouillage, par le blocage des canaux de drainage).

En parallèle, l'écologie de la restauration s'est aussi souvent intéressée aux mesures de suivi et au contrôle des espèces envahissantes. Dans les milieux humides, un remouillage mal planifié peut souvent mener à un envahissement par une espèce héliophyte opportuniste : plusieurs espèces envahissantes sont opportunistes

et leur prolifération peut être très rapide lorsqu'une niche est perturbée ou laissée partiellement vacante (Zedler & Kercher 2004). Par exemple, des recherches ont porté sur la création de marécages sur des anciennes terres agricoles envahies par le phalaris (Hovick & Reinartz 2007). Dans ces conditions, la stratégie qui a dû être adoptée pour la restauration consiste en trois étapes : 1) un contrôle de végétation, nécessaire pour diminuer l'importance du couvert végétal des espèces héliophytes, 2) la création d'une microtopographie, 3) la plantation d'espèces arbustives et arborescentes sur les butons artificiels.

Dans le cas des tourbières récoltées, on sait déjà que le contrôle des conditions hydrologiques permet de limiter dans une certaine mesure les opportunités d'envahissement: tant que la tourbière reste sous l'effet d'un drainage, les stress écologiques présents limitent l'établissement d'espèces indésirables et l'évolution vers un état stable alternatif plus complexe que celui présent (un peu comme sur les terres agricoles drainées). Toutefois, un remouillage mal planifié d'une tourbière récoltée, où aucune végétation n'aurait été réintroduite, pourrait créer une opportunité d'envahissement pour diverses héliophytes, comme la quenouille, le phragmite, le phalaris ou le scirpe. Ainsi, la stratégie de restauration à adopter devrait s'inspirer à la fois des connaissances acquises dans cette thèse, mais aussi des deux stratégies tirées de la littérature et décrites ci-haut. Cette nouvelle stratégie à adopter, qui est illustrée au graphique 6.1, résume les principales étapes à réaliser pour améliorer la structure et le fonctionnement des transitions tourbière-forêt en marge des tourbières récoltées. Une première étape consiste à l'afforestation des tourbières récoltées. Compatible avec les besoins de drainage nécessaires à la récolte de tourbe dans les secteurs adjacents, cette étape devrait être réalisée le plus tôt possible car elle permet d'améliorer significativement les conditions environnementales près du sol. Ensuite, suivant l'établissement d'un certain couvert végétal et la création de conditions ombragées, on peut procéder à l'établissement d'un tapis muscinal. Ce tapis permet : 1) d'améliorer la diversité et la structure de la communauté végétale, 2) de stabiliser le substrat contre le soulèvement gélival et 3) de limiter la présence de sol organique à nu, un substrat propice pour l'établissement de plusieurs espèces héliophytes et à la décomposition si un couvert végétalisé ne le recouvre pas. Suivant la stabilisation du substrat, une réintroduction d'arbustes, incluant par exemple le némopanche, pourrait être envisagée. Finalement, le remouillage de la tourbière devrait permettre de rétablir l'écosystème vers un écosystème plus fonctionnel. Comme la communauté végétale sera relativement diversifiée, incluant des arbres, arbustes et mousses, elle devrait être relativement résiliente au remouillage : il n'y aura pas de niche laissée libre pour les espèces héliophytes envahissantes.

Dans cette nouvelle stratégie suggérée, on fait abstraction de la microtopographie, un facteur écologique pourtant important au bon fonctionnement des marécages (Titus 1990; Ehrenfeld 2012). Diverses raisons justifient ce choix de ne pas intégrer la création de microtopographie artificielle à cette stratégie. Premièrement, en tourbière récoltée, la plantation d'arbres sur des buttes artificielle ne semble pas

souhaitable dans les conditions présentes au moment où les plantations sont habituellement réalisées. En effet, contrairement aux projets de restauration sur sol minéral décrits dans la littérature, il peut s'écouler quelques décennies entre la plantation des arbres et le remouillage d'une tourbière. Avec un réseau de drainage actif, la nappe peut être relativement profonde dans les conditions d'étiage et la disponibilité en eau plutôt limitée. De plus, les effets desséchant des vents hivernaux seraient amplifiés. Deuxièmement, via la biomasse accumulée, il semble probable qu'une microtopographie se recrée naturellement à moyen ou long terme si un secteur reboisé mature est soumis à un remouillage. Troisièmement, il est fort possible que plusieurs sites deviennent éventuellement trop humides pour la croissance d'arbres à moyen ou long terme, suite au remouillage, peu importe la présence de microtopographie. Dans de telles conditions, au lieu de créer une microtopographie, les efforts devraient plutôt être dirigés sur l'implantation des espèces plus tolérantes aux conditions d'inondation, qui permettront une évolution soit vers un marécage de type arbustif, soit vers un lagg-fen.

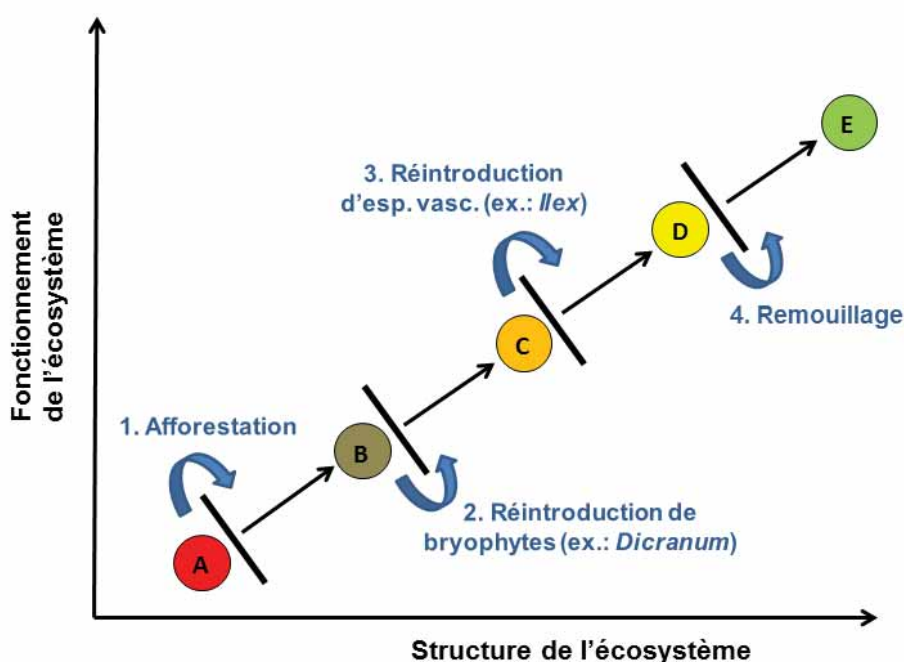


Figure 6.1: Schéma résumant la stratégie suggérée qui se base sur les connaissances acquises dans le cadre de cette thèse; le but général est de passer de l'écosystème dégradé (A) décrit au chapitre 3 vers un écosystème fonctionnel (E) similaire aux écosystèmes de référence décrits au chapitre 2. Les différentes lettres représentent différents états stables alternatifs, où certaines interventions sont nécessaires pour surmonter les barrières ou filtres écologiques. Graduellement, via les réintroductions d'espèces occupant différentes niches et jouant différents rôles fonctionnels, on augmente non seulement la structure, mais aussi les fonctions de l'écosystème.

## **6.2 Un travail nécessaire en amont : réflexions sur la conservation d'un lagg fonctionnel, l'aménagement des nouveaux sites d'extraction de la tourbe et l'intégration des tourbières à la planification territoriale**

Comme illustré précédemment, l'ensemble des travaux de cette thèse permettent de proposer une stratégie de restauration. Il ne faudrait toutefois pas minimiser l'importance d'une bonne gestion, en amont, pour s'assurer d'un réel développement durable des ressources des tourbières. Notamment, à la lumière des résultats du premier chapitre, si l'on désire préserver l'ensemble de la biodiversité des complexes de tourbières ombrotrophes, il est primordial de tenir compte de l'écologie particulière du lagg et d'en améliorer leur conservation – autant pour les tourbières vouées à la conservation que pour les tourbières vouées à la récolte de tourbe. En effet, le lagg constitue un habitat particulier pour de nombreuses espèces « écotonales » (ex. : *Ilex mucronata*) qui sont pratiquement absentes de la zone ombrotrophe de la tourbière et des terres minérales adjacentes. La très faible abondance de ces espèces de lagg dans la « matrice forestière » environnante suggère que la conservation d'une certaine zone intacte de lagg est en réalité nécessaire pour assurer un corridor de laggs et permettre une bonne recolonisation des zones de lagg restaurées suivant la fin de vie utile d'un dépôt de tourbe.

Aussi, bien que cette thèse se soit concentrée sur les aspects écologiques et ait relativement peu abordée les aspects hydrologiques du lagg, il importe de mentionner que la conservation d'une certaine zone de lagg, l'exutoire naturel du bog, dépendra toujours de la concertation entre les usages de la tourbière et son hydrologie. Ainsi, dans une tourbière, lors de l'ouverture de nouveaux secteurs pour la récolte de tourbe, le tracé du réseau de drainage requis (emplacement et profondeur des canaux) ne devrait pas être orienté seulement par l'hydrologie actuelle de la tourbière, mais aussi sur ses impacts à long terme sur les zones de lagg choisies pour la conservation. Idéalement, le bilan hydrique des zones de lagg à conserver devrait être similaire à celui existant avant l'ouverture du site pour la récolte. Pour ce faire, il faudrait : 1) limiter le plus possible l'empiètement des zones drainées sur le lagg à conserver et 2) s'assurer que les eaux des zones drainées pour la récolte soient redirigées en majorité vers le lagg, plutôt que vers un réseau de drainage artificiel ou un exutoire externe au complexe tourbeux.

En parallèle, comme l'équilibre hydrologique (quantité et qualité des eaux) du lagg dépend à la fois de la gestion des eaux de la tourbières et de celles du milieu terrestre, les usages des milieux terrestres avoisinants devraient aussi être régulés dans une certaine mesure. Pour une planification régionale et une gestion territoriale à grande échelle, l'utilisation d'une distance prédéfinie de zone tampon semble une approche appropriée. À cet effet, le ministère de l'Environnement du Québec suggère la conservation d'une zone

tampon naturelle minimale de 100 mètres sans intervention de drainage autour des tourbières ombrotrophes (MDDEP 2012).

À plus petite échelle, pour la conservation d'une tourbière donnée, il importe aussi de tenir compte des limitations des approches utilisées à plus grande échelle et de réaliser que chaque complexe de tourbière possède en réalité un régime hydrologique unique, où le bassin versant dépend toujours de la géomorphologie et la topographie environnante. En pratique, une zone tampon de 100 m pourrait dans certains cas sous-évaluer la distance réellement nécessaire pour la conservation de l'équilibre hydrologique d'un complexe de tourbière donné, alors que dans d'autres cas, elle pourrait aussi la surévaluer. Par exemple, au chapitre 2, le marécage de type lagg bien défini spatialement présentait souvent une largeur de l'ordre de 20-35 m, mais des marécages moins bien définis spatialement, de largeurs supérieures à 100 m, étaient aussi relativement fréquents. Ainsi, idéalement, pour un territoire contenant des complexes de tourbière de grand intérêt pour la conservation, des études hydrologiques plus poussées devraient être réalisées. Des outils législatifs additionnels devraient ensuite être utilisés pour limiter ou prohiber certains usages à l'intérieur du bassin versant de ces complexes d'intérêt (ex. : règlements, zonages, etc.). Notamment, tout nouveau projet localisé en milieu terrestre qui peut impacter significativement l'équilibre hydrologique du lagg des tourbières d'intérêt (ex. : création ou prolongement d'un réseau d'égout pluvial, ouverture d'une nouvelle carrière, etc.) devrait être soumis à une analyse de son acceptabilité environnementale par les autorités compétentes (fédérales, provinciales ou municipales).

## 6.3 Références

- Allen, J.A., B.D. Keeland, J.A. Stanturf, A.F. Clewell & H.E. Kennedy Jr. 2004. A guide to bottomland hardwood restoration. US For Serv Gen Tech Rep SRS-40. États-Unis.
- Barry, W.J., A.S. Garlo & C.A. Wood. 1996. Duplicating the mound-and-pool microtopography of forested wetlands. *Restoration & Management Notes* 14: 15-21.
- Bedford, B.L. 1999. Cumulative effects on wetland landscapes: links to wetland restoration in the United States and southern Canada. *Wetlands* 19: 775-788.
- Bruland, G.L. & C.J. Richardson. 2005. Hydrologic, edaphic, and vegetative responses to microtopographic reestablishment in a restored wetland. *Restoration Ecology* 13: 515-523.
- Ehrenfeld, J.G. 2012. Northern red maple and black ash swamps. P. 149–160 dans D.P. Batzer & A. Baldwin (éd.), *Wetland habitats of North America: Ecology and conservation concerns*. University of California Press, Berkeley, États-Unis.
- Graf, M.D. & L. Rochefort. 2008. Techniques for restoring fen vegetation on cut-away peatlands in North America. *Applied Vegetation Science* 11: 521-528.
- Graf, M.D. & L. Rochefort. Sous presse. A conceptual framework for ecosystem restoration applied to industrial peatlands. Dans: A. Bonn, T. Allott, M. Evans, H. Joosten & R. Stoneman. (éd.), *Peatland restoration and ecosystems services: Science, policy and practice*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni
- Groeneveld, E. & L. Rochefort 2005. *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology* 13: 74-82.
- Hovick, S.M. & J.A. Reinartz. 2007. Restoring forest in wetlands dominated by reed canarygrass: the effects of pre-planting treatments on early survival of planted stock. *Wetlands* 27: 24-39.
- Kangas, L. 2012. Restoration of forest wetlands: case studies in Michigan and Finland. Thèse de M.Sc., University of Helsinki, Finlande.
- Langlois M., J.S. Price & L. Rochefort. 2015. Landscape analysis of nutrient-enriched margins (lagg) in ombrotrophic peatlands. *Science of the Total Environment* 505: 573-586.
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs (MDDEP). 2012. Les milieux humides et l'autorisation environnementale. Gouvernement du Québec, Québec.
- Rochefort, L., M.-C. LeBlanc, R. Pouliot, S. Hogue-Hugron, N. D'Amour & C. Boismenu. 2015. Restauration écologique des tourbières de Bic-Saint-Fabien et de Saint-Fabien-sur-Mer dans le Bas-Saint-Laurent. Projet R719.1, Rapport final présenté au ministère des Transports du Québec. Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval, Québec.
- Titus, J.H. 1990. Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 429-437.
- Vivian-Smith, G. 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85: 71-82.



Warner, B.G. & C.D.A Rubec. 1997. Système de classification des terres humides du Canada, 2<sup>e</sup> éd. Centre de recherche sur les terres humides, University of Waterloo, Waterloo, Ontario.

Zedler, J.B. & S. Kercher. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23: 431-452.