

## TOLÉRANCE DES SPHAIGNES À LA DESSICCATION

Clotilde SAGOT<sup>1,2</sup> et Line ROCHEFORT<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université Laval, Département de Phytologie,  
Faculté des Sciences de l'Agriculture et de l'Alimentation,  
Ste-Foy, Québec G1K 7P4, Canada

<sup>2</sup> Centre de biologie alpine, Université Grenoble 1, B.P. 53 X,  
F-38 041 Cedex, France

S.V.P. Adresser toute correspondance ultérieure au nom de :  
Line Rochefort FAX : 418-656-7856

E-mail : LROC @ VM1.ULVAL.CA Tél. : 418-656-2131 poste 2583

**RÉSUMÉ** — Les techniques de restauration des tourbières développées en ce moment dans l'est du Canada misent sur la réintroduction de fragments de sphaigne sur le substrat laissé à nu après extraction de la tourbe pour réinitier la formation d'un tapis muscinal. Dans ce milieu, au cours de l'été, les diaspores sont particulièrement exposées à la sécheresse et à la chaleur. Pour évaluer la tolérance des sphaignes à la dessiccation, des tiges de trois espèces (*Sphagnum fallax*, *S. fuscum* et *S. magellanicum*) ont été mises à sécher à l'air libre (T ~ 20°C, humidité relative ~ 60 %) pour différentes périodes. Les résultats ont montré que, dans les conditions testées, les fragments de sphaigne peuvent survivre à des périodes sans apport d'eau pouvant durer jusqu'à 14 jours. En général, *S. fallax* et *S. magellanicum* supportent mieux la dessiccation que *S. fuscum*. Cependant, pour toutes les espèces, la dessiccation retarde fortement l'apparition des premiers signes de reprise. Dans une deuxième expérience, des tiges de six espèces (*S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. nemoreum* et *S. papillosum*) ont été mises à sécher en étuve pour 48 heures à des températures de 20°C, 30°C, 40°C, 50°C, 60°C ou 70°C afin d'évaluer leur résistance à la chaleur. Tout comme pour la tolérance à la dessiccation, la tolérance des sphaignes à la chaleur varie selon les espèces puisque *S. fallax* est la seule des six espèces testées ayant survécu à une exposition de 48 heures à 30°C. La disponibilité de l'eau et la température constitue donc des facteurs importants pour la survie et la croissance des diaspores de sphaigne réintroduites sur la tourbe.

**MOTS-CLÉS** : *Sphagnum* ; régénération ; tourbières ombrotrophes ; restauration des tourbières, revégétalisation.

**ABSTRACT** — Peatland restoration techniques currently developed in eastern Canada involve the reintroduction of *Sphagnum* fragments on the bare post-harvested peat substrate in order to reestablish a moss carpet. The reintroduced fragments, or diaspores, are exposed to desiccation and heat in summer. To evaluate *Sphagnum* desiccation tolerance, isolated stems of three species (*Sphagnum fallax*, *S. fuscum* and *S. magellanicum*) were air-dried (T ~ 20°C, relative humidity ~ 60 %) for various lengths of time. Results showed that, under these conditions, *Sphagnum* fragments can survive up to 14 days without water. In general, *S. fallax* and *S. magellanicum* resisted better to desiccation than *S. fuscum*. However, for all species studied, desiccation delayed the onset of regeneration. In a second experiment, stems from six species (*S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. nemoreum* and *S. papillosum*) were oven dried for 48 hours

at 20°C, 30°C, 40°C, 50°C, 60°C or 70°C in order to evaluate their resistance to heat. As for desiccation tolerance, heat tolerance varied between species. *S. fallax* was the only species that survived a 48 hour period at 30°C. Hence temperature and water availability are important factors for the survival and growth of *Sphagnum* diaspores reintroduced on bare peat.

KEY WORDS : *Sphagnum* ; regeneration ; bogs ; peatland restoration ; plant reintroduction.

## INTRODUCTION

Les tourbières sont des écosystèmes humides accumulateurs de tourbe. Elles ont une flore et une faune spécifiques et jouent un rôle hydrologique important dans les bassins de drainage à cause de leurs capacités de filtration de l'eau (Ingram 1983). Globalement, les tourbières couvrent environ 3 % des terres émergées (Clymo 1987) et se situent essentiellement à des latitudes tempérées et boréales, où elles constituent un élément important des paysages.

La récolte industrielle de tourbe à des fins horticoles pose le problème de la restauration des tourbières après la cessation des activités d'extraction. Les surfaces résiduelles sont caractérisées par un substrat de tourbe à nu dont la surface peut devenir très sèche durant l'été, même après que les canaux de drainage aient été bloqués pour remouiller le site (Rochefort & Campeau, sous presse). Ces conditions sont difficiles pour la réimplantation des espèces qui étaient présentes à l'origine, principalement les sphaignes et les éricacées, et peu de sites montrent une reprise naturelle importante de la végétation après exploitation (Lavoie & Rochefort, 1996). La restauration des sites après l'extraction de la tourbe pose donc un double défi : d'abord, il apparaît nécessaire de procéder à la réintroduction de plantes typiques des tourbières sur ces sites puisque les sources de diaspores sont généralement absentes ou éloignées. De plus, il faut s'assurer que les plantes réintroduites pourront s'implanter et croître sur les sites à restaurer.

Les sphaignes jouent un rôle clé dans la formation et le développement des tourbières (Glaser & Janssens 1986). Une attention particulière est donc portée à leur réintroduction et aux conditions favorisant leur reprise dans le cadre des expériences de restauration qui sont en cours dans l'est du Canada (Rochefort & Campeau, sous presse). Les sphaignes ont un fort potentiel de régénération et sont capables de reformer un individu à partir de presque n'importe quelle partie de l'appareil végétatif (Cronberg 1991, Poschlod & Pfenhauer 1989, Rochefort *et al.* 1995). Ce fort potentiel de régénération permet de réintroduire les sphaignes sous forme de fragments, appelés ici diaspores, qui pourront ensuite régénérer un individu entier (Campeau & Rochefort, sous presse, Rochefort *et al.* 1995).

Après leur réintroduction sur le terrain, les diaspores de sphaignes risquent de se retrouver pour des périodes plus ou moins longues sur un substrat de tourbe sèche et devront supporter pendant l'été des périodes de canicules parfois longues ou prononcées. Les sphaignes sont des végétaux poïkilohydriques, c'est-à-dire qu'elles ne possèdent pas de mécanismes physiologiques leur permettant de retenir l'eau. La teneur en eau de leurs tissus est donc en équilibre avec l'humidité relative du milieu et elles perdent rapidement leur eau lorsqu'elles sont exposées à la sécheresse (Proctor 1979). Or, on ne sait pas combien de temps des tiges de sphaignes isolées les unes des autres peuvent subir la dessiccation ou l'exposition à la chaleur sans que leur viabilité soit affectée, ni si cette tolérance varie selon les espèces.

Cette étude vise à évaluer la tolérance des diaspores de sphaignes à la dessiccation en fonction du temps et de la température afin de déterminer les limites maximum d'exposition. Nous comparerons aussi la tolérance de différentes espèces de sphaigne entre elles pour déterminer si certaines se prêtent mieux que d'autres à la réintroduction sur le terrain à des fins de restauration.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les sphaignes utilisées pour cette expérience ont été récoltées à la tourbière de Sainte-Marguerite-Marie, Lac Saint-Jean (Québec), au mois d'octobre 1993. Les sphaignes ont été entreposées dans des sacs de plastique et maintenues en chambre froide (-2°C) jusqu'à leur utilisation. Pour les deux expériences, des tiges de chacune des espèces ont été séparées les unes des autres et coupées à une longueur de 4 cm, incluant le capitulum. L'isolement des tiges les unes par rapport aux autres et la longueur de fragments utilisés simulaient la façon dont les diaspores sont réintroduites sur le terrain.

**Tolérance à la dessiccation en fonction du temps** — Au mois d'octobre 1993, des tiges isolées de *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid. et *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. ont été mises à sécher à l'air libre en serre. Des mesures de température et d'humidité relative de l'air ont été prises dans la serre durant la période de séchage des sphaignes. La température variait de 13°C à 34°C, avec une moyenne de 21,5°C, et l'humidité relative variait de 32 % à 79 %, avec une moyenne de 58 %. Neuf durées de dessiccation à l'air libre ont été testées : 0 jour, 1 jour, 2 jours, 5 jours, 7 jours, 14 jours, 21 jours, 31 jours et 61 jours. À chaque fois, pour chacune des trois répétitions, 10 tiges de chaque espèce ont été sélectionnées aléatoirement parmi celles mises à sécher et utilisées pour évaluer le taux de survie.

**Tolérance à la chaleur** — Au mois de février 1994, 30 tiges isolées (i.e. 3 répétitions de 10 tiges) de *S. angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens., *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. nemoreum* Scop. et *S. papillosum* Lindb. ont été mises à sécher pendant 48 heures en étuve à différentes températures (30°C, 40°C, 50°C, 60°C et 70°C). Leur taux de survie a ensuite été évalué. Le taux de survie de tiges n'ayant pas subi de période de séchage a aussi été évalué afin de vérifier si l'entreposage prolongé (quelques mois) en chambre froide n'avait pas affecté le pouvoir de régénération des sphaignes en comparaison avec celles du traitement « 0 jour de dessiccation » de la première expérience, traitement qui avait été testé en octobre 1993 peu de temps après la récolte du matériel expérimental.

**Évaluation de la survie et de la reprise en fonction du temps** — Après traitement aux diverses températures ou durées de dessiccation décrites ci-dessus, les tiges ont été placées dans des boîtes de pétri sur papier filtre humidifié avec 5 ml d'une solution nutritive similaire à celle de Rudolph (Rudolph *et al.* 1988) mais avec une concentration en  $\text{NH}_4^+$  réduite de  $18 \mu\text{mol.l}^{-1}$ . Les pétris ont ensuite été placés dans un plantarium pour une période de 10 semaines. La photopériode dans le plantarium était de 14 heures, et la température moyenne était de 25°C (température min. = 19°C, température max. = 34°C). Une fois par semaine, chaque pétri était réapprovisionné

avec 1 ml de solution nutritive. Les pétris étaient de plus vérifiés régulièrement (de 3 à 5 fois par semaine), et de l'eau distillée ajoutée au besoin pour compenser les pertes par évaporation. L'objectif ici était de garder les tiges de sphaignes dans des conditions humides mais non submergées.

Les pétris ont été observés toutes les semaines au cours des 4 premières semaines, puis toutes les 2 semaines jusqu'à la fin de l'expérience afin de suivre la régénération des sphaignes en fonction du temps (temps de mesure). À chaque temps de mesure, le pourcentage de reprise (*i.e.* le pourcentage de tiges, sur les 10 tiges initiales dans chaque unité expérimentale, montrant une ou plusieurs nouvelles pousses émergeant du capitulum, de la tige ou d'un rameau) a été évalué. À la fin de l'expérience, la survie a été estimée par le pourcentage de tiges, sur les 10 tiges initiales dans chaque unité expérimentale, montrant une évidence de reprise après 10 semaines en culture.

**Analyses statistiques** — L'analyse statistique des données de chacune des deux expériences s'est faite en deux temps. Une analyse de variance en mesures répétées (Milliken & Johnson 1984) a d'abord été faite pour comparer la reprise dans le temps des différentes espèces selon la durée de dessiccation (première expérience) ou selon la température (deuxième expérience). Dans un deuxième temps, une analyse de variance suivie d'un test de Tukey (Sokal & Rohlf 1981) a permis de comparer le pourcentage de survie après 10 semaines entre les espèces et les durées de dessiccation (première expérience) ou entre les espèces et les températures de séchage (deuxième expérience).

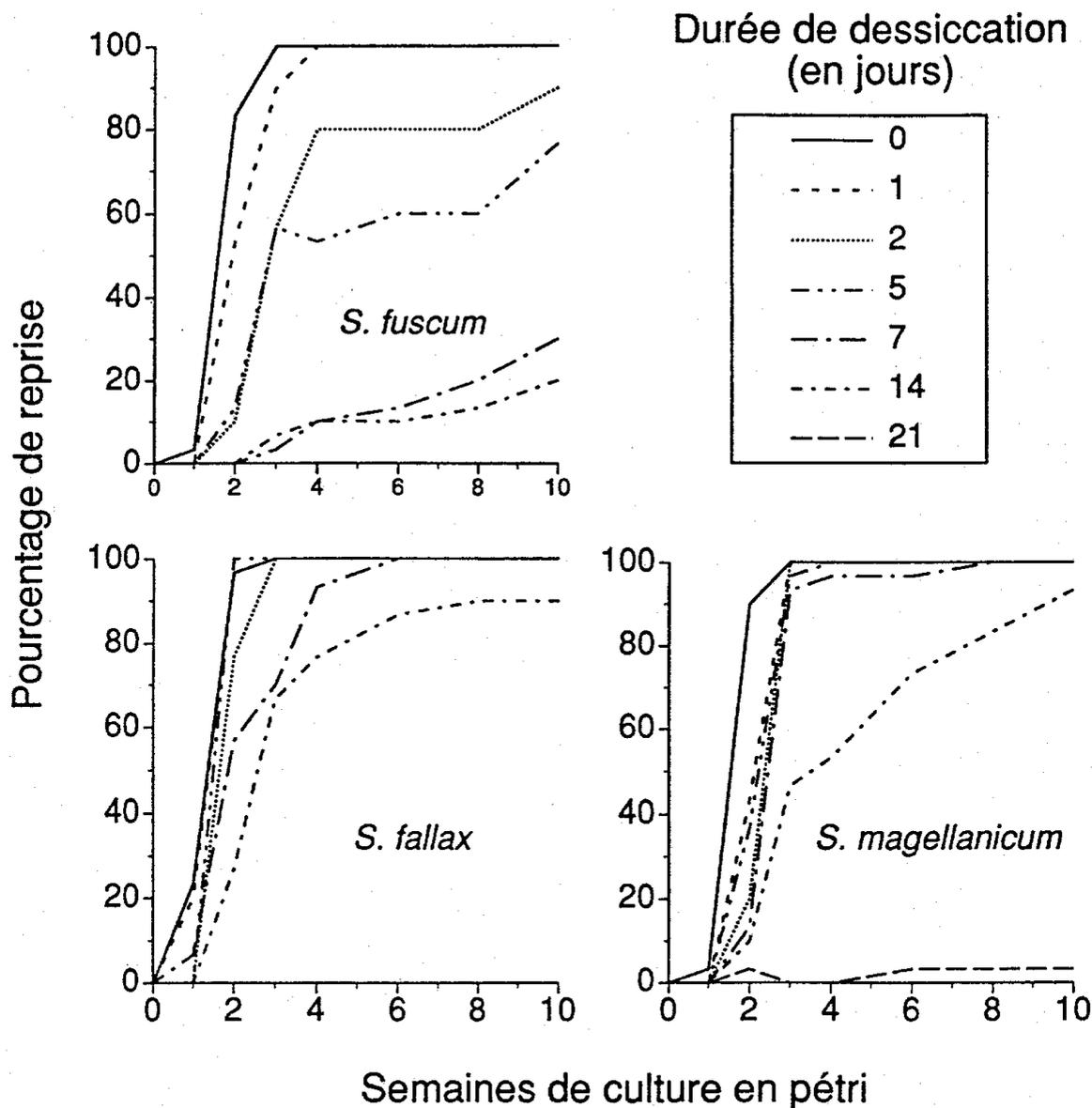
Les analyses ont été effectuées en utilisant la procédure GLM de SAS (SAS Institute, 1988). Le niveau de signification choisi pour chacun des tests était égal à 0,05.

## RÉSULTATS

### Tolérance à la dessiccation

Les résultats ont montré que la reprise des sphaignes dans le temps varié à la fois selon la durée de la dessiccation et selon l'espèce étudiée (fig. 1 et tabl. 1 : interaction significative entre les facteurs « espèce », « durée de dessiccation » et le « temps d'incubation » d'après l'ANOVA en mesures répétées). Chez les sphaignes ne subissant aucune dessiccation, presque tous les individus repoussent dès la première semaine d'incubation et tous montrent une nouvelle croissance après deux semaines. Par contre, dès que les sphaignes subissent au moins 1 jour de dessiccation, la reprise est plus longue à se manifester et le délai de régénération augmente avec le temps de dessiccation. Par exemple, après 1 jour de dessiccation, *S. fuscum* met 2 semaines à atteindre un pourcentage de régénération de 80 %. Après 2 jours de dessiccation, il lui faut 4 semaines pour atteindre le même pourcentage de régénération. La durée de la dessiccation affecte donc la vitalité des sphaignes, *i.e.* leur potentiel à montrer une reprise rapide. De plus, la croissance des tiges ayant survécu aux traitements de dessiccation ne se fait pas à partir du bourgeon apical, comme pour celles n'ayant pas subi de dessiccation, mais plutôt à partir des rameaux du capitulum.

Le taux de survie des sphaignes à une période de dessiccation varie aussi significativement selon les espèces. On observe que *S. fuscum* supporte moins bien la



**Figure 1 :** Effet de la durée de dessiccation à l'air libre (température et humidité relative moyenne  $\sim 20^{\circ}\text{C}$  et 60 %) sur la reprise dans le temps de 3 espèces de sphaignes. Le pourcentage de reprise est calculé comme le pourcentage de tiges sur les 10 tiges initiales par réplicat sur lesquelles une nouvelle pousse a été observée ( $n=3$  réplicats).

Effect of desiccation period on *Sphagnum* regeneration in time. Regeneration success after  $\times$  weeks in culture is calculated as the number of stems (in percent) out of the 10 stems initially present in each replicate that showed signs of regeneration ( $n=3$  replicates).

Source	degrés de liberté	F	P
<i>Effets entre les traitements</i>			
Espèce	2	325,3	0,0001
Durée de dessiccation	8	1034,1	0,0001
Espèce*Durée de dessiccation	16	51,7	0,0001
Erreur	54		
<i>Mesures répétées à l'intérieur des traitements</i>			
Temps de mesure	6	1071,6	0,0001
Temps de mesure*Espèce	12	34,7	0,0001
Temps de mesure*Durée de dessiccation	48	81,0	0,0001
Temps de mesure*			
Espèce* Durée de dessiccation	96	10,2	0,0001
Erreur	324		

Tableau 1 : Résultats de l'analyse statistique pour l'expérience sur la reprise dans le temps de différentes espèces de sphaignes soumises à des durées de dessiccation variables. (ANOVA en mesures répétées (Milliken and Johnson 1984)). F = Valeur de F calculée, P = Probabilité d'une valeur de F plus grande que la valeur calculée.

Statistical analysis results on diaspore regeneration through time in the dessiccation tolerance experiment. (Repeated measures ANOVA, (Milliken and Johnson 1984)). F = F calculated value, P = Probability of a F value greater than the calculated value.

dessiccation que *S. fallax* et *S. magellanicum* (fig. 2 et tabl. 2 : interaction significative entre l'espèce et la durée de dessiccation). En effet, après des traitements de dessiccation variant de 5 et 14 jours, le pourcentage de sphaignes survivantes à la fin de l'expérience est significativement plus faible chez *S. fuscum* que pour les deux autres espèces. *S. fallax* et *S. magellanicum* montrent un fort pourcentage de survie à des traitements de dessiccation d'une durée allant jusqu'à deux semaines. Pour les trois espèces étudiées, tous les individus sont morts après des traitements de dessiccation de 21 jours et plus.

### Tolérance à la chaleur

Les six espèces de sphaignes à l'étude ont été fortement affectées par la chaleur (fig. 3). La reprise dans le temps, tout comme le taux de survie à la fin de l'expérience varie selon l'espèce et la température (tabl. 3 : interaction significative entre l'espèce, la température et le temps de mesure et tableau 4 : interaction significative

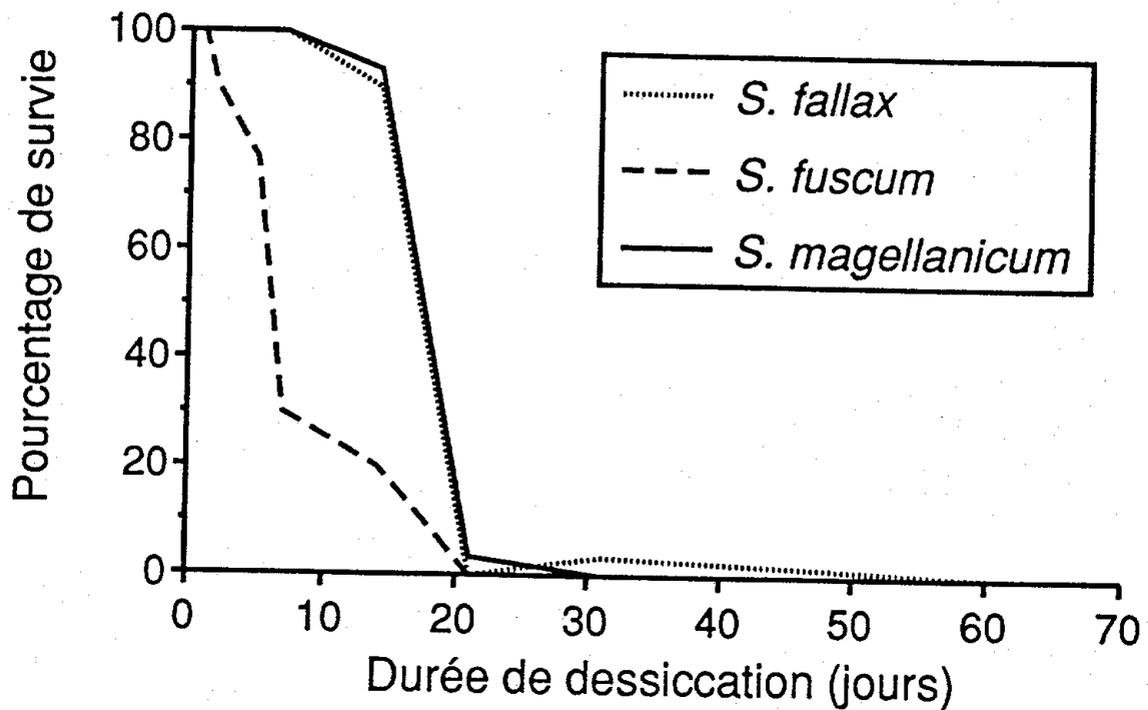


Figure 2 : Effet de la durée de dessiccation à l'air libre (température et humidité relative moyenne  $\sim 20^{\circ}\text{C}$  et 60 %) sur le taux de survie de 3 espèces de sphaignes. Le taux de survie (en %) a été calculé par le nombre de tiges sur les 10 tiges initiales par réplicats qui ont montré au moins une nouvelle pousse après 10 semaines de culture en pétri. (n=3 réplicats).

Effect of desiccation period on *Sphagnum* survival. Survival is calculated as the number of stems (in percent) out of the 10 stems initially present in each replicate that showed signs of regeneration after 10 weeks in culture (n=3 replicates).

Source	degrés de liberté	F	P
Espèce	2	130,1	0,0001
Durée de dessiccation	8	681,5	0,0001
Espèce*Durée de dessiccation	16	33,0	0,0001
Erreur	54		

Tableau 2 : Résultats de l'analyse statistique sur la survie de différentes espèces de sphaignes soumises à des durées de dessiccation variables (ANOVA (Sokal and Rohlf 1981) sur les données de survie à la 10<sup>ème</sup> semaine en pétri). F = Valeur de F calculée, P = Probabilité d'une valeur de F plus grande que la valeur calculée.

Statistical analysis results on diaspore survival in the desiccation tolerance experiment. (ANOVA, (Sokal and Rohlf 1984)). F=F calculated value, P=Probability of a F value greater than the calculated value.

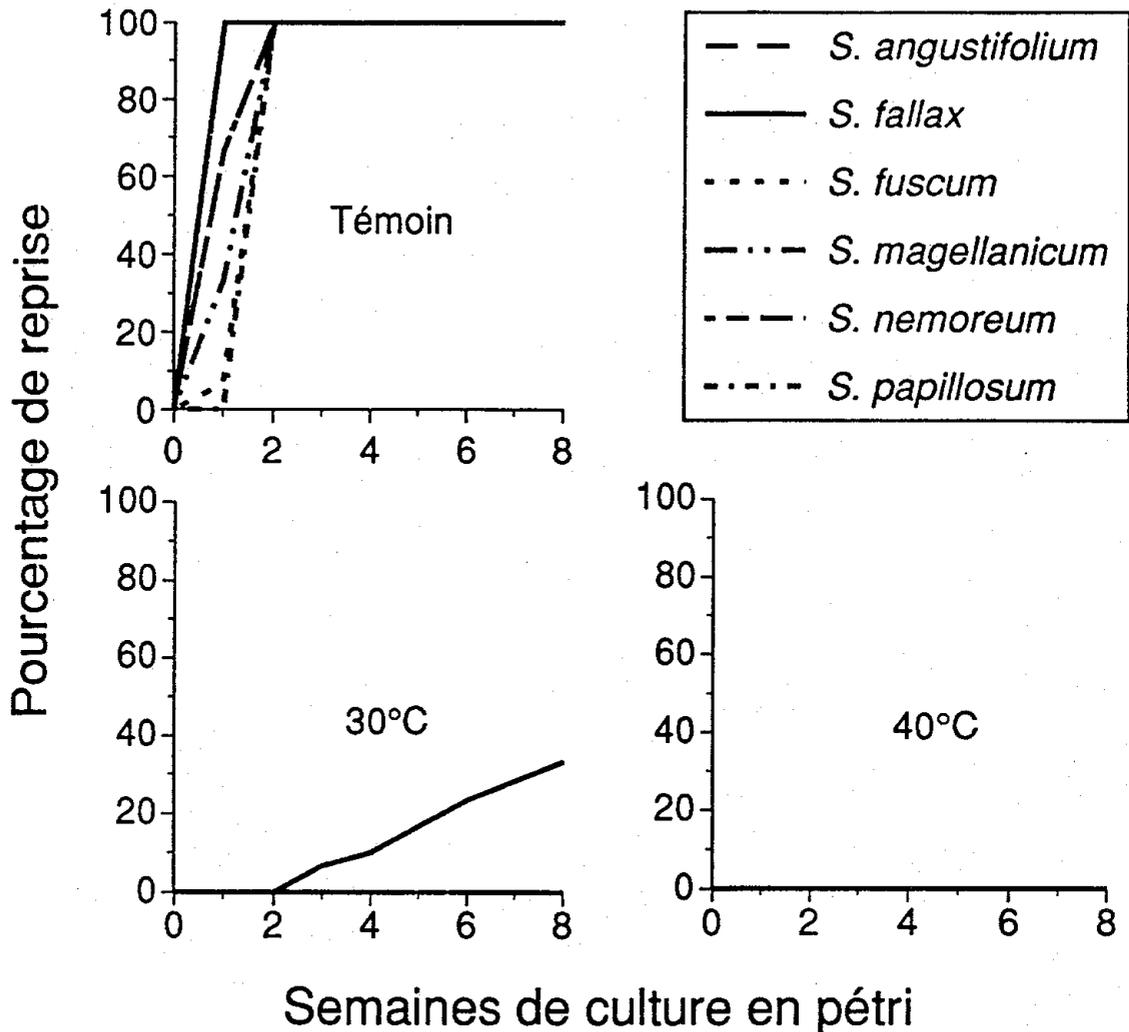


Figure 3 : Effet de la température sur la reprise dans le temps de 3 espèces de sphaignes. La période d'exposition aux différentes températures était de 48 heures. Le pourcentage de reprise est calculé comme le pourcentage de tiges sur les 10 tiges initiales par répliquat sur lesquelles une nouvelle pousse a été observée (n=3 répliquats).

Effect of temperature on *Sphagnum* regeneration in time. Stems were exposed to different temperatures for a 48 hr period. Regeneration success after  $\times$  weeks in culture is calculated as the number of stems (in percent) out of the 10 stems initially present in each replicate that showed signs of regeneration (n=3 replicates).

Source	degrés de liberté	F	P
<i>Effets entre les traitements</i>			
Espèce	5	23,1	0,0001
Température	5	10615,1	0,0001
Espèce*Température	25	12,8	0,0001
Erreur	72		
<i>Mesures répétées à l'intérieur des traitements</i>			
Temps de mesure	5	278,0	0,0001
Temps de mesure*Espèce	25	19,6	0,0001
Temps de mesure*Température	25	247,6	0,0001
Temps de mesure*Espèce*Température	125	24,8	0,0001
Erreur	360		

Tableau 3 : Résultats de l'analyse statistique pour l'expérience sur la reprise dans le temps de différentes espèces de sphaignes soumises à des températures variables (ANOVA en mesures répétées (Milliken and Johnson 1984)). F = Valeur de F calculée, P = Probabilité d'une valeur de F plus grande que la valeur calculée.

Statistical analysis results on diaspore regeneration through time in the heat tolerance experiment. (Repeated measures ANOVA, (Milliken and Johnson 1984)). F = F calculated value, P = Probability of a F value greater than the calculated value.

Source	degrés de liberté	F	P
Espèce	5	8,7	0,0001
Température	5	2875,6	0,0001
Espèce*Température	25	9,6	0,0001
Erreur	72		

Tableau 4 : Résultats de l'analyse statistique sur la survie de différentes espèces de sphaignes soumises à des températures variables (ANOVA (Sokal and Rohlf 1981) sur les données de survie à la 10<sup>ème</sup> semaine de culture en pétri). F = Valeur de F calculée, P = Probabilité d'une valeur de F plus grande que la valeur calculée.

Statistical analysis results on diaspore survival in the heat tolerance experiment. (ANOVA, (Sokal and Rohlf 1984)). F = F calculated value, P = Probability of a F value greater than the calculated value.

entre l'espèce et la température). Après 48 heures à 30°C, la seule espèce avec un taux de survie supérieur à zéro était *S. fallax*, les autres espèces ne présentant plus aucune reviviscence. À 40°C, aucune des six espèces testées n'a survécu.

## DISCUSSION

Les résultats de nos deux expériences confirment bien que la dessiccation est un facteur important pour la vitesse de reprise et la survie des spores de sphaignes : ces deux variables diminuent de façon générale avec l'augmentation de la durée de la dessiccation, et aussi en fonction de la température. Il est cependant remarquable de noter que, lors de la première expérience (température et humidité relative moyenne d'environ 20°C et 60 %), deux des trois espèces testées ont bien toléré des périodes de dessiccation pouvant durer jusqu'à 14 jours.

Si on compare les données des deux expériences après 48 heures (2 jours) de dessiccation (fig. 1 et 3), on réalise que les sphaignes ont été plus affectées par la sécheresse lors de l'expérience sur la tolérance à la chaleur en étuve que lors de l'expérience sur la tolérance à la dessiccation à l'air libre. Par exemple, aucune régénération des spores n'est observée chez *S. magellanicum* et *S. fallax* à 30° C après 2 semaines d'incubation alors que leur pourcentage de reprise se situait entre 40 % et 60 % pour l'expérience sur la durée de dessiccation. Ce phénomène pourrait s'expliquer de deux façons. Premièrement, l'humidité relative de l'air des deux expériences n'était pas contrôlée : de manière générale l'air était plus sec dans les étuves que dans les serres. Les sphaignes étant des végétaux psychrohydriques, l'humidité relative de l'air peut influencer leur degré de dessiccation et donc leur capacité de reviviscence après les traitements. Deuxièmement, même si la température atteignait parfois 30° C dans les serres, ce n'était jamais pour des périodes continues de longues durées (< 6 heures). Le fait d'avoir des pointes de température de 30° C entrecoupées de nuits plus fraîches a pu assurer une meilleure survie des spores.

Les résultats montrent aussi que les espèces réagissent de façon différente à la dessiccation : les tiges isolées des espèces de la section *Cuspidata* (*S. fallax* et *S. angustifolium*) et de la section *Palustria* (*S. magellanicum* et *S. papillosum*) semblent être plus tolérantes que celles de la section *Acutifolia* (*S. nemoreum* et *S. fuscum*). Ces résultats sont en accord avec ceux de l'étude de Wagner & Titus (1984), qui ont comparé la tolérance à la sécheresse de *S. fallax* et de *S. nemoreum*. Clymo (1973), qui a étudié la tolérance à la dessiccation chez 7 espèces de sphaignes, suggère aussi que des différences notables existent entre les espèces, mais que ces différences ne seraient pas nécessairement corrélées avec le niveau d'humidité de l'habitat où l'on retrouve normalement les espèces (voir aussi Rydin 1993).

### Implications pour la restauration des tourbières abandonnées

Les techniques de restauration développées en ce moment au Québec misent sur la réintroduction de fragments de sphaignes pour initier la remise en place du tapis muscinal et assurer la revégétalisation des surfaces dénudées après extraction de la tourbe (Rochefort & Campeau, sous presse). Nos résultats suggèrent que, sur le terrain,

de tels fragments de sphaignes peuvent survivre et se régénérer malgré des périodes de plusieurs jours sans pluie dans des conditions de température et d'humidité relative moyenne d'environ 20°C et 60 %. Des données climatiques prises sur le terrain en 1993 (Price, Université de Waterloo, données non-publiées) montrent que la température moyenne mesurée à la surface de la tourbe en juillet et août sur une tourbière abandonnée est de 18°C, avec cependant des pointes de température pouvant aller jusqu'à 33°C. L'humidité relative, telle que mesurée à 1 m au-dessus de la surface, quant à elle était de 70 % en moyenne pour la même période, et variait de 30 % à 100 %. Les conditions sur le terrain peuvent donc, en été, atteindre par moment des valeurs critiques pour la survie des diaspores de sphaignes épandues sur la tourbe à nu. Dans cette perspective, il sera donc important de pouvoir contrôler sur le terrain les conditions d'humidité et de température auxquelles sont exposées les diaspores.

Les expériences de restauration des tourbières en cours en ce moment dans l'est du Canada montrent que l'utilisation d'ombrières, de paillis ou de plantes-abri améliorent grandement la survie et la reprise des diaspores de sphaignes épandues sur le terrain (Quinty & Rochefort, sous presse, Rochefort & Campeau, sous presse). À la lumière des résultats de la présente étude, nous pouvons émettre l'hypothèse que ces méthodes de protection physique agissent positivement en fournissant de l'ombre et donc en réduisant les températures maximales auxquelles sont exposées les diaspores. De plus, la présence d'ombrières, de paillis ou de plantes-abri peut contribuer à maintenir le taux d'humidité relative de l'air à l'interface air-sol à un niveau constamment élevé.

D'après les résultats de notre étude, on peut penser que *S. angustifolium* serait une meilleure candidate pour la revégétalisation des milieux tourbeux résiduels que *S. fuscum* puisque cette dernière tolère moins bien la dessiccation que *S. angustifolium*. Cependant, les conditions dans lesquelles se retrouvent les diaspores sur le terrain diffèrent de la situation étudiée en laboratoire lors de nos expériences, puisque le substrat de tourbe à nu sur lequel reposent les diaspores contient lui-même une certaine quantité d'eau. En fait, la quantité d'eau retenue dans ce substrat de tourbe est en moyenne plus élevée que celle mesurée à la surface d'une butte de sphaigne de tourbière naturelle (Price, sous presse), mais la densité élevée et la petitesse des pores de la tourbe résiduelle font que celle-ci aura tendance à retenir l'eau plus fortement que la couche superficielle d'une tourbière naturelle.

L'eau contenu dans le substrat de tourbe à nu sera donc relativement difficile à aller chercher par capillarité pour les fragments de sphaigne épandus sur les surfaces à restaurer. Des études antérieures ont montré que les espèces de sphaignes diffèrent dans leur capacité à transporter l'eau. Les espèces de buttes, telles *S. fuscum* et *S. nemoreum*, sont considérées supérieures à cet égard par rapport aux espèces habitant les dépressions comme *S. fallax*, une espèce morphologiquement proche de *S. angustifolium* (Rydin 1993). Campeau & Rochefort (sous presse) ont montré qu'après une saison de croissance sur le terrain, la reprise de *S. fuscum* était similaire à celle de *S. angustifolium* et supérieure à celle de *S. magellanicum* et *S. nemoreum*, trois espèces qui ont toutes mieux toléré la dessiccation que *S. fuscum* dans le cadre de notre étude. Il semble donc que, sur le terrain, le succès de recolonisation des différentes espèces de sphaigne soit non seulement lié à leur tolérance à la dessiccation telle que mesurée ici, mais aussi à leur capacité relative à aller chercher l'eau dans le substrat avec lequel elles sont en contact.

En tout état de cause, il semble que les diaspores de sphaignes épandues sur le terrain dans le cadre de la restauration des surfaces résiduelles après exploitation sont

suffisamment résistantes à la dessiccation pour supporter des périodes relativement prolongées sans apport d'eau, si elles sont placées dans des conditions ambiantes appropriées de température et d'humidité. Cependant, la disponibilité de l'eau, soit en terme de sa présence dans le substrat de tourbe, soit en terme de l'humidité relative de l'air ambiant reste un facteur limitant important pour l'implantation des sphaignes. Les méthodes de restauration utilisées sur le terrain devront donc viser à maximiser cette disponibilité.

REMERCIEMENTS — Cette étude a pu être réalisée grâce au support financier de la Région Rhône-Alpes (bourse d'études à C. Sagot) et à une subvention du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada no. OGP0138097 accordée à L. Rochefort. Les auteurs remercient Suzanne Campeau pour son assistance, particulièrement dans le traitement statistique des données et Claude Lavoie pour sa lecture critique du manuscrit.

### BIBLIOGRAPHIE

- CAMPEAU S. and ROCHEFORT L., sous presse — *Sphagnum* regeneration on bare peat surfaces : field and greenhouse experiments. *Journal of Applied Ecology*.
- CLYMO R.S., 1973 — The growth of *Sphagnum* : some effects of environment. *Journal of Ecology* 61 : 849-869.
- CLYMO R. S. and DUCKETT J. G., 1986 — Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytologist* 102 : 589-614.
- CLYMO R. S., 1987 — The ecology of peatlands. *Sciences in Progress, Oxford* 71 : 593-614.
- CRONBERG N. 1991 — Reproductive biology of *Spagnum*. *Lindbergia* 17 : 69-82.
- GLASER P. H. and JANSSENS J. A., 1986 — Raised bogs in eastern North America : transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany* 64 : 395-415.
- INGRAM H.A.P., 1983 — Hydrology. In : Gore A. J. P. (ed), *Ecosystems of the world*, vol. 4 A. Mires : swamp, bog, fen and moor. General studies. New-York, Elsevier Scientific Publishing Company. Pp. 67-158.
- LAVOIE C. and ROCHEFORT L., 1996 — The natural revegetation of a harvested peatland in southern Québec : A spatial and dendroecological analysis. *Ecoscience*, 3 : 101-111.
- MILLIKEN G.A. and JOHNSON D.E., 1994 — Analysis of messy data, vol. 1 : Designed experiments. New York, Van Nostrand Reinhold Company Inc, New-York. 473 p.
- POSCHLOD P. and PFADENHAUER J., 1989 — Revegetation of vegetative parts of peat mosses — comparative study of nine *Sphagnum* species. *Telma* 19 : 77-88.
- PRICE J., sous presse — Hydrology and microclimate of partly restored cutover bog, Québec. *Hydrological processes*.
- PROCTOR M. C. F., 1979 — Structure and eco-physiological adaptation in Bryophytes. In : Clarke, G. C. S. and Duckett, J. G., *Bryophyte Systematics*. New York, Academic press. Pp. 479-509.
- QUINTY F. and ROCHEFORT L., sous presse — Plant reintroduction on a harvested peat bog. In : Trettin *et al.* *Ecology and management : Forested wetlands*. Chelsea, Lewis Publishers.
- ROCHEFORT L. and CAMPEAU S., sous presse — Rehabilitation work on post-harvested bogs in south-eastern Canada. In : Scottish Wildlife Trust, *Peatlands*. Oxon, CAB International.
- ROCHEFORT L., GAUTHIER R. and LEQUERÉ D., 1995 — *Sphagnum* regeneration — Toward an optimisation of bog restoration. In : B. Wheeler *et al.*, *The Restoration of temperate wetlands*. Chichester, Wiley. Pp. 423-434.

- RUDOLPH H., KIRCHHOFF M. and GLIESMANN S., 1988 — *Sphagnum* culture techniques. In : Glime J. M., Methods in bryology. Nichinan, Hattori Botanical Laboratory. Pp. 25-34.
- RYDIN H., 1993 — Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Advances in Bryology* 5 : 153-185.
- SAS INSTITUTE INC., 1988 — SAS /STAT User's Guide : Release 6.03 Edition. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA, 1028 p.
- SOKAL R.R. and ROHLF F.J., 1981 — Biometry. Ed. 2. New York, W. H. Freeman and company. 859 p.
- WAGNER D. J. and TITUS J. E., 1984 — Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia* 62 : 182-187.