

Université de Montréal

**Propriétés fonctionnelles et spectrales d'espèces végétales de
tourbières ombrotrophes le long d'un gradient de déposition
d'azote**

par

Alizée Girard

Institut de recherche en biologie végétale (IRBV)

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.)
en sciences biologiques

Dépôt initial effectué le 31 décembre 2019

© Alizée Girard, 2019

Université de Montréal
Département des sciences biologiques,
Faculté des Arts et des Sciences

Ce mémoire intitulé

**Propriétés fonctionnelles et spectrales d'espèces végétales de tourbières
ombrotrophes le long d'un gradient de déposition d'azote**

Présenté par
Alizée Girard

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Pierre-Luc Chagnon

Président-rapporteur

Etienne Laliberté

Directeur de recherche

Margaret Kalacska

Codirectrice

Line Rochefort

Membre du jury

Sommaire scientifique

Les tourbières ombrotrophes, ou bogs sont particulièrement vulnérables à l'augmentation de la déposition atmosphérique d'azote. Cet apport d'un nutriment normalement limitant altère la capacité des tourbières à accumuler le carbone (C), en plus de mener à des changements de leur composition végétale. L'imagerie spectrale est une approche prometteuse puisqu'elle rend possible la détection des espèces végétales et de certaines caractéristiques chimiques des plantes, à distance. Toutefois, l'ampleur des différences spectrales intra- et interspèces n'est pas encore connue. Nous avons évalué la façon dont la chimie, la structure et la signature spectrale des feuilles changent chez *Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum* et *Eriophorum vaginatum*, dans trois tourbières du sud du Québec et de l'Ontario, incluant une tourbière où se déroule une expérience de fertilisation à long terme. Nous avons mesuré des changements dans les traits fonctionnels dus aux différences dans la quantité d'azote disponible dans les sites. Toutefois, la déposition atmosphérique d'azote a eu relativement peu d'effet sur les spectres foliaires ; les variations spectrales les plus importantes étaient entre les espèces. En fait, nous avons trouvé que les quatre espèces ont un spectre caractéristique, une signature spectrale permettant leur identification au moyen d'analyses discriminantes des moindres carrés partiels (PLSDA). De plus, nous avons réussi à prédire plusieurs traits fonctionnels (l'azote, le carbone ; et la proportion d'eau et de matière sèche) avec moins de 10 % d'erreur grâce à des régressions des moindres carrés partiels (PLSR) des données spectrales. Notre étude fournit de nouvelles preuves que les variations intraspécifiques, causées en partie par des variations environnementales considérables, sont perceptibles dans les spectres foliaires. Toutefois, les variations intraspécifiques n'affectent pas l'identification des espèces ou la prédiction des traits. Nous démontrons que les spectres foliaires comprennent des informations sur les espèces et leurs traits fonctionnels, confirmant le potentiel de la spectroscopie pour le suivi des tourbières.

Mots clés : traits foliaires, signature spectrale, tourbière ombrotrophe, analyses des moindres carrés partiels (PLS), télédétection

Abstract

Bogs, as nutrient-poor ecosystems, are particularly sensitive to atmospheric nitrogen (N) deposition. Nitrogen deposition alters bog plant community composition and can limit their ability to sequester carbon (C). Spectroscopy is a promising approach for studying how N deposition affects bogs because of its ability to remotely determine changes in plant species composition in the long term as well as shorter-term changes in foliar chemistry. However, there is limited knowledge on the extent to which bog plants differ in their foliar spectral properties, how N deposition might affect those properties, and whether subtle inter- or intraspecific changes in foliar traits can be spectrally detected. Using an integrating sphere fitted to a field spectrometer, we measured spectral properties of leaves from the four most common vascular plant species (*Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum* and *Eriophorum vaginatum*) in three bogs in southern Québec and Ontario, Canada, exposed to different atmospheric N deposition levels, including one subjected to a 18 years N fertilization experiment. We also measured chemical and morphological properties of those leaves. We found detectable intraspecific changes in leaf structural traits and chemistry (namely chlorophyll *b* and N concentrations) with increasing N deposition and identified spectral regions that helped distinguish the site-specific populations within each species. Most of the variation in leaf spectral, chemical and morphological properties was among species. As such, species had distinct spectral foliar signatures, allowing us to identify them with high accuracy with partial least squares discriminant analyses (PLSDA). Predictions of foliar traits from spectra using partial least squares regression (PLSR) were generally accurate, particularly for the concentrations of N and C, soluble C, leaf water, and dry matter content (<10% RMSEP). However, these multi-species PLSR models were not accurate within species, where the range of values was narrow. To improve the detection of short-term intraspecific changes in functional traits, models should be trained with more species-specific data. Our field study showing clear differences in foliar spectra and traits among species, and some within-species differences due to N deposition, suggest that spectroscopy is a promising approach for assessing long-term vegetation changes in bogs subject to atmospheric pollution.

Keywords: functional traits, spectral signature, ombrotrophic bog, partial least squares regression (PLSR), partial least squares discriminant analysis (PLSDA), spectranomics, spectroscopy, peatland, reflectance

Table des matières

Sommaire scientifique	iii
Abstract	iv
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures	viii
Liste des abréviations et des symboles	ix
Remerciements.....	xii
Chapitre 1.....	1
Surprenant écosystème	1
<i>Les tourbières, mondes de tourbe</i>	<i>1</i>
<i>Cohabitation difficile.....</i>	<i>3</i>
<i>Adaptations étonnantes</i>	<i>4</i>
<i>Fertilisation atmosphérique</i>	<i>5</i>
Mise à profit d'une approche nouvelle	6
<i>Garder les pieds sur terre, ou pas ?.....</i>	<i>7</i>
La feuille.....	8
L'individu	11
La canopée, l'écosystème et plus loin encore !	11
Hypothèses et objectifs	13
<i>Hypothèses fonctionnelles</i>	<i>13</i>
Le sol et l'environnement.....	13
Les différences interspécifiques	14
<i>Hypothèses spectrales.....</i>	<i>14</i>
<i>Objectifs</i>	<i>15</i>
Chapitre 2.....	17
1. Introduction.....	18
2. Materials and Methods	20
2.1 <i>Study sites.....</i>	<i>20</i>
2.2 <i>Sampling design</i>	<i>21</i>
2.3 <i>Leaf collection and preparation</i>	<i>22</i>
2.4 <i>Spectral measurements</i>	<i>22</i>
2.5 <i>Leaf chemical analyses</i>	<i>22</i>
2.6 <i>Statistical analyses.....</i>	<i>22</i>
3. Results	23
3.1 <i>Foliar functional traits</i>	<i>23</i>

3.2. <i>Variation in foliar spectra</i>	25
3.2.1 Foliar spectra in relation to functional traits	26
3.3. <i>Species discrimination using spectra</i>	29
4. Discussion.....	30
5. Conclusion	33
Chapitre 3.....	35
Perspectives d'application.....	35
<i>L'eau</i>	35
<i>Les perturbations</i>	36
<i>Les services</i>	37
Limitations.....	38
Conclusion	40
<i>Conclusion marginale</i>	41
Bibliographie	42
Annexes	51
Annexe I : Appendix A	51
Annexe II : Table S1	52
Annexe III : Figure S1	53
Annexe IV: Figure S2	54
Annexe V : Figure S3	55
Annexe VI : Table S2	56
Annexe VII : Table S3	57
Annexe VIII : Figure S4	58
Annexe IX : Figure S5	59
Annexe IX – suite	60

Liste des tableaux

Table 2.1. Statistics for partial least square regression (PLSR) analysis on functional traits and foliar spectra.....	26
Table S1. a) Nitrogen fertilization rates and background wet nitrogen deposition at the Mer Bleue peatland experimental site b) Environmental properties measured along the environmental gradient.....	52
Table S2. References for determination of wavelength range used in PLSR analyses on functional traits.....	56
Table S3. Statistical significance of site, species and their interactive effect in linear mixed effect models for foliar traits from <i>E. vaginatum</i> , <i>K. angustifolium</i> , <i>C. calyculata</i> and <i>R. groenlandicum</i>	57

Liste des figures

Figure 1.1. Distribution et étendue des tourbières au Canada.....	2
Figure 1.2. Tourbière ombrotrophe exploitée de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec, Canada.	3
Figure 1.3. Représentation d'un spectre foliaire et des régions spectrales présentant des particularités différentielles.	7
Figure 2.1. Representation of the study design following an environmental gradient and a fertilization gradient.	21
Figure 2.2. Mean (\pm standard error) functional traits among plant species and sites..	24
Figure 2.4. Normalized reflectance foliar spectra (mean \pm standard deviation) and visible regions (VIS).....	26
Figure 2.5. Relationships between predicted and measured leaf chemical and structural properties using leaf-level spectral data.	28
Figure 2.6. a) Mean (\pm standard deviation) of absolute reflectance spectra per species and spectral regions. b) Absolute wavelength loadings revealing their contribution to species discrimination through PLSDA analysis.....	29
Figure 2.7. Classification accuracy per species using normalized leaf spectra.	30
Figure 3.1. <i>C. calyculata</i> en fleurs et son port de feuille.	36
Figure A1. Mean values ($n = 6$) and standard error of a) peat N concentration (%), b) pH in the peat water, c) Corrected electrical conductivity (EC) in the peat water and d) water table depth (cm) for each bog at time of sampling.	51
Figure S1. Localization of the three ombrotrophic bogs in southern Québec and Ontario (Canada).	53
Figure S2. Custom sample mount for sampling leaf spectra of small leaves.	54
Figure S3. Parameters and regions used for the Savitzky-Golay filter on leaf spectra.	55
Figure S4. Mean (\pm standard error) functional traits in relation to localization and species (a) and species (b).....	58
Figure S5. Continued.....	59
Figure S5. Variable importance of the predictors (VIP) of wavelengths indicating their contribution to the prediction of foliar traits.	60

Liste des abréviations et des symboles

μS	Microsiemens
a; <i>a</i>	Année; <i>annum</i>
ANOVA	Analysis of variance ou analyse de variance
C	Carbone (élément)
CABO	Canadian Airborne Biodiversity Observatory, Observatoire aérien canadien de la biodiversité
Chl	Chlorophyll, chlorophylle
cm	Centimètres
CO ₂	Dioxyde de carbone
et collab.	Et collaborateurs(-trices)
EWT	Equivalent water thickness, épaisseur en eau dans la feuille (cm)
g	Grammes
GTV	Grande tourbière de Villeroy
GPB	Grande plée Bleue
h	Heures
LAI	Leaf area index, indice de surface foliaire
LDMC	Leaf dry matter content, contenu sec de la feuille (mg g ⁻¹)
LEFO	Laboratoire d'écologie fonctionnelle végétale
LMM	Linear mixed model analysis, analyse linéaire de modèle mixte
LWC	Leaf water content, contenu en eau de la feuille (mg g ⁻¹)
m	Mètres
MBP	Tourbière la Mer Bleue Peatland
MBP.No.N	Tourbière la Mer Bleue Peatland, section naturelle
MBP.Mid.N	Tourbière la Mer Bleue Peatland, section fertilisée de façon intermédiaire
MBP.High.N	Tourbière la Mer Bleue Peatland, section fertilisée de façon élevée
mg	Milligramme
min	Minutes
mm	Millimètres
N	Azote (élément)
N comps	Number of components, nombre de composantes
NDWI1240	Narrowband index, indice à bandes spectrales étroites
NIR	Near infrared, proche infrarouge (environ 720 – 1400 nm)
nm	Nanomètres
NRMSE	Normalized root mean square standard error, moyenne quadratique de l'erreur standard normalisée

NSERC	Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
P	Phosphate (élément)
PLS	Partial least squares, analyse des moindres carrés partiels
PLSDA	Partial least squares discriminant analysis, analyse discriminante des moindres carrés partiels
PLSR	Partial least squares regressions, régression des moindres carrés partiels
PRESS	Prediction residual error sum of squares, somme des carrés des erreurs résiduelles des prédictions
RMSE	Root mean square standard error, moyenne quadratique de l'erreur standard
LMA	Leaf mass per area ; masse de la feuille par unité d'aire (g m ⁻²)
SD	standard deviation, déviation standard
SWIR1	Short-wave infrared, infrarouge à ondes courtes (environ 1530 – 1900 nm)
SWIR2	Short-wave infrared, infrarouge à ondes courtes (environ 1900 – 2400 nm)
UAV	Unmanned Aerial Vehicle, drone
VIS	Visible spectrum, spectre du visible (environ 400 – 720 nm)
VIP	Variable importance of predictors, importance des prédicteurs

Humankind is bound to remain a noticeable geological force, as long as it is not removed by diseases, wars, or continued serious destruction of Earth's life support system, which is so generously provided by nature cost-free.

L'humanité est vouée à rester une force géologique perceptible, tant qu'elle ne sera pas éliminée par des maladies, des guerres ou la destruction sérieuse et continue du système de survie de la Terre, qui est si généreusement fourni par la nature sans frais.

- Paul J. Crutzen (2006)

Remerciements

À toutes les personnes qui ont participé à la réussite de ce projet, merci.

Merci aux membres de mon comité-conseil (Julie Talbot et Stéphanie Pellerin) pour les commentaires qui ont orienté mon projet à ses débuts. Merci à Tim Moore pour l'accès à l'expérience de fertilisation de la Mer Bleue. Merci à Margaret Kalacska pour la co-supervision. Merci aux techniciennes, Sabrina et Jocelyne, pour votre aide en laboratoire et sur le terrain. Merci à mes collègues du laboratoire d'écologie fonctionnelle pour votre aide et pour les discussions qui ont alimenté mes réflexions. Un grand merci à Anna et Alexis qui, comme collègues, avez aidé grandement mon avancement ; à Alexis, qui, en plus de m'aider tel un mentor, illumine mon quotidien depuis notre rencontre. Merci à mes parents et à ma soeur qui me soutiennent depuis toujours, et qui sont assurément mes admirateurs numéro un. Mes parents, vous m'avez appris le respect et l'amour de la vie et du vivant, et par le fait même, vous avez donné un sens à ma vie ; je vous en serai toujours redevable. Merci aux nombreux et nombreuses aides de terrain et de laboratoire : Alexandra, Florence, Tania, Antoine, Myriam, Fabien, Léa et Zachary. Sans vous, et particulièrement sans Zachary, mon bras droit de terrain, il n'aurait pas été possible de pousser ma recherche aussi loin.

Etienne, pour ta grande confiance depuis le tout début, ton support financier et ton support sur tous les autres aspects, ton grand professionnalisme, ton écoute, ta patience, ta rigueur intellectuelle, ton ouverture et ton appui à mes occupations militantes ; je te remercie tout particulièrement. Tu es un chercheur dont la réputation n'est plus à faire, mais qui malgré tout est vouée à être d'autant plus reconnue dans les prochaines années. Mais tu es également un superviseur sans failles. Je suis très fière d'avoir travaillé à tes côtés et d'avoir participé, à ma mesure, à la naissance d'un projet grandiose. Mon projet a été rendu possible grâce à l'appui financier d'Etienne, par le programme du CRSNG « Frontières de la découverte » lui ayant été attribuée pour l'établissement du groupe de recherche CABO

Chapitre 1

Contribuer à la modernisation des techniques employées pour l'étude de la biodiversité végétale ; voilà la motivation qui a mené à ce mémoire. Le monde végétal est encore en grande partie étudié avec les techniques traditionnelles de terrain alors que la perte de la biodiversité et l'urgence climatique s'accroissent. En réaction à ces incidences majeures de l'anthropocène, l'Observatoire aérien canadien de la biodiversité (CABO), dont je fais partie, développe des techniques de détection à distance de la biodiversité végétale, la *spectranomique*. La spectranomique permettra d'étudier plus rapidement le territoire, et à plus grande échelle spatiale et temporelle, à l'aide de drones (ou UAV), d'avions et de satellites. Plusieurs aspects de cette technologie étant travaillés simultanément, mon projet en est un à échelle spatiale réduite : je contribue à développer l'outil en travaillant au niveau de la feuille et dans des écosystèmes bien particuliers, les tourbières ombrotrophes. Dans le chapitre un, je ferai une revue de littérature sur les tourbières et la spectranomique dans l'optique de fournir toutes les connaissances nécessaires à la compréhension de mon sujet de maîtrise. Puis, je vous invite à lire mon article qui constitue le chapitre deux. Dans le chapitre trois, je reviendrai sur certains aspects théoriques pour enfin conclure sur le futur des sciences de la biodiversité et de la spectroscopie, qui semblent, à de multiples points de vue, liés.

Surprenant écosystème

Les tourbières, mondes de tourbe

On dit que les tourbières sont des écosystèmes, souvent humides, dont la particularité est l'accumulation de matière organique au sol. Or, la matière organique du sol provient de multiples processus ne se produisant pas qu'en tourbière : partout où il y a des végétaux, il y a assimilation du dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique en sucres par la photosynthèse, puis en composés structuraux tels que la cellulose ou la lignine. Cette matière retourne ultimement au sol où une partie, souvent importante, se fait décomposer par l'action de détritivores et de décomposeurs. C'est ici que les tourbières (établies ou en développement) se distinguent : la décomposition y est réduite par de multiples facteurs. Les tourbières, dont la couche de matière organique est de 40 cm et plus (Payette & Rochefort, 2001), sont par conséquent des écosystèmes

dans lesquels la production de matière organique excède la décomposition. Bien qu'elles soient retrouvées dans des conditions très diverses en termes de climat, d'hydrologie, de conditions de formation, d'état nutritionnel, de composition floristique et de morphologie (Payette & Rochefort, 2001), elles présentent cette fonction écosystémique commune d'accumuler et de séquestrer, au fil de milliers d'années, de la matière organique riche en carbone. Les tourbières, d'un point de vue global, contribuent ainsi de façon importante au maintien de carbone hors de l'atmosphère. Elles jouent un rôle dans la composition des gaz atmosphériques ayant un effet de serre tels que le CO₂ et le méthane (Frolking & Roulet, 2007). Aussi, le Canada en compte une superficie importante (Figure 1.1), estimée à 13 % de son territoire (Tarnocai et al., 2002). Pourtant, ces écosystèmes sont mal connus du grand public et, comme en témoigne leur état dans le sud du Québec, mal aimés.

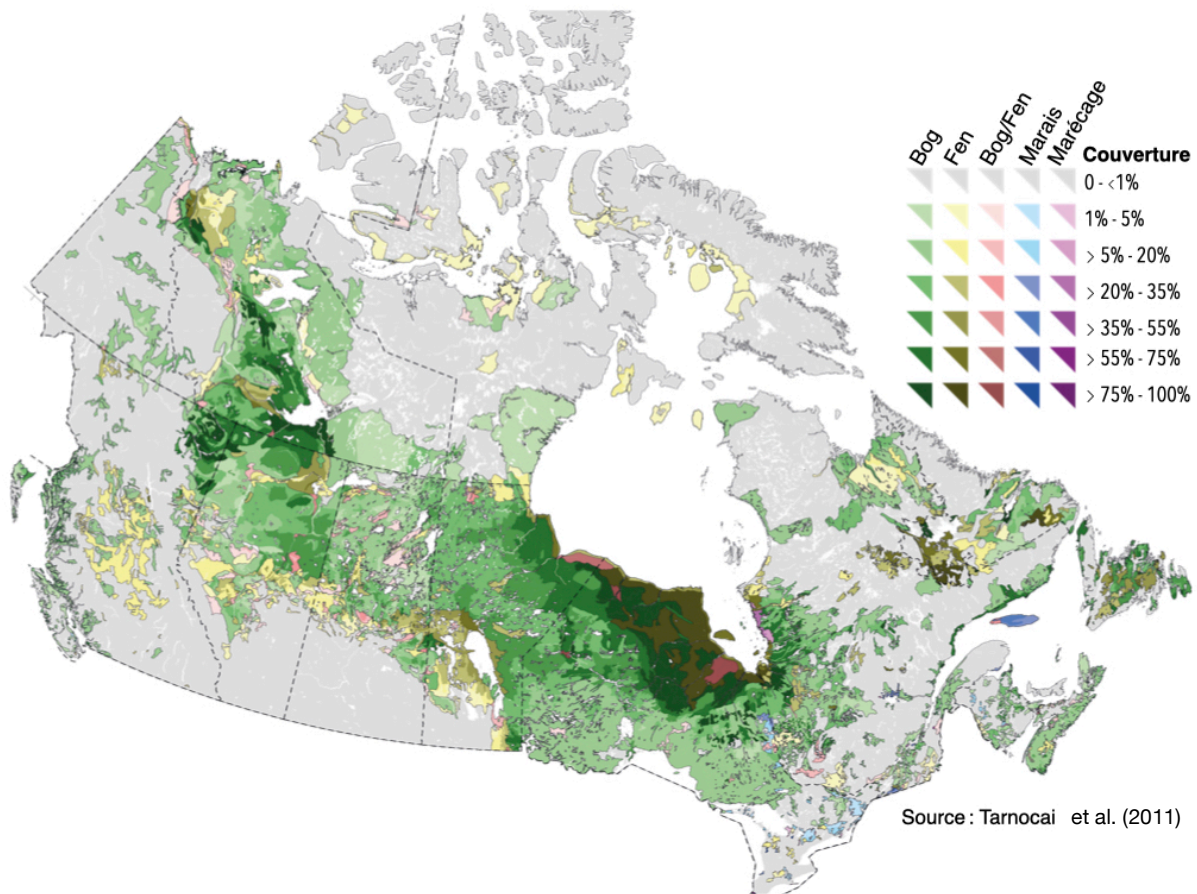


Figure 1.1. Distribution et étendue des tourbières au Canada. Les fens sont des tourbières minérotrophes. Les marais et marécages présentent parfois l'accumulation de matière organique de plus de 40 cm. Ils sont respectivement caractérisés par de la végétation herbacée et arborescente, avec une nappe phréatique fluctuante et de l'eau à circulation lente (Payette & Rochefort, 2001).

Cohabitation difficile

Notre espèce est responsable de changements importants sur les processus biogéographiques et physiques de la Terre, à un point tel que l'on provoquerait l'arrivée dans une nouvelle ère géologique ; l'*Anthropocène*. Ehlers et Krafft (2006) expliquent cet impact global par l'augmentation fulgurante de la population humaine, et avec elle, des animaux d'élevage. Ainsi, notre appropriation des ressources (eau douce, biomasse marine, utilisation du sol) influence plusieurs cycles globaux tels que celui du carbone ; nos contributions dans le cycle du carbone causent notamment les changements climatiques globaux. D'autres signes de notre présence se produisent à plus petite échelle : nous occupons de vastes territoires, en modifiant le paysage.

Dans la région du Bas-Saint-Laurent, 19 % des tourbières ont été perturbées entre 1981 et 2003 (Pellerin, 2003) et les perturbations n'ont évidemment pas cessé depuis. L'une des principales pressions sur l'intégrité



Figure 1.2. Tourbière ombrotrophe exploitée de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (coordonnées GPS : 48° 45' 22.04" N ; 71° 43' 14.00" O ; Google Maps, 2019).

des tourbières est l'industrie de l'exploitation de la tourbe comme terreau (Pellerin, 2003), ce qui touche particulièrement les bogs (Andersen et al., 2011). De nos jours, la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean est la plus touchée par le minage de tourbe. Facilement identifiable des airs, on reconnaît, dans la figure 1.2, une tourbière ombrotrophe (voir Payette & Rochefort, 2001) exploitée. Les marques

rouges de tourbe mise à nu montrent la superficie importante déjà touchée. La loi exigeant aux exploitants de tourbe de ne laisser intact que 5-10% de la tourbière, elles sont fragmentées et d'aire réduite après exploitation, et ces fragments sont parfois voués à devenir d'autres types d'écosystèmes (Pellerin & Lavoie,

2000). Au-delà de leur exploitation directe, le drainage effectué pour faciliter l'urbanisation et l'agriculture cause également préjudice aux tourbières (Landry & Rochefort, 2011; Pellerin, 2003) en accroissant le risque de feux et en favorisant la prolifération d'espèces arborescentes au détriment des sphaignes (Landry & Rochefort, 2011; Pellerin, 2003; Pellerin & Lavoie, 2000; Turetsky et al., 2011). Il semble difficile de mener nos activités tout en maintenant des espaces naturels inaltérés. Puis, outre l'exploitation et le drainage, notre présence et notre mode de vie influencent également les tourbières de façon indirecte.

En effet, on attribue à l'agriculture et à la combustion d'hydrocarbures fossiles l'augmentation de la quantité de composés azotés dans l'atmosphère. Ces particules se déposent sur le sol sous forme de poussières (déposition sèche) ou dissoute dans l'eau de pluie (déposition humide) (Galloway et al., 2004), changeant la dynamique de compétition pour les nutriments dans les communautés végétales (Aerts & Berendse, 1988). Par exemple, il a été démontré que la déposition atmosphérique d'azote favorise les associations mycorhiziennes arbusculaires en communauté forestière, un phénomène qui a des répercussions sur la balance de carbone contenu dans le sol (Averill et al., 2018). Les tourbières étant généralement des milieux pauvres, les plantes qui s'y trouvent sont adaptées en conditions de nutriments limités, et le sont moins que d'autres plantes lorsque les nutriments abondent de plus en plus. L'équilibre des tourbières est ébranlé par l'augmentation des dépositions azotées, mais avant d'en traiter, il convient de mieux décrire les conditions biotiques et abiotiques qui définissent les tourbières.

Adaptations étonnantes

Les tourbières sont généralement classées selon leur hydrologie ; les tourbières minérotrophes, aussi appelées fens, sont irriguées via une circulation libre de l'eau et des éléments dissous (p. ex. oxygène, cations, nutriments) transportés par l'eau, selon la topographie du milieu (Van Breemen, 1995; Vitt, 2006). Les bogs (ou tourbières ombrotrophes), grâce aux rétroactions multiples induites par l'activité des sphaignes (Van Breemen, 1995), ont pour leur part développé une structure bombée et gorgée d'eau, faisant en sorte que les précipitations sont seules responsables de la recharge de la nappe phréatique qui, généralement, est légèrement surélevée par rapport à la nappe régionale (Payette & Rochefort, 2001). Afin de mieux comprendre l'effet de l'azote atmosphérique sur les spectres et traits fonctionnels des tourbières, il était nécessaire de choisir un modèle d'étude où la contribution de l'atmosphère en azote est isolée. Puisque les bogs, par opposition aux fens, ne reçoivent les nutriments allochtones que par l'atmosphère, mon étude portera plus spécifiquement sur les bogs.

Se développant en conditions de nutriments limités (p. ex. N, P, K ; Aerts et al., 1992; Bartsch, 1994) et de lente minéralisation de la litière, les espèces qui composent les bogs n'ont d'autre choix que d'être adaptées et compétitives. Les sphaignes sont d'ailleurs des championnes de ces environnements. De leur structure majoritairement vide à leur composition en polysaccharides très récalcitrants à la décomposition, elles sont adaptées en tout point de vue puisqu'elles agissent directement sur des conditions abiotiques leur conférant une grande compétitivité. Ces conditions — l'anoxie, l'acidité, la température (maintenue basse par l'action des sphaignes), l'ombrotrophie et la lente décomposition du sol tourbeux — nuisent à la croissance des plantes vasculaires, limitant l'ombrage et l'évapotranspiration que les plantes vasculaires pourraient entraîner (Van Breemen, 1995). Elles ont de multiples effets rétroactifs sur leur environnement, si bien qu'on les compare parfois à des ingénieures (Van Breemen, 1995). Toutefois, la compétitivité des sphaignes tient sur une étroite marge de conditions, que la déposition atmosphérique d'azote modifie de façon non négligeable.

Fertilisation atmosphérique

Lamers et al. (2000) ont montré que la concentration d'azote dans la sphaigne suit une courbe logistique à mesure que le taux de déposition atmosphérique d'azote inorganique augmente. L'étude montre une concentration stable d'azote de 0 à 12 kg N ha⁻¹ a⁻¹, suivie d'une phase d'augmentation rapide de la concentration à des taux de déposition atmosphériques d'environ 12-18 kg N ha⁻¹ a⁻¹. La concentration d'azote des sphaignes sature autour de 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹. Cette étude démontre la capacité d'interception des sphaignes de l'azote atmosphérique, pour autant qu'elles ne saturent pas par une trop forte déposition atmosphérique. L'interception de l'azote par les sphaignes contribue à la limitation en azote des autres espèces végétales et représente donc un avantage compétitif pour les sphaignes (Lamers et al., 2000; Limpens et al., 2011). De plus, elles ont ainsi un effet de ralentissement du cycle de l'azote, puisqu'elles retiennent ce nutriment dans leur tissu, qui plus est fortement récalcitrant à la décomposition.

L'augmentation anthropique de la déposition atmosphérique d'azote entraîne donc trois phénomènes, indissociables. D'abord, une augmentation initiale de la productivité des sphaignes est rapportée dans la littérature (Lamers et al., 2000; Li & Vitt, 1997). Ce phénomène est expliqué par le fait que l'azote devient tranquillement moins limitant pour la croissance des sphaignes (Aerts et al., 1992; Lamers et al., 2000). Mais l'azote peut avoir un effet toxique sur ces dernières (Aerts et al., 1992; Bubier et al., 2007) et, surtout, il peut favoriser directement les plantes vasculaires (Limpens et al., 2011). L'enrichissement de la tourbe

en nutriments leur permet d'augmenter leur production de biomasse, leur indice de surface foliaire (LAI) et la quantité de litière produite, ce qui augmente l'ombre faite aux sphaignes (Bubier et al., 2007; Limpens et al., 2003). Ainsi, plusieurs systèmes soumis à une augmentation de la déposition d'azote, expérimentaux comme naturels, ont montré une diminution en abondance des sphaignes et une augmentation en abondance des espèces vasculaires (Bubier et al., 2007) ou normalement absentes des tourbières (Limpens et al., 2003). La litière enrichie de nutriments (Malmer & Wallén, 2005) et d'enzymes qui dégradent la matière organique (phénol oxydases, hydrolases; Bragazza et al., 2006) et la diminution de la productivité ou de l'abondance des sphaignes rendent plus rapide la décomposition en augmentant l'activité microbienne (Bragazza et al., 2006). Par conséquent, le troisième phénomène attribué à l'augmentation de la déposition atmosphérique d'azote est la diminution au long terme de la séquestration du carbone (p. ex. Aerts et al., 1992; Bragazza et al., 2006; Larmola et al., 2013; Limpens et al., 2011; Moore et al., 2019). La question du dérèglement climatique revient souvent, cette menace étant considérée comme l'enjeu le plus important actuellement (ONU, 2019). Aussi, plusieurs autres phénomènes anthropiques causent des changements importants et rapides dans les écosystèmes (Nelson, 2005). Ces problématiques à échelle globale intéressent particulièrement les scientifiques, mais les techniques pour en faire le suivi ne sont pas toujours adaptées pour de si gros défis.

Mise à profit d'une approche nouvelle

La biologie est un domaine de multiplicité d'interactions, de subtilité des observations... c'est une science des plus complexes (Weaver, 1991). La réalité la mieux comprise en biologie est celle de l'humain dans son environnement direct et ces connaissances ont mené aux biotechnologies les plus impressionnantes (p. ex. la médecine, les organismes génétiquement modifiés et la sélection artificielle). Pourtant, en écologie végétale, les méthodes d'échantillonnage n'ont pas particulièrement évolué ; elles sont souvent basées sur l'observation directe des espèces et des conditions environnementales en des lieux et moments précis. Bien qu'essentiel pour répondre à plusieurs questions de recherche, le travail de terrain ne permet pas d'effectuer des mesures rapides et à grande échelle spatiale. Aujourd'hui, la perte massive de biodiversité mène à un besoin grandissant de suivi et d'identification des « points chauds » de biodiversité (*hotspots*) et de caractérisation des écosystèmes (Gould, 2000), des caractéristiques qui peuvent être mesurées indirectement, par les airs (p. ex. Gould, 2000; Laliberté et al., 2019). Le croisement entre plusieurs disciplines est de mise : le développement récent de la spectroscopie, de la puissance de calculs, des

appareils de vol et de l'écologie quantitative ouvrent à présent la voie à la télédétection végétale telle que développée par CABO. En voici les fondements théoriques.

Les ondes électromagnétiques émises, principalement par le soleil, interagissent avec la matière en étant absorbée ou réfractée ; dans quel cas elles peuvent être transmises (en traversant la matière) ou reflétées. Or, il est possible d'extraire de l'information sur la composition chimique et la structure des feuilles ou d'une canopée entière en étudiant la lumière qui en est transmise ou reflétée. L'étude des propriétés spectrales des plantes (« spectranomique » ; Asner & Martin, 2009) implique donc toutes les échelles spatiales ; de la structure de la canopée, à l'architecture d'une plante, aux propriétés de ses feuilles. Mon projet s'intéressait aux propriétés fonctionnelles et spectrales des feuilles de plantes de tourbières, mais les implications et les objectifs de mon projet sont intimement liés aux échelles supérieures.

Garder les pieds sur terre, ou pas ?

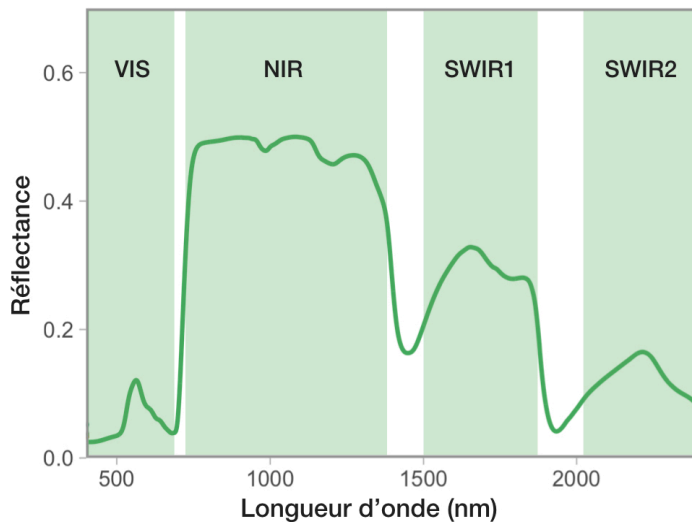


Figure 1.3. Représentation d'un spectre foliaire et des régions spectrales présentant des particularités différentielles. Les régions dont l'arrière-plan est blanc correspondent respectivement au *red edge* et aux deux principales bandes d'absorption de l'eau. VIS : visible, NIR : *near-infrared*, SWIR : *short-wave infrared*.

Avant de passer à la détection à distance, il convient d'étudier les propriétés spectrales à l'échelle de la feuille. D'abord, il faut déterminer quelle est sa signature spectrale, ou les propriétés spectrales foliaires distinctives de son espèce. Ainsi, l'un des objectifs de CABO est de créer une banque de signatures spectrales de toutes les espèces retrouvées au Canada et... visibles des airs (nous insisterons peu, par conséquent, sur la détection des plantes rares ou de sous-bois). De plus, les feuilles représentent

une partie importante des interactions spectrales des plantes, il convient donc de comprendre les variations fonctionnelles et spectrales qu'elles présentent et de connaître la source de ces variations.

La feuille

L'interprétation des données spectrales nécessite une connaissance préalable des composantes foliaires et une compréhension de leurs interactions avec les ondes détectées par nos instruments. Il est connu que la structure interne de la feuille (p. ex. la proportion d'espace intercellulaire du mésophylle ou le ratio de parenchyme spongieux et de parenchyme palissadique du mésophylle) et sa surface (épaisseur de la cuticule, présence de trichomes) influenceront particulièrement la région du proche infrarouge (NIR, environ 750–1350 nm ; Figure 1.3), du fait que cette région absorbe très peu (Gates et al., 1965; Jacquemoud & Baret, 1990; Slaton et al., 2001). Les variations spectrales observées dans cette région sont associées aux indices de réfraction des différents constituants (eau dans les cellules, parois cellulaires, etc.) et interfaces air-matière (nombre de couches de cellules à traverser) de la feuille (Gates et al., 1965; Jones & Vaughan, 2010). Nous étudions généralement ces propriétés en calculant l'aire par unité de masse (SLA), la masse par unité de surface (LMA) et le contenu en matière sèche ou en eau (respectivement LDMC et LWC). Puis, l'absorbance dans le visible et dans l'infrarouge à ondes courtes (SWIR) permettent d'interpréter les spectres foliaires en informant sur la chimie de la feuille. En effet, l'absorbance de certains composés foliaires est bien documentée (p. ex. Curran, 1989; Gates et al., 1965), particulièrement les propriétés optiques des pigments, de l'azote, du carbone, des protéines et de l'eau.

D'abord, les pigments absorbent dans la région visible (environ 400 à 700 nm; Curran, 1989), d'ailleurs également nommée rayonnement photosynthétiquement actif (*photosynthetically active radiation*). En interprétant la région visible d'un spectre foliaire, il est donc possible d'interpréter la quantité relative de pigments entre différentes plantes ou dans le temps. L'azote est un composé majeur des pigments et des protéines, dont la RuBisCO (Evans, 1989), et est connu pour absorber dans plusieurs régions, particulièrement dans le SWIR2 (environ à 2060, 2130, 2180 et 2300 nm; Curran, 1989; Kokaly, 2001). La quantité d'eau de la feuille informe sur l'état hydrique de la plante (Ceccato et al., 2001) et peut-être détectée au niveau des deux bandes d'absorption majeures de l'eau ; à environ 1400 et 1940 nm (Curran, 1989) et au niveau des nombreux autres pics d'absorption de l'eau entre 800 et 2500 nm (Jacquemoud & Baret, 1990). Finalement, le carbone, autre composé majeur de la feuille, absorbe majoritairement dans le SWIR1 et 2 (Curran, 1989).

La spectroradiométrie foliaire capture donc de l'information précise sur la chimie et la structure de la feuille. Un suivi dans le temps mesurera les changements phénologiques (Yang et al., 2014; Yang et al., 2016). Le

suivi d'une espèce au long de gradients environnementaux fournira des informations sur les réponses phénotypiques à l'environnement et sur la plasticité (Martin & Asner, 2009). L'étude du signal phylogénétique démontré dans certains traits, par ailleurs télédétectables, permet d'évaluer le degré de conservatisme génétique dans les spectres foliaires (Asner et al., 2011b; Cavender-Bares et al., 2016; McManus et al., 2016).

Lorsque les mesures spectrales à échelle de la feuille sont combinées aux données de traits fonctionnels foliaires, outre l'étude des sources de variation, il y a possibilité de créer des modèles de prédiction. C'est-à-dire que l'on peut tester notre connaissance des facteurs explicatifs des observations que l'on fait. Différentes approches sont adoptées pour prédire les traits (p. ex. *spectral vegetation indices*, SVI; *gaussian process regression*, GPR et *partial least squares*, PLS) et plusieurs articles rapportent des résultats prometteurs (p. ex. Asner & Martin, 2008; Cavender-Bares et al., 2017; Kalacska et al., 2015). Dans le même ordre d'idée, on peut former des modèles afin de classifier à quelle espèce appartient un spectre foliaire, une méthode qui, elle aussi, fait ses preuves (Cavender-Bares et al., 2016). Ces informations permettent le passage à un niveau supérieur de détection (*upscaling*), où les données spectrales télédétectées seront combinées à des modèles prédéfinis pour estimer des traits foliaires ou pour en extraire une probabilité d'appartenance à une espèce (Asner & Martin, 2008; Asner et al., 2017; Cavender-Bares et al., 2017; Kalacska et al., 2015). À l'échelle de la feuille, il est possible de contrôler beaucoup de facteurs puisque l'appareil utilisé, une sphère dans laquelle la lumière est reflétée par une surface lambertienne¹ est étanche à la lumière extérieure. La lumière émise pour la prise de mesure est stable et elle approxime la lumière du soleil. La contribution de l'atmosphère (particulièrement celle de l'humidité) aux mesures spectrales est négligeable. L'interprétation des mesures spectrales effectuées aux échelles supérieures comporte alors tout un autre lot de défis.

Lorsque l'on passe de la feuille aux échelles supérieures, le port des feuilles, leur grosseur, le vent, l'atmosphère, les nuages, la hauteur de la canopée et autres viennent compliquer le traitement des données spectrales et leur interprétation. Aussi, l'un des concepts-clés qui dicteront notre capacité à répondre aux

¹ Surface ayant la propriété de diffuser uniformément et entièrement la lumière qu'elle reçoit (Jones et Vaughan 2010). Actuellement, le matériau approxinant le mieux la surface lambertienne est le Spectralon (Labsphere, ÉU), qui reflète 99% de la lumière émise par le soleil.

questions de recherche est la résolution que nous donne l'un ou l'autre des appareils de télédétection. La résolution, grossièrement, est la facilité à distinguer des détails (Jones & Vaughan, 2010). Quels sont ces détails qui nous intéressent ? D'abord, le spectre, bien entendu. La résolution spectrale est le nombre et la largeur des bandes spectrales pouvant être détectées par le capteur. Par exemple, le spectroradiomètre utilisé dans mon projet détecte une gamme de 400 à 2500 nm et environ aux 5 à 10 nanomètres près (détecteur hyperspectral), alors que d'autres appareils ne détectent que quelques bandes précises et larges (détecteur multispectral). Puis, en télédétection, les mesures sont prises tel un scan qui balaie un territoire (Figure 1.4). Le spectre est détecté pour chaque pixel, unité la plus petite d'une image et contenant une information uniforme (Jones & Vaughan, 2010). On obtient en quelque sorte un « cube de données hyperspectrales » où la résolution spatiale dépend de la grosseur des pixels. Enfin, on peut s'intéresser, comme mentionné précédemment, au suivi temporel d'un site. La résolution temporelle est donc la fréquence à laquelle on collecte les données en un endroit précis, par exemple le temps nécessaire à ce qu'un satellite effectue une orbite complète autour de la Terre. Il est impératif, finalement, de situer cette information spectrale dans l'espace de façon très précise, à l'aide de GPS. Or, tous ces détails doivent être contenus sur l'appareil de vol pendant la prise de données. Puisque la quantité d'information à détecter est énorme, il existera toujours un compromis à faire entre la résolution spatiale, temporelle et spectrale (Jones & Vaughan, 2010). Les prochaines sections présentent brièvement quelques exemples de questions pouvant être abordées selon l'échelle spatiale utilisée.

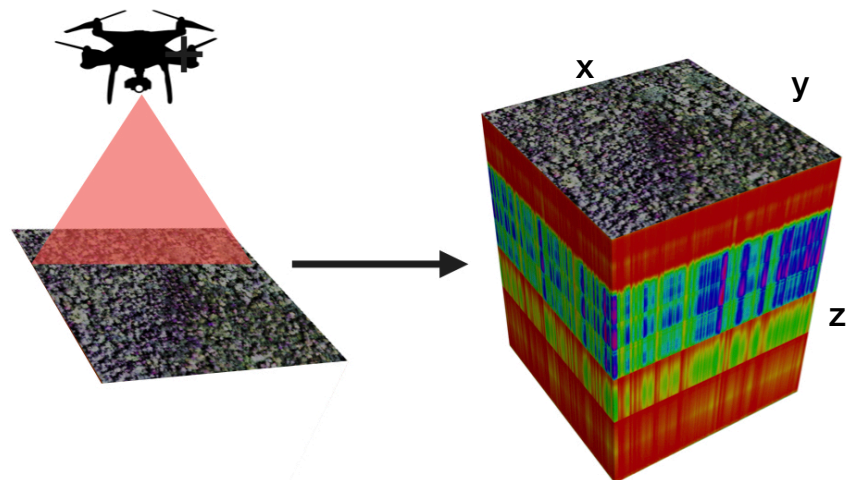


Figure 1.4. Schématisation de l'imagerie hyperspectrale. À gauche, un UAV effectuant une ligne de vol en scannant le sol. À droite, un cube hyperspectral (Laliberté et al., 2020), où les dimensions x et y représentent une parcelle de sol et en z , une représentation des données spectrales collectées pour chaque pixel.

L'individu

La résolution spatiale atteignable par les UAV est grande ; jusqu'à quelques centimètres carrés (Kalacska et al., 2018; Kellner et al., 2019) nous permettant de distinguer aisément des individus. Or, la structure tridimensionnelle de la plante influencera la diffusion et la réfraction de la lumière (Ollinger, 2011), analogiquement à la façon dont la structure interne de la feuille influence son spectre foliaire. Ensuite, déjà à cette résolution, un pixel d'image et le spectre qui y sera associé intégreront l'un ou plusieurs des éléments suivants : les feuilles d'une ou de plusieurs espèces, des branches, des fleurs, de l'ombre et peut-être quelques parcelles de sol. Les pixels ombragés et de sol seront éliminés, puis on emploiera des méthodes statistiques pour estimer la probabilité d'appartenance d'un spectre à une espèce, à partir d'une banque de signatures spectrales. Cette probabilité reflètera, s'il y a lieu, les différentes espèces impliquées dans la réflectance mesurée dans le pixel.

L'utilisation de drones pour des mesures à grande résolution spatiale, où des individus peuvent être distingués, permet par exemple de mieux comprendre l'efficacité de la conversion de la lumière du soleil en énergie chimique par les plantes, d'estimer leurs traits fonctionnels individuels, leur aire, leur structure tridimensionnelle, etc. (Kellner et al., 2019). En tourbière ombrotrophe, les principales espèces sont des sphaignes (dont le capitulum est d'à peu près un centimètre), des arbustes éricacées (ayant de petites feuilles) ou des herbacées de petite taille dont des cypéracées aux feuilles longues et minces. La communauté varie grandement l'échelle du mètre. Ainsi, l'utilisation des drones prévaudra pour répondre à des questions, non seulement sur les plantes individuelles, mais également sur l'écosystème. Par exemple, la composition en espèces et la hauteur de la nappe phréatique (voir la section *Perspectives d'application* pour plus de détails) seront plus précises si mesurées à basse altitude à l'aide de drones et ainsi, il sera possible de transférer ces données aux échelles supérieures (Kalacska et al., 2018; Kalacska et al., 2015).

La canopée, l'écosystème et plus loin encore !

Les avions et satellites permettent l'imagerie spectrale à plus haute altitude et plus grande étendue spatiale, mais ont encore une résolution moindre que les UAV. Les pixels vont de quelques mètres carrés dans le cas des avions, jusqu'à 30 m x 30 m dans le cas des satellites (Kalacska et al., 2018). Toutefois, la moindre résolution spatiale n'est pas un vrai problème, pourvu que l'on ajuste les applications qu'on en fait. Ainsi, les applications possibles varient selon le type d'écosystème et — malgré la moindre résolution spatiale — se multiplient en augmentant l'échelle spatiale. En spectranomique, l'étude de la canopée fait l'objet d'un

intérêt grandissant, puisque cette composante importante et très particulière des forêts était auparavant (presque) inaccessible (pensons notamment au radeau des cimes!). Brièvement, en voici quelques exemples.

La réponse des plantes de canopée aux stress (stress hydrique, photoinhibition) est très étudiée en spectranomique. On peut télédétecer, entre autres, des changements dans le LAI ou dans le contenu en chlorophylles, la température de la canopée ou son contenu en eau (Jones & Vaughan, 2010). Certaines carences en minéraux et maladies peuvent être détectées (Jones & Vaughan, 2010), soit en distinguant des plantes individuelles, en mesurant un champ monospécifique ou même en combinant des données thermales et multispectrales et en mesurant ainsi des communautés diversifiées (voir Jones & Vaughan, 2010, pp. 280-284). Ce type d'application intéresse particulièrement le secteur agricole, de même que la possibilité de mesurer le rendement, la phénologie et les besoins d'irrigation (Jones & Vaughan, 2010). Ensuite, Asner et al.(2017) et Jones et Vaughan (2010) mentionnent l'intérêt de la spectranomique pour la conservation. D'importantes quantités de données satellites sont actuellement disponibles, et le lancement de nouveaux satellites dotés de détecteurs hyperspectraux fournira des informations de haute précision sur les écosystèmes terrestres. Ces informations permettront de suivre les changements que subissent les écosystèmes et de mieux comprendre les causes de ces changements. Par exemple, l'estimation du contenu en eau d'une communauté (ou du stress hydrique) pourrait aider à estimer les risques de feux (Ceccato et al., 2001). On peut faire le suivi à distance de la déforestation (Achard et al., 2002) et évaluer la connectivité fonctionnelle entre les aires naturelles (Asner et al., 2017), identifier les régions de haute biodiversité (par la diversité spectrale; Laliberté et al., 2019) et même, indirectement, estimer la présence et l'abondance de certaines espèces animales (p. ex. Ngene et al., 2009). Enfin, la prédiction ou l'estimation des traits foliaires des communautés est grandement recherchée en spectranomique. Aussi, l'estimation de traits permet de répondre à des questions plus fondamentales sur les propriétés des canopées (Asner et al., 2011a) et de mieux comprendre l'effet des gradients environnementaux sur les traits fonctionnels (McManus et al., 2016).

Notre groupe de recherche travaille simultanément à toutes les échelles, de la feuille aux données satellitaires, en passant par le développement des plateformes de détection par UAV et par avion. En passant graduellement aux échelles spatiales supérieures et en élaborant une banque de signatures spectrales, il sera possible de lier statistiquement les données précises récoltées à échelle de la feuille à celles de l'individu,

à celles de la communauté. Ainsi, les objectifs de mon projet sont intrinsèquement liés aux usages que l'on voudra faire des données spectrales aux échelles supérieures.

Hypothèses et objectifs

Les plantes sélectionnées (*Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum*; des éricacées et *Eriophorum vaginatum*; une cypéacée) se retrouvent dans toutes les tourbières visitées et y sont assez abondantes. Les sphaignes auraient été très pertinentes à inclure dans mon étude, et j'ai même effectué quelques tests pour ce faire. Toutefois, la morphologie de ces plantes m'obligeait à mesurer les spectres avec un outil différent de celui utilisé pour les plantes vasculaires, ce qui s'est avéré trop complexe (matériel supplémentaire emprunté aux laboratoires de l'Université McGill, mesures à angles droit au-dessus de la tourbe molasse, méthodes en tout point différentes).

Hypothèses fonctionnelles

Pour mieux comprendre comment l'azote et autres facteurs environnementaux influencent les traits fonctionnels des espèces de mon étude, j'ai sondé la littérature sur des propriétés du sol et les adaptations que présentent ces plantes aux sols et aux limitations nutritives que présentent les tourbières ombrotrophes.

Le sol et l'environnement

Les tourbières ombrotrophes sont dites diplotelmiques, c'est-à-dire qu'elles ont un sol grossièrement formé de deux sections l'acrotelme, zone de variation saisonnière de la nappe phréatique et le catotelme, toujours saturé en eau (Payette & Rochefort, 2001). Il est bien documenté que les sphaignes, qui constituent normalement un tapis continu et la majorité de la portion organique du sol, ont un effet nuisible important sur la croissance racinaire des plantes. Entre autres, elles nuisent grâce à l'exsudation de cations hydrogène et à l'acide sphagnique qu'elles produisent. En tourbières ombrotrophes inaltérées, le pH ne dépasse généralement pas 5.5, causant (1) la moins grande solubilité du phosphate, ce qui limite d'autant plus son acquisition qu'il est souvent présent en quantité limitante (Wang & Moore, 2014; Wang et al., 2015), (2) le lessivage de certains nutriments (magnésium; composantes des chlorophylles, potassium) et (3) la toxicité (aluminium et manganèse plus solubles, effet délétère; Foy, 1988). Les adaptations des plantes de tourbières à l'acidité sont peu documentées dans la littérature, seul l'évitement du catotelme — surtout du fait de l'anoxie — pour l'établissement de leur système racinaire est mentionné (Emerson, 1921; Van Breemen,

1995). Dans tous les cas, aucune influence du sol sur la plante ne semble être télédélectable, à l'exception de certaines propriétés nutritives.

L'effet de la déposition atmosphérique sur les tourbières est assez bien documenté (p. ex. Bubier et al., 2011; Larmola et al., 2013; Limpens et al., 2011; Moore et al., 2019). J'ai émis l'hypothèse que des changements intraspécifiques seraient perceptibles dans certains traits fonctionnels en récoltant des plantes s'étant développées en différentes conditions de disponibilité d'azote. Plus précisément, je m'attendais à ce que la chlorophylle et l'azote foliaire augmentent et que le ratio C:N diminue dans les conditions d'augmentation de la déposition atmosphérique d'azote (Bubier et al., 2011).

Les différences interspécifiques

La capacité d'identifier les espèces en se basant sur leur signature spectrale dépend des différences fonctionnelles dans les feuilles (et autres attributs) des espèces. Pour faire face à la limitation en nutriments, les éricacées sont munies d'alliées fongiques ; des champignons mycorhyziens éricoïdes (Perotto et al., 2002). Ce type de mycorhize aide à l'acquisition de l'azote et du phosphate (Perotto et al., 2002) et aide à l'entreposage et à la translocation de ces nutriments (Thormann, 2006). Ensuite, les éricacées ont des feuilles semi-persistantes (Bubier et al., 2007), ce qui leur confère une capacité photosynthétique prolongée dans la saison de croissance et leur permet de réduire la perte de nutriments en produisant moins de litière et en faisant une relocalisation efficace des nutriments avant la sénescence des feuilles (Aerts 1990). Outre les feuilles, les éricacées favorisent également la production de tissus structuraux pauvres en nutriments tels que les fibres de bois (lignine). *Eriophorum vaginatum* a pour sa part plusieurs adaptations racinaires et physiologiques aidant à la relocalisation des nutriments des tissus sénescents (racines et feuilles) vers les nouveaux tissus (Bubier et al., 2011; Cholewa & Griffith, 2004). Par conséquent, *E. vaginatum* ne mise pas sur l'élaboration de fibres récalcitrantes comme le font les éricacées. Ces différentes adaptations sont à la base de la capacité desdites plantes à performer en tourbière. J'ai donc fait l'hypothèse que les fractions carbonées seraient distinguables entre les familles et qu'elles aideraient probablement à distinguer les éricacées et la cyperacée d'un point de vue fonctionnel et spectral.

Hypothèses spectrales

D'abord, j'ai fait l'hypothèse que la prédiction de traits foliaires à l'aide de l'approche statistique PLS donnerait des résultats satisfaisants. En effet, plusieurs articles l'ont utilisé avec succès pour prédire les

traits foliaires en se basant sur les spectres foliaires dans différents contextes de recherche (Asner & Martin, 2008; Yang et al., 2016).

Entre les espèces, plusieurs hypothèses quant aux différences spectrales pouvaient d'office être émises. *Eriophorum vaginatum*, une plante monocotylédone, devrait avoir un mésophylle plus compact, et par conséquent devrait moins refléter dans le NIR (Jacquemoud & Baret, 1990). À l'opposé, l'épais tomentum de *R. groenlandicum* devrait réfracter de façon importante dans le NIR (et donc augmenter la réflexion de la lumière). Le NIR contribuera donc probablement à distinguer les trois éricacées. Puisque la littérature décrit de grandes différences dans les stratégies adaptatives des éricacées versus la cypéracée *E. vaginatum*, il était plausible de s'attendre à des différences spectrales permettant leur différenciation. Par exemple, considérant que les éricacées produisent plus de fibres que la cypéracée, on s'attend à ce que le SWIR soit d'importance dans la discrimination des espèces.

Les hypothèses concernant l'effet indirect de l'azote (différences intraspécifiques entre les sites) sur les spectres étaient plus difficiles à émettre. À condition que les plantes acquièrent plus d'azote en fonction du gradient, verra-t-on plus d'absorbance dans les bandes d'absorption de l'azote ? Pourra-t-on prédire qu'en un site se trouve une plus grande quantité d'azote en comparant les spectres foliaires d'une espèce ? Notre dispositif n'a pas permis de tester cette question, par manque de répliquas. À condition que la quantité de pigments augmente dans la feuille lorsque la quantité d'azote acquis devient moins limitante, la seule hypothèse que je pouvais émettre est la suivante ; l'effet du gradient environnemental d'azote pourrait peut-être être détecté dans la région du visible où les pigments sont majoritairement responsables du signal. On s'attendrait donc, si la quantité de pigments augmente, à ce que la réflectance dans le visible diminue dans les sites où plus d'azote est déposé (Gates et al., 1965).

Objectifs

Mon projet de recherche portait sur la description des variations fonctionnelles et spectrales dans les feuilles de plantes vasculaires abondantes en tourbières ombrotrophes. Plus spécifiquement, les questions de recherche étaient les suivantes.

- 1) Quels sont les traits fonctionnels dont la mesure peut être liée à l'augmentation de la disponibilité de l'azote entre les sites ? Comment varient-ils entre les sites (par espèce) et entre les espèces ?

La description des liens directs entre la déposition d'azote et la mesure des traits fonctionnels permettra d'identifier des régions spectrales à explorer plus attentivement pour identifier les signes d'une augmentation temporelle ou spatiale de la déposition azotée.

- 2) Quelles sont les régions spectrales qui varient le plus, pour chaque espèce, dans les différentes conditions de disponibilité d'azote ?

L'identification des régions spectrales qui varient le plus pour chacune des espèces permettra de mieux comprendre le lien encore peu exploré entre la variabilité fonctionnelle et la variabilité spectrale.

- 3) Quelle est la fiabilité des prédictions de traits foliaires ?

Nous avons voulu tester la fiabilité des prédictions de traits fonctionnels de plantes s'étant développées dans des conditions environnementales variables, ce qui permettra de mieux comprendre les outils statistiques à notre disposition et d'estimer l'importance de la variabilité environnementale dans les mesures spectrales.

- 4) Quelle est la fiabilité de la discrimination d'espèces de tourbière ombrotrophe basée sur leur signature spectrale ? Quelles sont les régions spectrales qui contribuent le plus aux prédictions de traits et à l'identification de l'espèce ?

Pour les mêmes raisons, nous avons voulu tester la fiabilité de la discrimination des espèces. Les objectifs trois et quatre constitueront également la base des modèles de prédictions qui seront utilisés pour estimer les traits et la composition en espèces des tourbières lorsque les données seront prises par télédétection. Les analyses que nous conduisons identifient et notent les régions spectrales les plus informatives auxquelles se fier pour les prédictions. La « note » (voir le chapitre 2 et les figures 2.5b et S4) accordée aux différentes régions informe sur les composantes chimiques ou structurelles qui contribuent aux prédictions.

Sur cette introduction générale, comportant toutes les connaissances théoriques ayant guidé ma recherche ainsi que le contexte dans lequel j'ai élaboré mes objectifs, passons maintenant au projet qui a occupé la quasi-totalité de mon parcours de maîtrise.

Chapitre 2

L'article qui constitue le chapitre deux est le fruit de deux années de travail. Il sera soumis sous peu à la revue *Remote Sensing* sous le nom de *Foliar spectra and traits of bog plants across nitrogen deposition gradients*. Il comporte une introduction sur la problématique de la déposition atmosphérique d'azote et sur les impacts que cela cause aux tourbières, puis la description de mes objectifs et hypothèses. J'y décris le dispositif de recherche, dont trois tourbières naturelles et une expérience de fertilisation et les méthodes employées. J'y présente mes résultats et l'interprétation que j'en fais. Bien que j'en sois l'autrice principale, je fus assistée des coauteurs et d'une coautrice qui ont significativement contribué à ce travail, en répondant à mes questions, en fournissant des scripts d'analyse et en élaborant l'idée et la problématique de recherche avec moi. Ils et elle attestent de ma contribution comme principale à l'article et acceptent que j'en fasse l'utilisation dans mon mémoire.

Bonne lecture !

Foliar spectra and traits of bog plants across nitrogen deposition gradients

Alizée Girard ^{1,*}, Anna K. Schweiger ¹, Alexis Carteron ¹, Margaret Kalacska ², and Etienne Laliberté ¹

¹ Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal (Québec) Canada, H1X 2B2

² Applied Remote Sensing Lab, Department of Geography, McGill University, 805 Sherbrooke Ouest, Montréal (Québec) Canada, H3A 0B9

* Correspondence: alizee.girard@umontreal.ca

Abstract: Bogs, as nutrient-poor ecosystems, are particularly sensitive to atmospheric nitrogen (N) deposition. Nitrogen deposition alters bog plant community composition and can limit their ability to sequester carbon (C). Spectroscopy is a promising approach for studying how N deposition affects bogs because of its ability to remotely determine changes in plant species composition in the long term as well as shorter-term changes in foliar chemistry. However, there is limited knowledge on the extent to which bog plants differ in their foliar spectral properties, how N deposition might affect those properties, and whether subtle inter- or intraspecific changes in foliar traits can be spectrally detected. Using an integrating sphere fitted to a field spectrometer, we measured spectral properties of leaves from the four most common vascular plant species (*Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum* and *Eriophorum vaginatum*) in three bogs in southern Québec and Ontario, Canada, exposed to different atmospheric N deposition levels, including one subjected to a 18 years N fertilization experiment. We also measured chemical and morphological properties of those leaves. We found detectable intraspecific changes in leaf structural traits and chemistry (namely chlorophyll *b* and N concentrations) with increasing N deposition and identified spectral regions that helped distinguish the site-specific populations within each species. Most of the variation in leaf spectral, chemical and morphological properties was among species. As such, species had distinct spectral foliar signatures, allowing us to identify them with high accuracy with partial least squares discriminant analyses (PLSDA). Predictions of foliar traits from spectra using partial least squares regression (PLSR) were generally accurate, particularly for the concentrations of N and C, soluble C, leaf water, and dry matter content (<10% RMSEP). However, these multi-species PLSR models were not accurate within species, where the range of values was narrow. To improve the detection of short-term intraspecific changes in functional traits, models should be trained with more species-specific data. Our field study showing clear differences in foliar spectra and traits among species, and some within-species differences due to N deposition, suggest that spectroscopy is a promising approach for assessing long-term vegetation changes in bogs subject to atmospheric pollution.

Keywords: functional traits, spectral signature, ombrotrophic bog, partial least squares regression (PLSR), partial least squares discriminant analysis (PLSDA), spectranomics, spectroscopy, peatland, reflectance

1. Introduction

Human activities are strongly altering the global nitrogen (N) cycle (Galloway et al., 2004). In particular, emissions of biologically active N increased by 120 % between 1860 and 2008 (Galloway et al., 2008). The emission of N has significant impacts on natural ecosystems since its deposition on lands and seas increases the availability of this major plant growth-limiting nutrient (Galloway et al., 2004). Ombrotrophic bogs are peatlands that are particularly sensitive to N deposition because they develop in

nutrient-limited, acidic and waterlogged peaty soils where atmospheric inputs are the main source of plant nutrients. These edaphic conditions lead to very low decomposition rates (Van Breemen, 1995), making bogs major atmospheric C sinks. Bogs cover large parts of the globe, especially in the northern hemisphere, and store roughly a third of the global soil C (Gorham, 1991). In Canada alone, they cover $1136 \times 10^3 \text{ km}^2$, or 13 % of the land surface (Tarnocai et al., 2011). Therefore, it is important to understand how increased N deposition in bogs is affecting plant community composition and C storage in their deep organic soils.

Field studies of N deposition impacts on bogs report an initial stimulation in plant productivity and/or C accumulation following a moderate increase in N availability (Turunen et al., 2004; Vitt et al., 2003). However, long-term (10 to 15 years) N fertilization decreases the C sink capacity of bogs (Moore et al., 2019) by increasing decomposition rates (Bragazza et al., 2006; Bubier et al., 2006; Moore et al., 2019), or by increasing the productivity and cover of vascular plant species at the expense of *Sphagnum* mosses, whose recalcitrant plant material contribute to much of the C accumulation in peat (Bubier et al., 2007). The short-term effects of increased N deposition on bogs — before it starts significantly impacting ecosystem function and C sequestration potential — are linked to changes in plant functional traits and the composition of plant communities. For example, after five years of experimental fertilization in a bog, biomass and leaf area index of vascular plants increased (Bubier et al., 2007). Changes in plant community composition can therefore act as an early warning signal of ecosystem change due to N deposition in bogs. Monitoring these changes in bogs is critical because of the important ecosystem functions and services these ecosystems provide, particularly with regard to soil C storage.

Peatlands are vulnerable to trampling and often located in remote areas inaccessible by motorized vehicles. Therefore, ground surveys using traditional field sampling techniques can be challenging. Remote sensing, particularly imaging spectroscopy, is emerging as a promising approach for monitoring the foliar chemistry and vegetation composition of bogs at high spatial and temporal resolutions and over large spatial scales (Arroyo-Mora et al., 2018; Arroyo-Mora et al., 2019; Kalacska et al., 2015). Indeed, studies conducted in various types of ecosystems found promising results with regard to spectroscopic predictions of foliar traits (Asner & Martin, 2008; Yang et al., 2016). Moreover, spectroscopy could help distinguish plant species, since foliar spectral signatures strongly depend on taxonomic identity (McManus et al., 2016). A number of remote sensing studies of peatlands have been conducted, often on community assemblage, plant functional types and peatland classification (Cole et al., 2014; Harris et al., 2015; Middleton et al., 2012; Schmidtlein et al., 2007; Thomas et al., 2003). To our knowledge, however, leaf-level studies evaluating the potential of remote detection of short-term trait variations and long-term community changes through species turnover have not been conducted in peatlands. As a result, we do not know how environmental changes such as N deposition alters foliar traits and spectra of bog plants, nor the extent to which bog plant species from different environments differ inter- and intra-specifically in their spectral signatures. Such fine-scale, leaf-level studies are critically important to interpret imaging spectroscopy data collected at broader spatial scales.

The goal of this study was to determine how N deposition affects foliar spectra and traits within and among the most abundant vascular plant species in bog ecosystems. Our specific research objectives were to: (1) quantify the effects of N deposition on foliar traits and spectra across natural and experimental gradients of N deposition, (2) determine the degree to which the potential variation in leaf traits within and among species along N deposition gradients can be predicted from foliar spectra, and (3) evaluate whether species can be reliably identified across these gradients, using foliar spectra. To do so, we measured foliar spectra and a range of foliar traits influencing the spectral signal of four vascular plant species across different N levels. We used a long-term bog fertilization experiment and three natural bogs featuring different environmental conditions and positioned along a natural gradient of N deposition. We hypothesized that N-related foliar traits (e.g. total N and chlorophyll concentrations) would increase with

increasing N availability across all species, and that these changes could be accurately predicted from leaf spectra. We also hypothesized that foliar spectra would accurately predict most foliar traits based on previous studies in other ecosystems (e.g. Asner & Martin, 2009; Kalacska et al., 2015; Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016). Finally, we hypothesized that interspecific spectral variation would exceed intraspecific variation, such that species could be accurately identified with foliar spectra.

2. Materials and Methods

2.1 Study sites

Field sampling was conducted in three bogs (sites; Figure 2.1) from July 5th to August 2, 2018 in an effort to minimize phenology and seasonal effects. The three sites were: the Mer Bleue peatland (MBP; Larmola et al., 2013), La Grande-Tourbière-de-Villeroy (GTV) and La Grande-plée-Bleue (GPB; Figure S1). These sites are positioned along an environmental gradient of atmospheric N deposition (Figure 2.1).

The Mer Bleue ombrotrophic bog is situated in the Ottawa River Valley, approximately 10 km east of Ottawa (Ontario, Canada; 45° 24' 36" N; 75° 31' 01" W) in the Saint-Lawrence Lowlands region. Mean annual temperature is 6.6 °C, ranging from -10.2 °C in January and 21.2 °C in July. Mean annual precipitation is 919.5 mm with a mean rainfall of 347.5 mm between May and August (Canada, 2011). Peat depth ranges between 1–2 m at the edge of the bog area, and 5–6 m in the center (Goud et al., 2017). The Grande-Tourbière-de-Villeroy (46° 22' 53" N; 71° 49' 58" W) bog system is situated in the Appalachian region of Québec. The bog lies within the city boundaries of Villeroy, Notre-Dame-de-Lourdes and Val-Alain (Québec, Canada). The depth of organic matter in the sampling area is between 3.7 and 4.9 m with sand or till underneath (Larocque et al., 2013). Mean annual temperature is 4.8 °C, ranging from -11.9 °C in January and 19.3 °C in July. Mean annual precipitation in the area is 1,193.6 mm with a mean rainfall of 475 mm between May and August (Canada, 2011). The Grande-plée-Bleue bog (46° 46' 24" N; 71° 03' 60" W) is located in Lévis (Québec, Canada) on the south shore of the Saint-Laurent river in the Appalachian region. This peatland encompasses a variety of peaty habitats, including 650 ponds and open areas dominated by Ericaceae on a hummock-hollow microtopography (Lavoie et al., 2012). Mean annual temperature is 4.6 °C, ranging from -12 °C in January and 19.3 °C in July. Mean annual precipitation in the area is 1,178.7 mm with a mean rainfall of 461.9 mm (Canada, 2011). The depth of the organic matter reaches 4.5 m in the central zone (Lavoie et al., 2012).

In all sites, plots were established at distances of 10 m from each other and >60 m from the bog edge. These plots were used for foliar sampling (see section 2.2 for details). In addition, at the Mer Bleue peatland (MBP; Figure 2.1) site (Larmola et al., 2013), we sampled plants growing in three levels of N addition from a long-term fertilization experiment. The three levels of N addition from the experiment are referred to as MBP.No.N (background deposition), MBP.Mid.N and MBP.High.N (Figure 2.1, see Table S1 for details). The experimental plots are fertilized with NH_4NO_3 dissolved in water (see Bubier et al., 2007; Bubier et al., 2011 for complete description of the experimental design).

The environmental gradient of atmospheric N deposition was based on N content in peat and atmospheric N deposition data (Ouimet, 2018; Table S1; see Appendix A for details). Fertilization levels of the experiment and estimations of atmospheric N deposition at the bogs are summarized in Figure 2.1. The environmental gradient receives N within the range of deposition observed in Canada (Bubier et al., 2007; Galloway et al., 2004). The experimental treatment MBP.Mid.N represents levels of fertilization as seen in some parts of Europe ($>2 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$; Galloway et al., 2004) whereas MBP.High.N represents levels projected to occur in parts of Asia by 2050 ($>5 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$; Galloway et al., 2004).

The selected natural and experimental sites were similar in plant community composition and

hydrological conditions (e.g. no drainage channel). *Sphagnum* species and ericaceous shrubs dominated the selected sites, including the sampled species *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, and *Kalmia angustifolia* L. Various *Vaccinium* species as well as *Eriophorum vaginatum* L. (Cyperaceae) were also present at all sites. *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh and *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch were present, although scattered, at all sites. Sampling was conducted in the raised part of the bogs, characterized by a microtopography of hummocks and hollows.

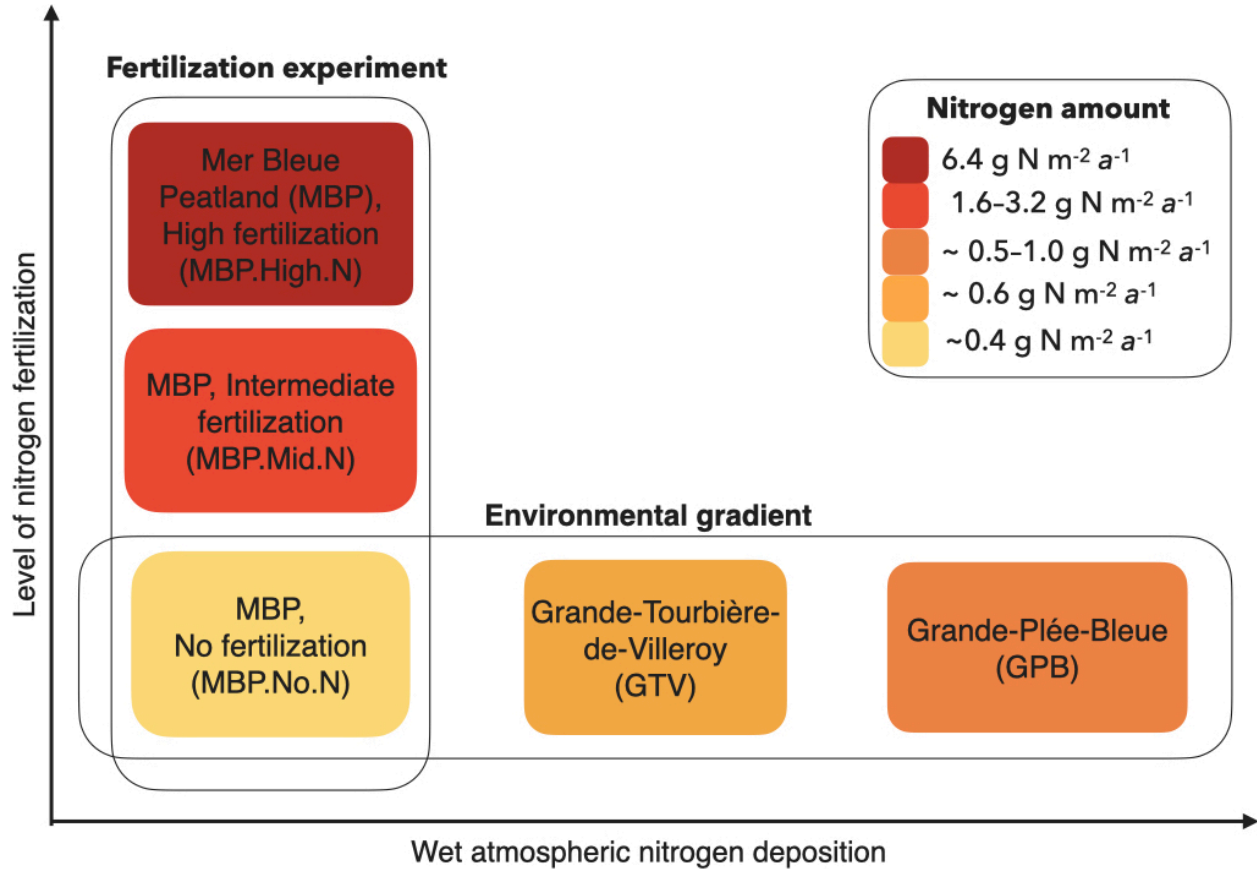


Figure 2.1. Representation of the study design following an "Environmental gradient" (x-axis) and a "Fertilization gradient" (y-axis). For GTV and GPB, wet atmospheric N deposition is estimated from nearby monitoring stations (Ouimet (2018), personal communication). Levels of fertilization (MBP.Mid.N and MBP.High.N) are described in Larmola et al. (2013). Wet atmospheric N deposition for MBP.No.N, is mentioned in Pinsonneault et al. (2016). Other sources of environmental variation among the three bogs include differences in climate, pH, electrical conductivity, as well as variations in other soil nutrient concentrations. See Table S1 for more details.

2.2 Sampling design

We established circular plots (3 m diameter), in each bog, for foliar sampling of the four most abundant vascular plant species: *R. groenlandicum*, *C. calyculata*, *K. angustifolia* (all in the Ericaceae family) and *E. vaginatum* (Cyperaceae). We only selected plants growing on hummocks for foliar sampling because of known differences in N interception (Malmer & Wallén, 1999), hydrology (Kalacska et al., 2018; Malmer & Wallén, 1999) and decomposition (Malmer & Wallén, 1999; Turunen et al., 2004) between hummocks and hollows. We collected peat and peat water samples at 5–15 cm depth for laboratory measurements. Peat and water characteristics were measured at least 24 h after any rainfall. At each site, we dug six holes

reaching the water table to determine water table depth. At the MBP site, for the experimental treatments (MBP.Mid.N and MBP.High.N), we used triplicate 3 m x 3 m plots that were already established (starting year: 2001-2005) in areas of homogenous vegetation (Bubier et al., 2007). In these experimental plots from the MBP, we sampled leaves but could not collect peat samples (i.e. no environmental sampling) to prevent soil disturbance in this long-term experiment. See Table S1 for more details.

2.3 Leaf collection and preparation

We sampled foliar traits and spectra for a total of 94 plants. We selected first-year, fully expanded, healthy and fully sunlit leaves. We immediately sealed the leaf samples in plastic bags to minimize water loss (Foley et al., 2006). We measured leaf spectra within 15 min after collection (see section 2.4 for details). We then punched out leaf disks from the same leaves used for spectral measurements and stored them in a cooler on ice before transferring the disks to a -80 °C freezer when back in the laboratory. We weighed the other leaves from the bulk sample in the field, within 15 min after collection. These leaves were then rehydrated for >6 h, weighed again, and scanned for leaf area. We used a CanoScan LIDE 220 scanner and the software WinFOLIA Reg 2016b for measurement of total leaf area (Laliberté, 2018). We oven-dried (72 h at 65 °C) and weighed the scanned leaves. Leaf dry matter and leaf water content were calculated based on rehydrated and dry weights (see (Laliberté, 2018) for details). The remainder of the bulk sample was ground to a fine powder using a cyclone mill (2 mm mesh) for chemical analyses.

2.4 Spectral measurements

Foliar spectral reflectance measurements were performed using a Spectra Vista Corporation (SVC) DC-R/T Integrating Sphere fitted to an HR-1024i spectroradiometer (SVC, Poughkeepsie, NY, USA), using a protocol for narrow leaves (Laliberté & Soffer, 2018) adapted from Noda et al. (Noda et al., 2013). Leaf arrays were arranged on a custom sample mount, covering the majority of the leaf port area and each separated by approximately 1 mm to prevent light scattering among leaves (Noda et al., 2013) (Figure S2). The spectra were corrected for stray light and referenced against a calibrated Spectralon® 99% reflectance standard disk (Labsphere, North Sutton, NH, USA). Absolute adaxial reflectance of leaf array adjusted for gap fractions were calculated using equations from Laliberté & Soffer (Laliberté & Soffer, 2018) and the six reflectance spectra for an individual plant were averaged. Overlap regions among the three detectors of the SVC were removed and a linear interpolation was applied to obtain one mean reflectance curve per plant at 1 nm spectral resolution for wavelengths 400–2400 nm. A Savitzky-Golay filter was used for smoothing the foliar spectra, using different parameters for each region (Figure S3).

2.5 Leaf chemical analyses

Photosynthetic pigments (chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and carotenoids) were extracted from leaf disks with methanol and measured with a spectrophotometer (SPECTROstar® Nano, BMG LABTECH, Guelph, Canada) at wavelengths 470, 652 and 665 nm on a microplate (Ritchie, 2006; Warren, 2008). The path length (i. e. the height of the solution column in the microplate well) was estimated following Warren (2008). The concentrations of soluble C, hemicellulose, cellulose and lignin (% dry weight) were determined by sequential digestion of ground leaf samples (Fiber Analyzer 2000; ANKOM Technology, Macedon, NY; Jocelyne Ayotte, 2019a). Total N and C content (% dry mass) were measured from ground leaf samples using an elemental analyzer (CHNOS Elemental Analyzer Vario Micro Select; Elementar Analyse systeme GmbH, Hanau, Germany; Jocelyne Ayotte, 2019b).

2.6 Statistical analyses

Differences in environmental properties among sites and foliar traits among species and sites were

tested using linear mixed models (LMM). Plots were treated as random factors in these analyses. Post-hoc Tukey tests were performed among sites or species when one or both of these factors were significant in the LMMs. We partitioned the total variation of traits among plants using species identity and sites as random effects. We also partitioned the total variation of spectra among plants using species identity and sites as random effects.

To examine the wavelength regions with the greatest differences between species growing in different environmental conditions we carried out a forward feature selection (FFS) using the nearest neighbor criterion (Van Der Heijden et al., 2005) decreasing the total 2000 dimensions (bands) to a smaller subset which maximizes separability between the classes of interest. Forward feature selection begins with an empty set, selects the single best feature (band) and iteratively adds those that most improve separation between the classes. The result of an FFS is different from transformations such as Principal Component Analysis (PCA) because FFS selects components (i.e. bands) from the full set of bands retaining the original units of the data (i.e. reflectance). Dimensionality reduction through FFS has been shown to lead to higher classification accuracies than PCA for vegetation spectra (Castro-Esau et al., 2004; Castro - Esau et al., 2006).

To predict foliar traits from spectral reflectance data, we used partial least squares regression (PLSR). PLSR is specifically designed for high-dimensional datasets in which explanatory variables are multicollinear (Wold et al., 1984), as it is the case for spectral measurements. Spectral measurements were separated into training (calibration) and testing (validation) subgroups (70 % and 30 % of the data, respectively). We selected the region of the spectra used for the modeling of each traits based on the literature (Table S2; Asner et al., 2011b; Curran, 1989; Garden, 1970; Yang et al., 2016). The PLSR models were trained with 100 iterations, using leaf traits as the response and spectral data as the explanatory variables, respectively. We used the prediction residual error sum of squares (PRESS), a coefficient that helps prevent overfitting (Asner et al., 2014), to identify the optimal number of PLSR components and tested for significant differences in the PRESS criterion using Tukey tests. We assessed model accuracy using the root mean square standard error of prediction (RMSEP; original units), normalized RMSEP (NRMSEP; RMSEP/mean of measured values; %) and the coefficient of determination (R^2), averaged over all model iteration.

We used partial least squares discriminant analysis (PLSDA) to assess the ability of leaf spectra to distinguish plant species (Schweiger et al., 2020). Data were iteratively separated into training (calibration) and testing (validation) samples, using a 70:30 data split per species for model calibration and validation, respectively. We ran 50 model iterations and chose the optimal number of components based on the highest kappa score.

Gap fraction correction for narrow-leaved species could influence the amplitude of reflectance in the spectral data. Vector-normalization (Feilhauer et al., 2010) reduces differences in amplitude in the spectra and focuses instead on the shape of the curve, more relevant of the structure and chemistry of the leaves. Species classification analyses (PLSDA and FFS) were conducted on vector-normalized spectra, since we considered differences in the shape of spectra to be more relevant for the identification of the species than differences in amplitude. All other analyses were conducted on absolute spectra.

For all statistical tests, we used $\alpha = 0.05$ as the significance level. We used the following R (Team, 2013) packages for data processing and statistical analyses : *vegan* (Oksanen et al., 2007); *caret* (Williams et al., 2019); *emmean* (Lenth, 2019); *spectrolab* (Meireles et al., 2018); *signal* (Developers, 2013); *nlme* (Pinheiro et al., 2019). R scripts for all of our analyses are available at <https://github.com/AlizeeGirard3>.

3. Results

3.1 Foliar functional traits

Most functional traits varied among species, but the magnitude of those species differences was site-specific (site by species interaction; $P < 0.05$; Table S3). Exceptions to this pattern were chlorophyll (Chl) *a*, Chl *b* (on a mass basis), EWT, and LMA. Indeed, these traits differed among species and sites, in an additive but not in interactive manner (Table S3). Species traits differed more among species (representing 72.8% of variation) than among sites (representing only 0.4% of variation). Unexplained variation accounted for 26.9% of the variation in among species. Particularly, foliar traits of *E. vaginatum* markedly differed from those of the three ericaceous species (Figures 2.2, 2.3, S4).

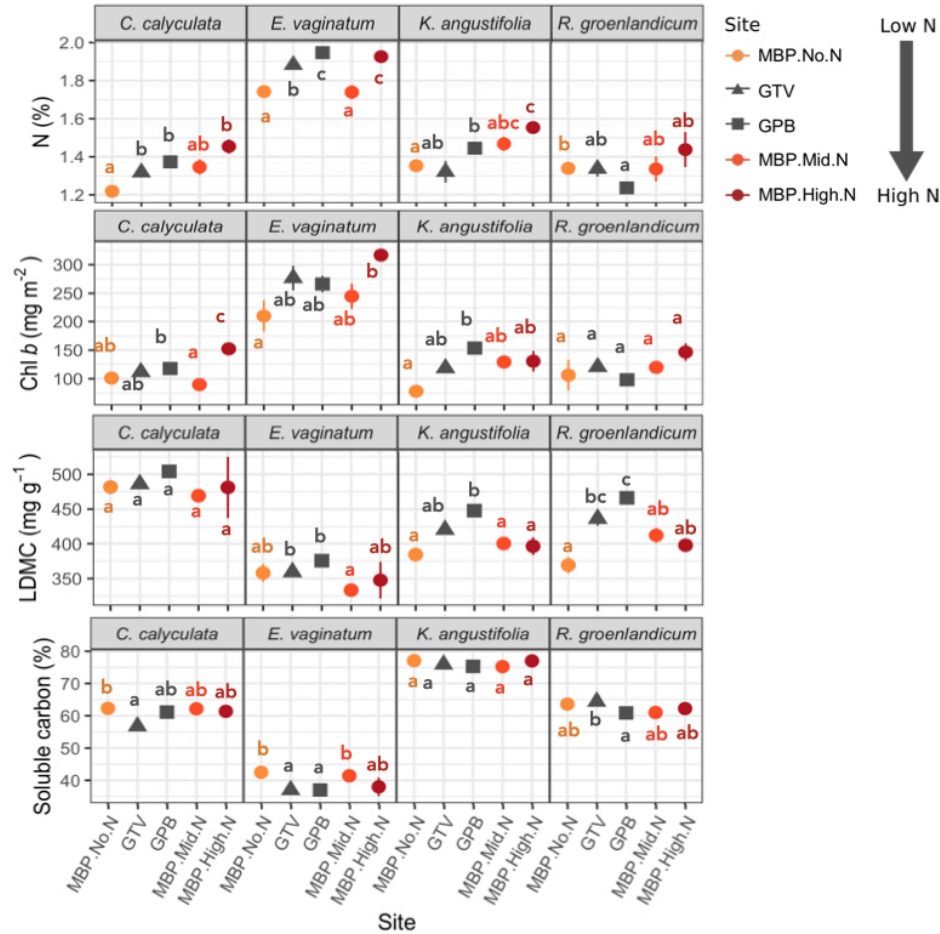


Figure 2.2. Mean (\pm standard error) functional traits per plant species and sites. LDMC: leaf dry matter content, Chl *b*: chlorophyll *b*, LMA: leaf mass per area, EWT: equivalent water thickness. See Figure 2.1 for description of site acronyms. Colored points are from the Mer Bleue Peatland. Different shapes indicate measurements from different bogs, and different letters indicate significant differences. N content in the soil increases among sites along the x-axis. Letters indicate differences among groups within each panel ($P < 0.05$).

Foliar N concentrations varied among sites for all four species (Figure 2.2), with higher foliar N concentrations at sites with greater soil N content (Figure S1). We found similar results for Chl *b* (Figure 2.2), whereas the opposite pattern was found for the C:N ratio (Figure S4a). *E. vaginatum* had the highest foliar N concentration of all species (Figure 2.2). LDMC was generally highest at the GPB site, except for *C. calyculata* for which there were no significant differences among sites (Figure 2.2).

All C fractions (soluble C, hemicellulose, cellulose and lignin) differed among species (Figure 2.2; Figure S4a) but did not vary much within species (Figure S4a). *E. vaginatum* had the highest hemicellulose and cellulose contents, and the lowest soluble C and total C contents. That species also showed the highest

water content (EWT) and LMA (Figure 2.3).

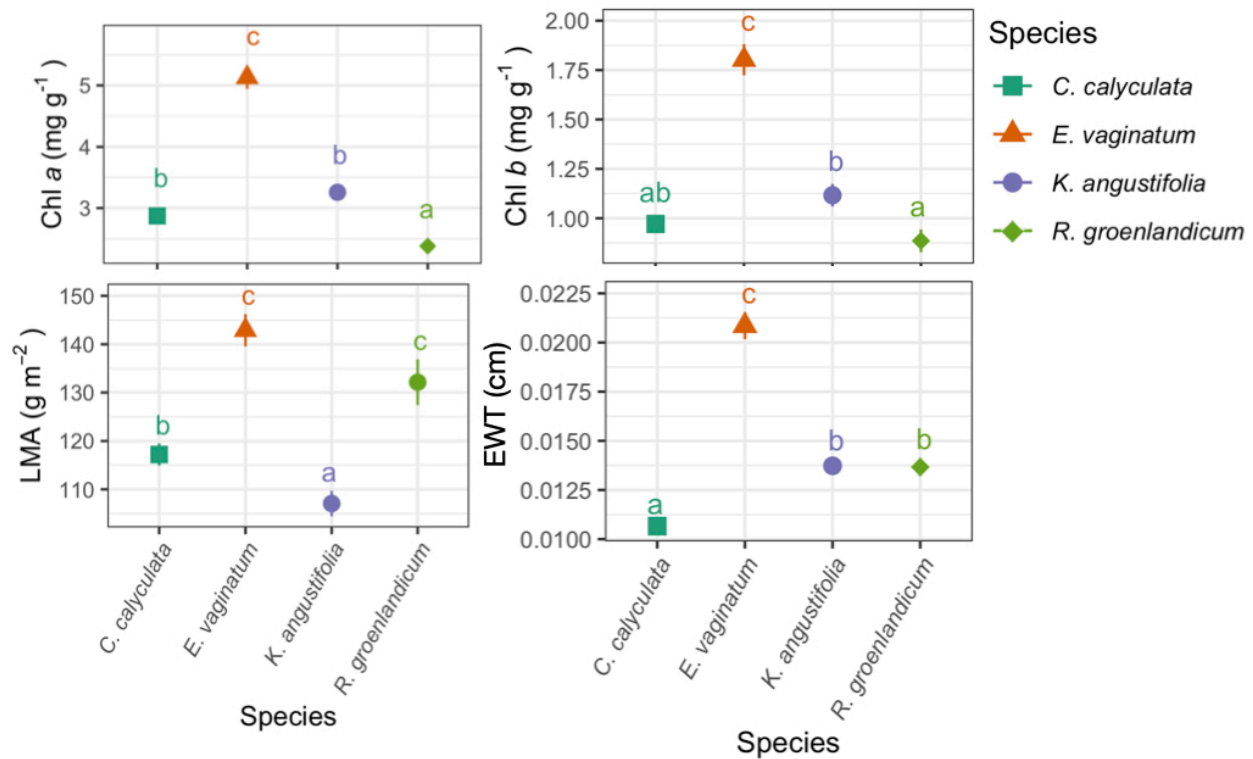


Figure 2.3. Mean (\pm standard error) functional traits per species. LDMC: leaf dry matter content, Chl : chlorophyll, LMA: leaf mass per area, EWT: equivalent water thickness. See Figure 2.1 for description of site acronyms. Letters indicate significant differences among species ($P < 0.05$).

3.2. Variation in foliar spectra

A variance partitioning analysis attributed 84 % of the variation in foliar spectra to species identity. By contrast, among-site variation (all species considered) in spectra was minor (0.5 %), whereas 17.5 % of the variation was unexplained.

The FFS identified the spectral bands that helped to distinguish site-specific populations within individual species, indicating spectral variations due to the environment and N deposition. The most important bands varied among species (Figure 2.4). For *C. calyculata*, seven bands distributed across the entire spectral range resulted in the highest nearest-neighbour (NN) criterion value (0.67). In order of importance, these bands were 1478, 589, 1338, 1984, 1332, 1384 and 977 nm. *E. vaginatum* showed the highest spectral variation across sites (as indicated by the standard-deviation) especially in the near infrared (NIR; 720–1400 nm), short-wave infrared 1 (SWIR1; 1530–1900 nm) and SWIR2 (1900–2400 nm). The four bands contributing most to differentiating *E. vaginatum* among sites were 2212, 1408, 2064 and 1405 nm, (NN criterion = 0.70). Six bands contributed most to differentiating *K. angustifolia* spectra among sites (NN criterion = 0.67); 530, 2335, 2358, 531, 2325 and 2350 nm. Finally, ten bands, predominantly in the visible (VIS; 400–720 nm) part of the spectrum, were optimal for separating *R. groenlandicum* spectra among sites (NN criterion = 0.65); 547, 693, 541, 550, 543, 546, 1433, 544, 545 and 662 nm.

A closer examination of spectra of all species in the visible region (Figure 2.4a-d) revealed covariations with Chl *b* (see Figure 2.3). This was most likely caused by higher Chl *b* concentrations leading to lower reflectance in the VIS (due to pigment absorption; Bubier et al., 2011) and vice-versa.

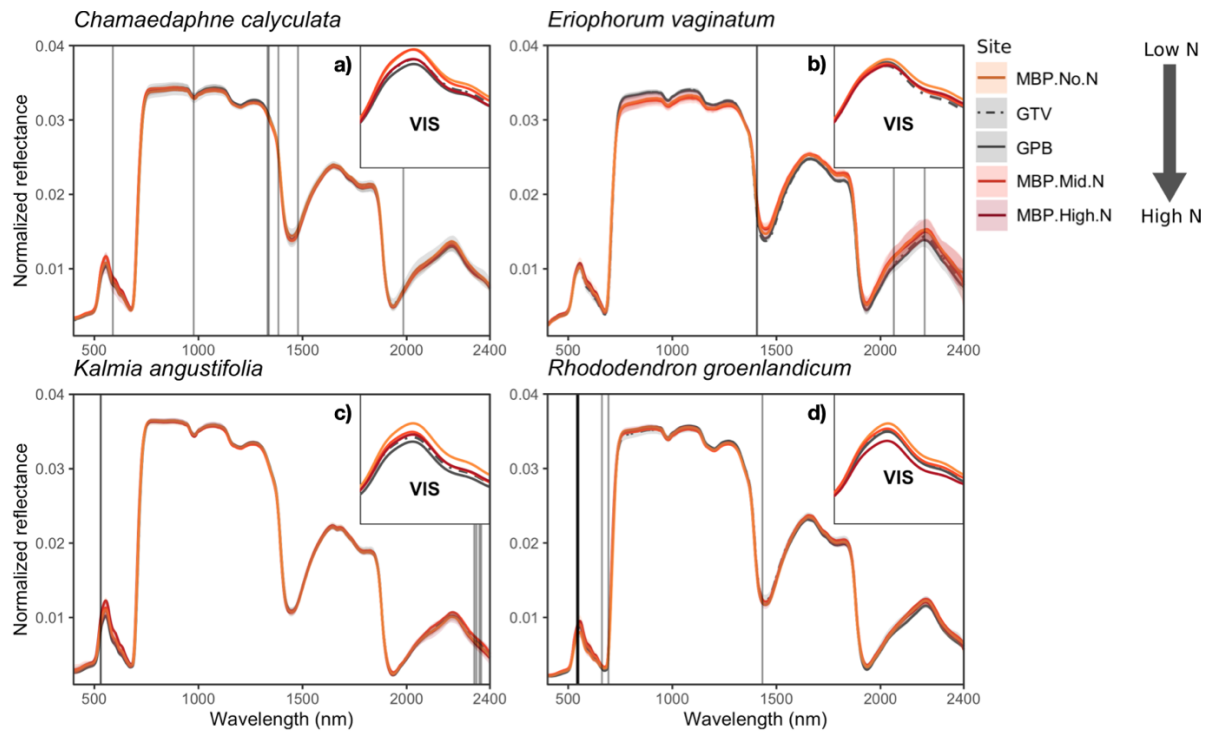


Figure 2.4. Normalized reflectance foliar spectra (mean \pm standard deviation) and visible regions (VIS). Light grey vertical bands indicate the wavelengths contributing most to the separability of populations of species among sites based on the nearest-neighbor criterion in forward feature selection analyses..

3.2.1 Foliar spectra in relation to functional traits

Most foliar functional traits were well predicted by spectra in PLSR models (Table 2.1, Figure 2.5). R^2 validation coefficients of PLSR models ranged between 44 % and 94 % (Table 2.1). The models with highest predictive power were those for C fractions, C:N ratio and foliar N concentration, whereas the worst-predicted trait was total carotenoid concentration (NRMSEP; 31.82 %; Table 2.1). The NRMSEP validation values were under 10 % for LMA, LDMC, LWC, C:N, C and N content and soluble C. The difference in R^2 for calibration and validation models varied between 3 % and 16 %. Generally, trait predictions within species were overestimated for low values and underestimated for high values (as shown by species-specific regression lines; Figure 2.5); as were global model predictions (dashed black lines).

Table 2.1. Statistics for partial least square regression (PLSR) models predicting functional traits from spectra.

Functional trait	Range	Mean (\pm SD)	Wavelength range (nm)	Number of components	R^2		RMSEP		NRMSEP (%)
					cal	val	cal	val	
Total C (%)	46.05-56.95	51.24 (2.52)	1200-2400	5	0.9	0.83	0.8	1.05	2.06
LWC (mg g ⁻¹)	450.84-679.03	579.49 (55.38)	800-2400	5	0.76	0.7	26.69	30.98	5.35
Soluble carbon (%)	34.23-79.24	59.96 (13.48)	1200-2400	11	0.97	0.93	2.22	3.6	6.01
LDMC (mg g ⁻¹)	320.97-549.16	420.51 (55.38)	800-2400	5	0.76	0.7	26.69	30.98	7.37
N (%)	1.1-2.02	1.47 (0.24)	400-2400	8	0.87	0.77	0.08	0.12	7.99
C:N ratio	23.57-46.62	35.85 (6.47)	400-2400	8	0.89	0.8	2.11	2.95	8.23
LMA (g m ⁻²)	73.21-168.53	124.55 (21.13)	800-2400	6	0.62	0.46	12.87	15.99	12.84
Cellulose (%)	6.45-28.41	14.6 (6.83)	1200-2400	7	0.97	0.92	1.25	2.02	13.85
EWT (cm)	0.01-0.03	0.01 (0)	800-2400	6	0.82	0.71	0.0018	0.0025	16.66
Hemicellulose (%)	5.12-33.69	13.19 (10.06)	1200-2400	10	0.97	0.94	1.58	2.55	19.33
Chl a (mg g ⁻¹)	1.63-6.42	3.4 (1.23)	400-760	6	0.76	0.68	0.6	0.72	21.19
Lignin (%)	1.94-23.44	10.72 (5.65)	1200-2400	7	0.88	0.81	1.93	2.52	23.48
Chl a (mg m ⁻²)	166.27-1024.3	429.81 (196.32)	400-760	6	0.8	0.72	87.07	109.55	25.49
Chl b (mg g ⁻¹)	0.24-2.4	1.19 (0.46)	400-760	6	0.63	0.51	0.28	0.33	28.11
Chl b (mg m ⁻²)	26.2-364.86	150.25 (71.47)	400-760	6	0.72	0.61	37.29	46.4	30.88
Carotenoids (mg g ⁻¹)	0.12-2.54	1.03 (0.42)	400-760	6	0.55	0.44	0.28	0.33	31.82

¹ Model NRMSE is calculated from validation model statistics

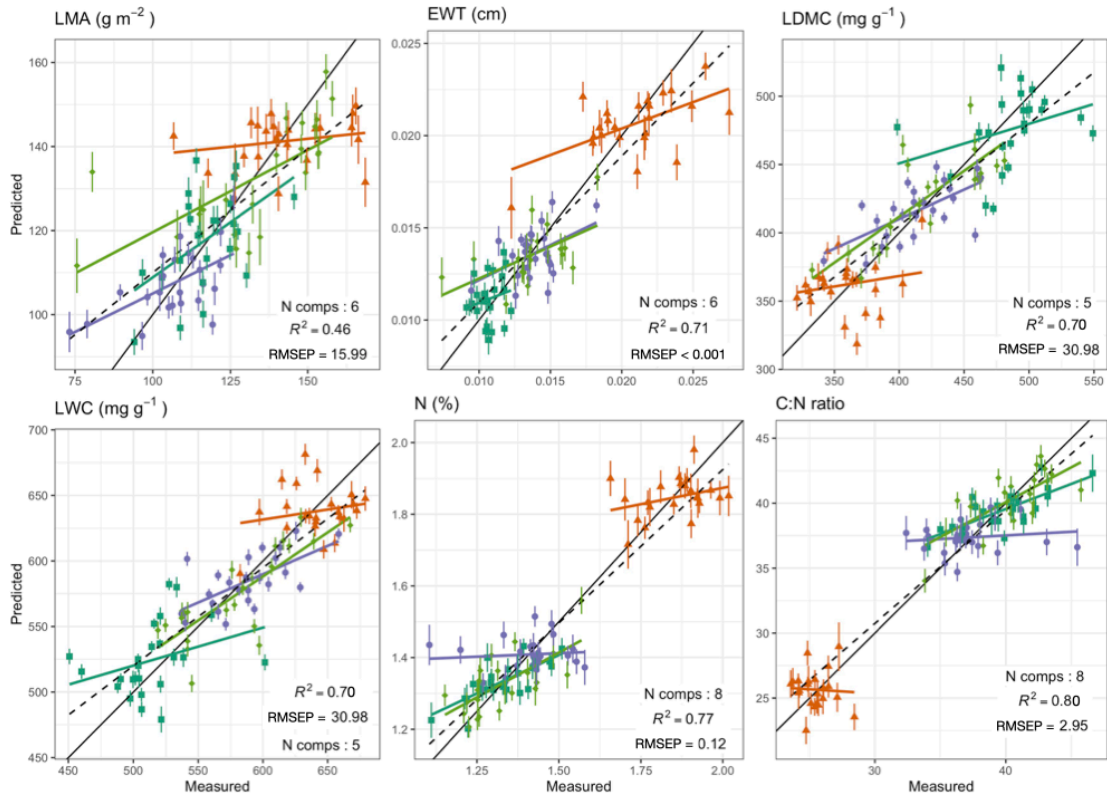


Figure 2.5. Continued.

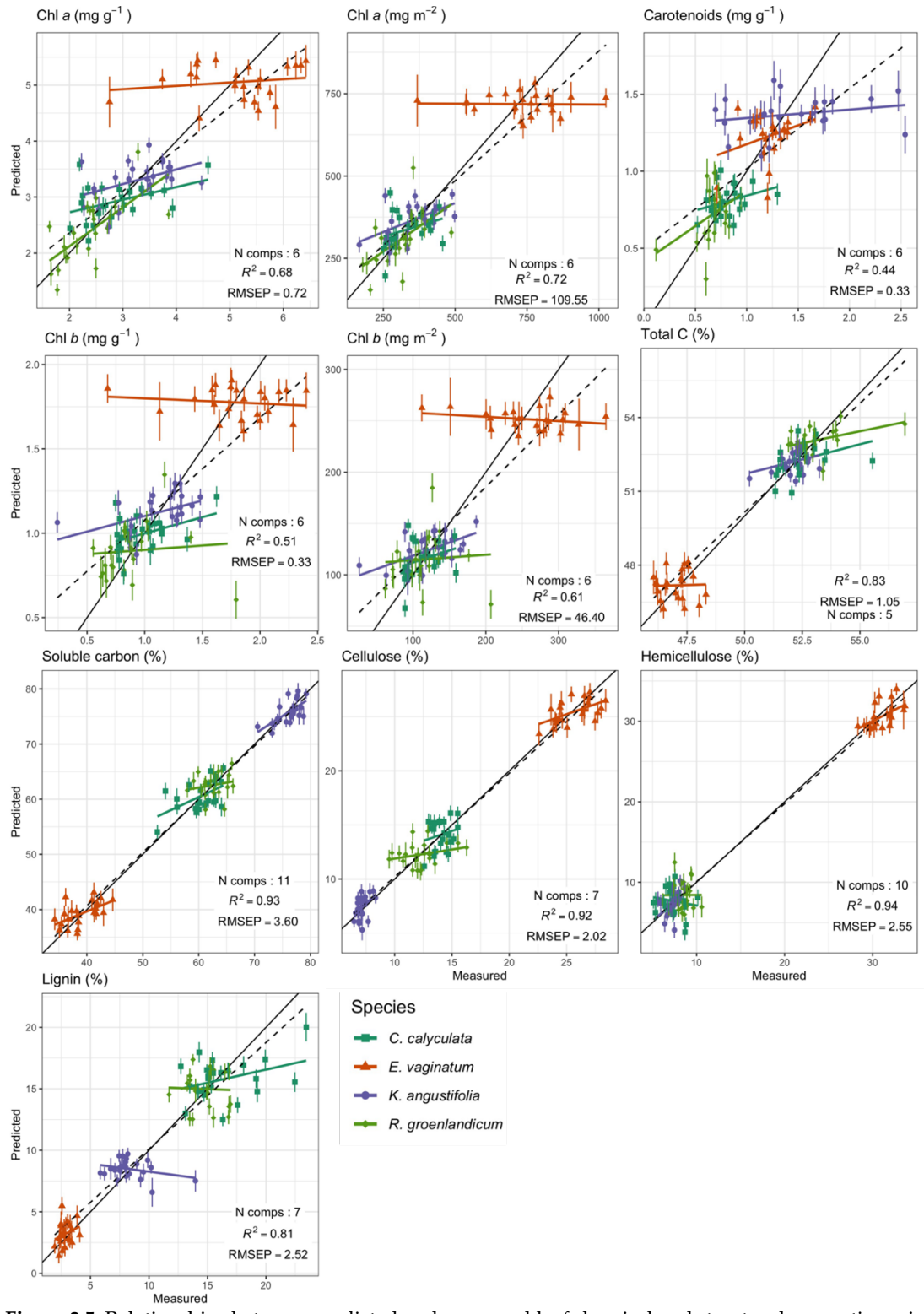


Figure 2.5. Relationships between predicted and measured leaf chemical and structural properties using leaf-level spectral data. Solid line indicates a 1:1 relationship, black dashed lines are the linear relationship between predicted and measured values for all species combined, colored solid lines are the linear relationship between predicted and measured values per species. Error bars indicate the mean SD of PLSR predictions based on 100 iterations. N comps is the number of components per model. RMSEP is the mean root mean square error of prediction in original units.

Bands of particular importance for foliar trait predictions (Figure S5) were consistent with known absorption features for these traits (Table S2; Asner et al., 2011b; Curran, 1989; Garden, 1970; Yang et al., 2016). For instance, LDMC and LWC, as well as EWT were best predicted by water absorption bands (wavelengths around 1470 nm and 1927 nm). By contrast, predictions of total N were based on many peaks across the spectrum.

3.3. Species discrimination using spectra

Foliar spectral signatures of the four species differed across much of the spectral range (Figure 2.6a).

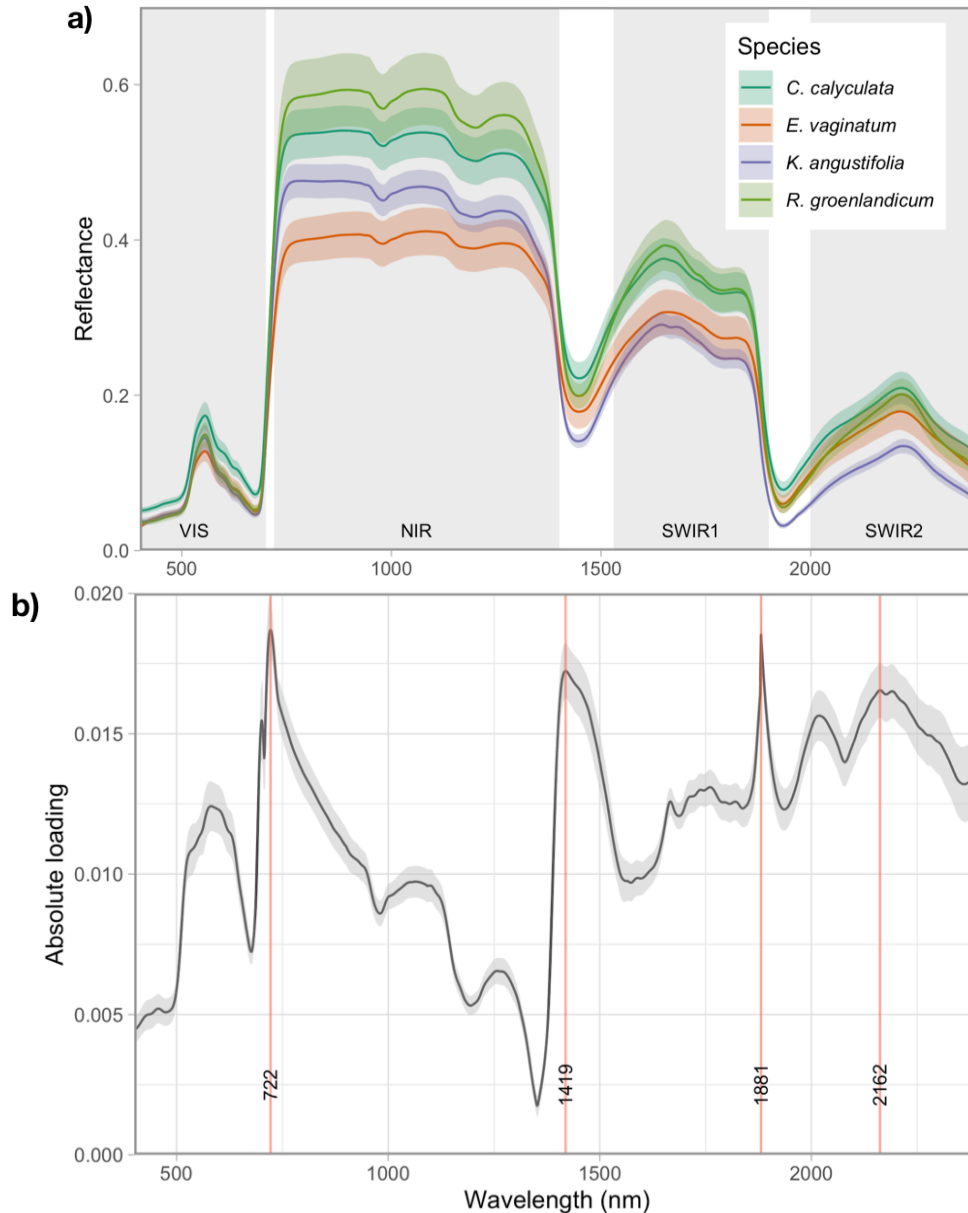


Figure 2.6. a) Mean (\pm standard deviation) of absolute reflectance spectra per species and spectral regions (VIS: visible, NIR: near-infrared, SWIR: short-wave infrared). b) Absolute wavelength loadings revealing their contribution to species discrimination through PLSDA analysis.

Despite the environmentally-driven intraspecific variation in spectra (Figure 2.4), species classification based on normalized foliar spectra was highly accurate (Figure 2.7). Indeed, even when all samples from all species and sites were used together, our PLSDA model resulted in perfect classification accuracy of *R. groenlandicum*, and excellent classification accuracy (>95 % correctly classified) for the other species. *K. angustifolia* and *E. vaginatum* were respectively mistaken as *R. groenlandicum* in 2% and 3.3 % of cases and *C. calyculata* was mistaken as *K. angustifolia* or *R. groenlandicum* in 4.6% of cases. Although all wavelengths contributed to species classification (as shown by the relative loadings of bands in Figure 2.6b), we found peaks of particular importance at the red edge around 722 nm, and around water absorption features at 1419 nm and 1881 nm. In addition, we found that the SWIR2 region (1900–2400 nm) was of particular importance for species classification.

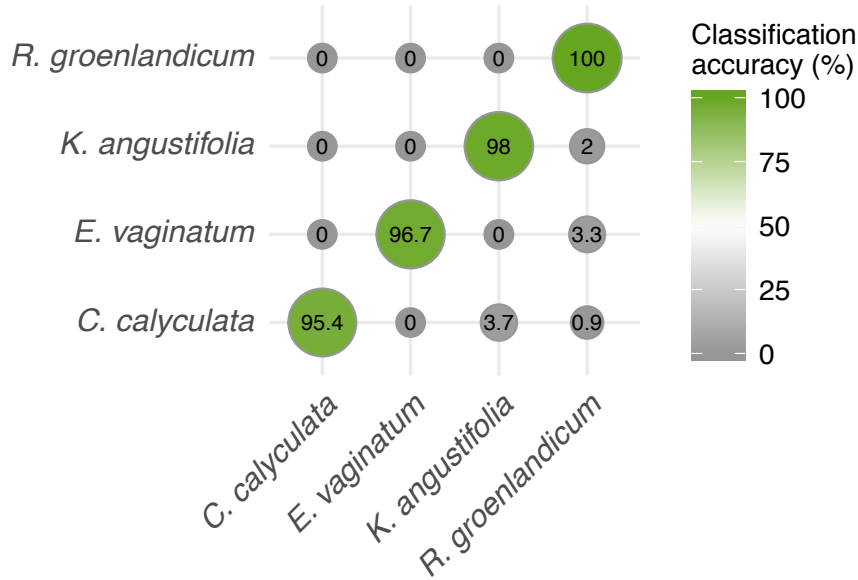


Figure 2.7. Classification accuracy per species using normalized leaf spectra based on 50 iterations, for which 70% of data were randomly selected to train the model and 30% were used to test the model. Number of PLSDA components: 4.

4. Discussion

Our study highlights important differences in foliar traits and spectra among vascular plant species in bogs spanning a wide range of environmental conditions, particularly with regard to soil N availability. Consistent with our first hypothesis, we found that within-species variation in N-related foliar traits, namely N concentration and Chl *b*, tracked differences in N availability across sites. We also found that most foliar traits measured could be accurately predicted from spectra. However, intraspecific trait predictions were far less accurate. Despite the fact that intraspecific variation in some N-related traits was related to N deposition, the largest amount of spectral variation was found among and not within species, and we were able to accurately classify species from spectra despite broad environmental variation among our sampled sites. Our leaf-level results show promise for future applications of imaging spectroscopy to monitor ecosystem changes due to N deposition in bogs, but suggest that spectroscopy in the optical range is better suited to detect changes in vascular plant species composition rather than intraspecific differences in foliar chemistry. They also suggest that remote sensing of vascular plant species and plant biodiversity in bogs using spectroscopy is feasible across variable environments. However, further investigation is needed to accurately scale our results to imaging spectroscopy from low altitude platforms (e.g. unmanned

aerial vehicle, UAV) since additional complications of plant structural, atmospheric and illumination variables impact plant spectra at those scales.

The majority of foliar spectral variation was linked to species identity, despite the fact that we sampled across a wide range of environmental conditions. This finding suggests that environmental variation has a much smaller effect on foliar spectra than does species identity, which is consistent with studies in other ecosystem types that have found large spectral differences among species (Asner & Martin, 2009; Cavender-Bares et al., 2016; Féret & Asner, 2011; Hestir et al., 2008). Different spectral bands in the VIS region of the three ericaceous shrubs allowed to distinguish site-specific populations, corresponding with an increase in pigment (i.e. Chl *b*) across the N deposition gradient. For *E. vaginatum*, we found that its foliar Chl *a* and *b* concentrations was higher than that of the three ericaceous shrubs, and that its Chl *b* concentration varied across the N deposition gradient. However, the VIS region did not allow site differentiation for this species. Féret & Asner (2011) found that spectral variations are not directly proportional to trait variations, since those correlations depend on the relative content of a chemical in the leaf. They suggest that saturation in light absorption can occur if a given constituent of the leaf is in high concentration. Therefore, small changes in a leaf trait related to a constituent in high concentration might not be noticeable in the foliar spectra. By contrast, more variation in spectra can be detected if a given leaf constituent is at lower concentrations. This might explain why no bands in the VIS region contributed to differentiate *E. vaginatum* populations among sites. On the other hand, the increase in foliar N concentration across the gradient might help to differentiate *E. vaginatum* populations growing on sites with varying soil N availability. For instance, the wavelength 2064 nm, which is associated with absorption by foliar proteins (2060 nm; Curran, 1989) was identified by the FFS analysis. Still, further work is needed to better understand the link between trait and spectral variation within species, and to better quantify the extent of environmentally-induced variation.

Remote plant species identification gives the opportunity to create species-level vegetation maps, offering new possibilities for large-scale biodiversity surveys. In our study, we found high accuracy in species classification based on foliar spectra using PLSDA. This was due to the relatively small within-species spectral variation — in response to the environment — as opposed to the large interspecific variation in plant traits. The high classification accuracy we obtained could possibly be due to the fact that our models included a small number of species. However, a lower classification accuracy was found when including fewer species (Cavender-Bares et al., 2016), indicating that low species numbers does not guarantee high classification accuracy. Moreover, Schweiger et al. (2020) found high classification accuracies for a PLSDA model with 14 grassland species. On the other hand, if intraspecific variation is high and interspecific spectral variation is low, misclassification tends to be higher (Féret & Asner, 2011). Here, this was shown by the tendency of our models to classify many unknown spectra as being *R. groenlandicum*, the species showing the highest intraspecific spectral variability (absolute reflectance). Other studies also found promising species classification accuracy using imaging spectroscopy in bogs (Cole et al., 2014; Harris et al., 2015; Schmidtlein et al., 2007) and other ecosystems (Lin et al., 2012; Madritch et al., 2014; Schweiger et al., 2020). Overall, our results show that species identification using spectral information is reliable, even when data are collected under diverse environmental conditions. In particular, the fact that we were able to distinguish three vascular plant species in the same family (Ericaceae) is noteworthy, because foliar spectra have been shown to be phylogenetically structured (Cavender-Bares et al., 2016; McManus et al., 2016; Meireles et al., 2020; Schweiger et al., 2018).

The PLSDA analyses not only classified species accurately, but also indicated the contribution of different spectral bands to the classification. These specific regions of importance in the spectra are linked to traits that differ among the species (Cavender-Bares et al., 2016). In this study, all spectral regions contributed to the classification, as found by Cavender-Bares et al. (Cavender-Bares et al., 2016). However,

some regions were of particular importance; the VIS region was important suggesting that pigment concentration was of high importance for species discrimination (Govender et al., 2009). In addition, the red edge (peak at 722 nm) contributed strongly to species discrimination. Other regions (especially around 1419 and 1881 nm) were also important for the classification of species due to two factors. First, rapid changes in reflectance just before 1500 nm and 2000 nm were likely caused by variation in water content among the species (Curran, 1989). A second factor underlying the importance of these regions could be the existence of significant differences in C fractions in the leaves of the four species. Indeed, Curran (1989) associated absorption peaks of about 1420, 1450 and 1890 nm with lignin, starch, sugar (soluble C) and cellulose. All of these traits (C fractions and water content) have absorption features that broadly overlap with each other around those regions, explaining their importance in species classification models. Finally, the regions around 2130 and 2180 nm are associated with absorption by proteins, which might be explained by the important differences in foliar N concentrations between the Ericaceae and the Cyperaceae. Remote identification of vascular peatland species would help to monitor changes in plant community composition, a frequently reported consequence of the many disturbances that occur in these ecosystems. Here, we show that many spectral features differentiate these four abundant and very common bog species. Furthermore, because ombrotrophic systems show relatively low vascular plant species diversity, but relatively high functional diversity (Kalacska et al., 2015), we are confident that accurate maps of plant community composition are within reach, with sufficiently high spectral and spatial resolution (e.g. UAV imaging spectroscopy; Kalacska et al., 2015).

The links between foliar spectra and environmental variation is not yet fully understood. Here, we show that a gradient in N deposition in bogs, be it experimental or natural, leads to increases in foliar N-related trait values. In particular, an increase in N availability for vascular plants was associated with an increase in Chl *b* concentration, a result consistent with previous studies (e.g. Bubier et al., 2011). It is well known that photosynthetic pigments absorb the main proportion of incoming solar radiation in the VIS (e.g. Curran, 1989). Consistently, a decrease in VIS reflectance (in line with an increase in pigment concentrations) was detectable in our spectral data, for all species. Our future goal being to apply these *in-situ* findings to remotely sensed data, it is interesting to note that the four species in this study reacted similarly in the VIS, as they all showed a diminution in the VIS reflectance along an increasing N deposition gradient. Generally, informative leaf-level water -absorption bands (regions around 1400 and 1900 nm) are being lost when upscaling from leaf-level spectroscopy to remote sensing, since they are masked by atmospheric water absorption (Féret & Asner, 2011; Laliberté et al., 2020). Here, we show that the variations in the VIS are similar among the four species, revealing a potential indicator for detecting temporal or spatial differences in N depositions, with high-resolution remote sensing data such as those captured by UAV's. Imaging spectrometers mounted on UAV's measure spectral reflectance at spatial resolution (pixel size) in the cm range (Arroyo-Mora et al., 2019). However, in bog ecosystems these image pixels would in most cases exceed the size of individual leaves and plants, potentially leading to more than one species influencing the spectral information in each pixel (Kellner et al., 2019). More work is needed to find solutions to spatial scaling problems like this (Wang et al., 2018).

Our results show high accuracy in multi-species trait predictions for several traits, demonstrating the potential of spectroscopy to determine large-scale plant functional variation through non-destructive approaches. For example, C:N ratio, total C and N concentrations, leaf water and dry matter contents and soluble C were predicted with high accuracy (NRMSEP <10 %). In fact, the magnitude of errors was similar to those obtained by traditional sampling techniques (Asner & Martin, 2008). The capacity of multi-species trait prediction is important as scaling up to airborne sensed data means a loss in spatial resolution, meaning that many species might influence the spectral information captured within one pixel (Kalacska et al., 2015; Kellner et al., 2019). In contrast, species-specific PLSR models performed less well, probably due to little intraspecific trait variation and thus small ranges of measured values. The most obvious

examples for this are Chl *a* and *b* predictions; regression lines within a species predicted values were almost flat, meaning that for a range of measured values, the model always predicts approximately the same value. Our multi-species PLSRs were not sufficiently accurate to allow for estimates of traits within a small range of values (e.g. for a species), for which species-specific models trained with more data would be needed (Kalacska et al., 2015).

5. Conclusion

Our study provided new insights about foliar spectral and trait variations in ombrotrophic bogs along a natural and experimental gradient in N deposition. Despite broad environmental variation across the sampled bogs, we found that species identity was the main factor influencing leaf spectral and trait variation. However, intraspecific variation in some traits, notably foliar N concentration and Chl *b*, suggests that spectroscopy shows potential to monitor N deposition across bogs, since these traits could also be accurately predicted from spectra, even in the absence of changes in plant species composition. Further studies on the sources of spectral and trait variation in other important bog species, notably *Sphagnum* mosses, should be carried out in order to get a better representation of bog vegetation. Overall, our study shows a strong potential for spectroscopy for foliar trait prediction and plant species identification in bog ecosystems, which could be used as a tool to monitor environmental changes such as atmospheric N deposition.

Supplementary Material: The following are available online at [...]; **Appendix A** Environmental gradient in atmospheric N deposition.; **Figure A1.** Mean values and standard error of **a**) peat N concentration (%), **b**) pH in the peat water, **c**) Corrected electrical conductivity (EC) in the peat water and **d**) water table depth (cm) for each bog at moment of sampling; **Table S1.** **a**) Nitrogen fertilization rates and background wet nitrogen deposition at the Mer Bleue Peatland experimental site. **b**) Environmental properties measured along the environmental gradient. **Figure S1.** Localization of the three ombrotrophic bogs in southern Québec and Ontario (Canada): La Mer Bleue Peatland, La Grande-Tourbière-de-Villeroy and La Grande-plée-Bleue).; **Figure S2.** Custom sample mount for sampling leaf spectra of small leaves.; **Figure S3.** Parameters (n: filter length; p: filter order) and regions (coloured background) used for the Savitzky-Golay filter on leaf spectra.; **Table S2.** References for determination of wavelength ranges used in PLSR analyses for leaf functional traits.; **Table S3.** Statistical significance of site, species and their interactive (site:species) effect in linear mixed effect models for foliar traits from *E. vaginatum*, *K. angustifolium*, *C. calyculata* and *R. groenlandicum*.; **Figure S4.** Mean (\pm standard error) functional traits in relation to localization and species (**a**) and species (**b**). and **Figure S5.** Variable importance of the predictors (VIP) of wavelengths indicating their contribution to the prediction of foliar traits.

Funding: AG, AKS and MK were supported by the Canadian Airborne Biodiversity Observatory (CABO), a project led by EL that was funded by a Discovery Frontiers grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; grant number 509190-2017). AC was supported by NSERC Discovery grants to EL (RGPIN-2014-06106, RGPIN-2019-04537) and by a PhD scholarship from Fonds de recherche du Québec sur la Nature et technologies (FRQNT).

Author Contributions: EL and AG developed the ideas and designed the methodology. AG collected the data. All authors helped to analyze the data. AG prepared the original draft of the manuscript and all authors contributed to the writing of subsequent versions. All authors gave final approval for publication.

Acknowledgments: We would like to thank Tim Moore for information about the Mer Bleue fertilization experiment, the National Capital Commission (NCC) for access to Mer Bleue and our lab colleagues for their help and for the discussions that fed our thoughts. We would also like to thank the many field and lab assistants and lab technicians for their effort and patience during this research.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

Chapitre 3

L'objectif de CABO est de développer les méthodes pour détecter la végétation par les airs et en mettant particulièrement l'accent sur les principaux vecteurs de changements de la biodiversité végétale ; les changements climatiques, la déposition atmosphérique d'azote, les plantes envahissantes et le changement d'affectation des terres. Bien ancré dans ces objectifs généraux, mon projet était d'étudier un vecteur de changements ; la déposition atmosphérique d'azote, dans un type d'écosystème qui y est particulièrement vulnérable. Dans l'article, nous présentons des résultats prometteurs : identification des espèces, estimations de traits fonctionnels de communauté. À l'issue de mon projet, je remarque qu'au-delà de la problématique de l'azote traitée au chapitre deux, les opportunités de télédétection en tourbière pour la conservation, la surveillance, la cartographie, la sensibilisation et l'éducation ; sont multiples et variés.

Perspectives d'application

L'eau

La microtopographie (l'arrangement spatial de buttes, de dépressions, de platières et de mares) des bogs génère des différences locales de la hauteur de la nappe phréatique. Les buttes et dépressions résultent d'une accumulation différentielle de matière organique, qui elle-même résulte de l'activité des différentes espèces de sphaignes qui s'installent selon leurs préférences le long du gradient hydrique (Malhotra et al., 2016; Payette & Rochefort, 2001; Weltzin et al., 2001). Bref, les tourbières étant des milieux humides, l'eau y joue évidemment un rôle majeur, et fait donc l'objet d'un grand intérêt de recherche (voir Harris et al., 2006). Il est important, par conséquent, de développer des outils de suivi rapide qui non seulement permettent d'étudier les communautés, mais également les processus hydriques qui se produisent en tourbière. Il est déjà démontré que la hauteur de la nappe phréatique peut être prédite par télédétection. D'abord, Harris et al. (2006) ont démontré par télédétection proximale (environ 1 m au-dessus du sol) et aérienne que la hauteur de la nappe phréatique et le contenu volumétrique en eau près de la surface pouvaient être estimés par la détection d'indices de végétation basés sur l'humidité. Kalacska et al.(2018) ont également démontré qu'un indice calculé à partir de bandes spectrales étroites ($NDWI_{1240}$, données mesurées par télédétections) liées à l'absorbance par l'eau permet de prédire la hauteur de la nappe

phréatique en tourbière ombrotrophe. Finalement, Letendre et al. (2008) ont trouvé de bonnes corrélations d'indices spectrales (e.g. NDVI) aux mesures de teneur en eau de la sphaigne.

Les variations de la hauteur de la nappe phréatique, saisonnières ou attribuées aux changements climatiques (Wu & Roulet, 2014), influencent le taux de décomposition de la matière organique (Schaepman-Strub et al., 2009) et l'activité photosynthétique des sphaignes (Harris et al., 2006). Qui plus est, l'arrangement spatial des espèces est sujet à des successions temporelles (Payette & Rochefort, 2001). Ainsi, la télédétection de la hauteur de la nappe phréatique pourrait servir dans plusieurs contextes d'études en tourbières.

Les perturbations



Figure 3.1. *C. calyculata* en fleurs et son port de feuille (Lee, n.d.).

Les phénomènes de boisement des tourbières et d'homogénéisation biotique sont bien documentés (p. ex. Favreau et al., 2019) et pourraient être liés à de multiples perturbations : drainage, azote, fragmentation, exploitation, perturbations climatiques (Favreau, 2018). Or, ce sont des symptômes communs : des changements dans la communauté végétale. Puisque la composition de la communauté végétale en tourbière est un indicateur général de perturbation, l'identification des espèces et l'estimation de leur abondance permettront de cibler rapidement les zones à risques ou perturbées. Il sera donc intéressant de poursuivre les recherches sur la mise en application et le perfectionnement des relevés

aériens des espèces de tourbières. Par exemple, la télédétection pourrait servir à mesurer la diversité des tourbières, non pas spécifique, mais spectrale (Laliberté et al., 2019). Cela réduirait assurément le temps de collecte des données et pourrait servir à la détection de symptômes de la perturbation, tel que l'homogénéisation biotique.

Aussi, il est plausible que des données indiquant le succès de restauration d'une tourbière puissent être récoltées grâce à la télédétection. D'astous et al.(2013) proposent l'utilisation d'indices de biodiversité basés sur des traits de vie (habitat, types de graines et mode de reproduction, etc.) pour évaluer le succès de

la restauration des tourbières lorsqu'elles sont comparées à des écosystèmes de référence. On comprend à la lecture que la détection des espèces dominantes (desquelles nous connaissons les traits de vie) pourrait aider à suivre le succès de la restauration. Comme discuté, en augmentant l'échelle spatiale, la résolution spatiale et parfois la résolution spectrale sont contraintes de diminuer. Je propose que, bien que certaines espèces-clés ne puissent alors être distinguées et identifiées (par exemple les plantes carnivores, trop cachées), la réflectance comporte assez d'informations pour déterminer si l'écosystème perturbé se rapproche successivement de l'écosystème de référence et attester du succès d'une restauration. En effet, les informations, moins précises, sont tout de même précieuses et représentatives spectralement de patrons plus globaux (Jones & Vaughan, 2010). Ainsi, il serait assez simple de comparer la succession temporelle du patron général de réflectance d'une tourbière en restauration avec les patrons de réflectance des tourbières de référence. À cela, rien n'empêche d'ajouter des données environnementales telles que les mesures de nutriments et de pH du sol pour vérifier si les conditions environnementales sont propices. Ainsi, on pourrait chercher à détecter non pas une perturbation, mais ses symptômes.

Les services

Les concepts de service et de fonction écosystémiques² ont été élaborés initialement, précisément, pour mettre en relation « nature et société » (SERENA, 2014) et pour encourager encore davantage l'adoption de mesures de conservation et de restauration. Dans cette optique, il serait très intéressant d'explorer comment la spectranomique pourrait servir l'estimation de ces services et fonctions des tourbières, qui pourraient servir à faire de la sensibilisation auprès des citoyennes et citoyens vivant à proximité. La littérature permet de supposer qu'il y a en effet des pistes d'exploration ; les émissions de méthane et de dioxyde de carbone par les tourbières sont médiées par la hauteur de la nappe phréatique et varient selon la composition en espèces bryophytes et vasculaires (Bubier, 1995; Dias et al., 2010; Goud et al., 2017), des propriétés télédéetectables (voir Harris et al., 2006; Kalacska et al., 2018). Il serait également intéressant d'utiliser la spectranomique pour estimer les services ou les fonctions de régulation des crues et du climat,

² Un *service écosystémique* est « rendu » à l'humain. Par opposition, on nomme *processus* (ou *fonction écosystémique*), les phénomènes qui se produisent dans l'écosystème, sans considération pour l'humain (SERENA, 2014).

de support pour la biodiversité et de recyclage des nutriments rendus par les tourbières (Kimmel & Mander, 2010).

Que de spéculations inspirantes ! Mais, pour le moment, plusieurs contraintes circonscrivent les recherches en spectranomique. Sans trop m'avancer, je ferai état de deux limitations, l'une que j'ai rencontrée durant mes travaux, l'autre que l'on risque de rencontrer dans l'application, le cas échéant, de mes résultats pour la télédétection en tourbières.

Limitations

Bien que la période d'échantillonnage ait été réduite au maximum, elle s'est étalée sur un mois, en juillet 2018. Pour réduire les différences phénologiques entre les plantes mesurées durant cette période, nous avons choisi de suivre le gradient latitudinal ; de la Mer Bleue, plus au sud, à la Grande plée Bleue, plus au nord. En effet, le nombre de degrés-jour accumulé en juillet (probabilité de 5 années sur 10, calculée selon les données de 1979 à 2008) augmente entre la région d'Ottawa-Gatineau, celle de Villeroy et celle de Lévis (Atlas agroclimatique du Québec, 2012). Il s'est révélé que malgré cette précaution, la saisonnalité a influencé les mesures, ce qu'on peut voir en examinant les données en tourbières naturelles. Certains traits de structure montrent une tendance qu'on pourrait croire associée à la croissance des feuilles. Par exemple : le SLA, ou aire de la feuille pour une unité de masse, décroît au fil de l'échantillonnage et en montant vers le nord (Figure S4a). À l'opposé, le LMA ou masse de la feuille par unité de surface, augmente (voir figure 2.2b). L'expérience de fertilisation ne montrant pas une telle tendance (les mesures dans l'expérience ont été réalisées en une semaine), on peut exclure la contribution de l'azote et attribuer un tel résultat à la croissance des feuilles. En effet, peut-être les feuilles épaississent-elles au cours de la saison de croissance et peut-être la quantité de matière sèche augmente-t-elle aussi selon ce patron (voir figure 2.2a) ? Bien que cela aurait été intéressant, il n'a pas été possible de tester l'effet temporel à partir des données disponibles.

Je discute particulièrement de cette deuxième limite puisqu'elle illustre bien, je crois, les prochaines étapes que l'on devra franchir pour pouvoir appliquer la télédétection en tourbières. Je préciserais donc l'exemple de la télédétection de *Chamaedaphne calyculata*. Ses (petites) feuilles sont majoritairement orientées dans l'axe des branches, et non complètement déployées vers le soleil. En fait, cette plante, vue de côté, montre souvent la face abaxiale (dessous) de ses feuilles, plutôt orangée (Figure 3.1), et ses branches sont également bien visibles. Ainsi, bien que j'aie mesuré, par convention, la réflectance adaxiale (dessus), il se pourrait

que le spectre télédéecté de cette espèce soit différent, particulièrement dans la région du visible. Le port des feuilles est donc à considérer pour la prise de mesures, tout comme d'ailleurs, les fleurs. Pour remédier à ce problème, des études phénologiques et proximales (par opposition à la réflectance foliaire, c'est-à-dire à environ un mètre au-dessus d'une parcelle) pourraient suffire.

Conclusion

Mon projet est le premier d'une longue série d'études portant sur les variations foliaires et leurs liens avec les signatures foliaires dans différents environnements. Au commencement de CABO, nous avons expérimenté les méthodes standardisées de collecte des données spectrales comme fonctionnelles. J'ai travaillé sur le dispositif pour les mesures spectrales sur les petites feuilles et les protocoles de détermination des pigments et des phénols et tannins. Nous avons également, au cours de mon projet, expérimenté les méthodes de prétraitement des données spectrales et les méthodes d'analyse de ces données. Ces contributions suivront CABO et j'en suis très fière. Mes découvertes, particulièrement le fait que les espèces de tourbières ciblées puissent être différenciées à distance de façon très satisfaisante, ont des implications importantes pour la suite et, je le souhaite, pour aider à la conservation et le suivi des tourbières.

Pour la suite, il serait nécessaire de conduire une étude dédiée aux plantes-clés des tourbières que sont les mousses et particulièrement le genre *Sphagnum*. Dominantes en vue aérienne et informatives sur tant de points de vue, elles manquaient à mon étude. Elles méritent une attention focalisée et une méthodologie adaptée, ce que je ne pouvais leur offrir (non sans avoir essayé !). Bien que quelques travaux sur la réflectance des mousses aient été déjà conduits (p. ex. Bubier et al., 1997; Schaepman-Strub et al., 2009), de nombreuses questions demeurent. On devra demander : est-il possible, elles, de les distinguer à l'espèce par leur spectre « foliaire » ? Sur ce point, Harris et al.(2006) mentionnent des résultats prometteurs. Quelles variations spectrales les sphaignes présentent-elles dans les différents microtopes ou entre les microtopes des tourbières ? Comment varient-elles spectralement selon la hauteur de la nappe phréatique ; en différentes conditions de dépositions azotées (voir Kalacska et al., 2018; Kalacska et al., 2015) ? Ces informations permettront d'interpréter des données aériennes comme celles récoltées par les satellites dotés de détecteurs hyperspectraux, ou tout simplement d'identifier les tourbières à des fins de cartographie.

Conclusion marginale

J'écris ce mémoire et je suis réellement emballée par les opportunités d'application de la spectranomique ; et je suis emballée d'être *une scientifique* et *une biologiste*. Je me dis que je travaillerai toujours pour protéger cette belle nature... mais les bouleversements climatiques se produisent partout et la perte massive de biodiversité est alarmante et ça ne fera qu'empirer. La science le dit depuis longtemps. On se rend compte aujourd'hui que ce ne sont pas les connaissances scientifiques qui vont nous aider à contrer ces crises, mais plutôt la lutte à l'individualisme et à tous les facteurs psychologiques qui ralentissent le changement. La science ne peut pas accomplir cette tâche. Nous avons besoin de militantisme citoyen et scientifique. Tout compte fait, nous avons besoin de décideuses et de décideurs qui feront pour nous ce qui est nécessaire. Au Québec comme au Canada, les gouvernements ont été récemment élus bien qu'ils aient démontré clairement n'avoir pas de plan conséquent pour lutter contre les problématiques environnementales (l'écoblanchiment³, ça ne compte pas!). Puisse-on élire les prochains gouvernements avec plus de discernement.

³ L'écoblanchiment est la traduction de *greenwashing* ; technique de marketing qui vise à se donner faussement une image de responsabilité environnementale.

Bibliographie

- Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., & Malingreau, J.-P. (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583), 999-1002.
- Aerts, R. (1990). Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84(3), 391-397.
- Aerts, R., & Berendse, F. (1988). The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio*, 76(1-2), 63-69.
- Aerts, R., Wallen, B., & Malmer, N. (1992). Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of ecology*, 131-140.
- Andersen, R., Rochefort, L., & Landry, J. (2011). La chimie des tourbières du Québec: une synthèse de 30 années de données. *Le naturaliste canadien*, 135(1), 5-14.
- Arroyo-Mora, J., Kalacska, M., Soffer, R., Ifimov, G., Leblanc, G., Schaaf, E., & Lucanus, O. (2018). Evaluation of phenospectral dynamics with Sentinel-2A using a bottom-up approach in a northern ombrotrophic peatland. *Remote Sensing of Environment*, 216, 544-560.
- Arroyo-Mora, J. P., Kalacska, M., Inamdar, D., Soffer, R., Lucanus, O., Gorman, J., . . . Elmer, K. (2019). Implementation of a UAV-hyperspectral pushbroom imager for ecological monitoring. *Drones*, 3(1), 12.
- Asner, Martin, R. E., Tupayachi, R., Emerson, R., Martinez, P., Sinca, F., . . . Lugo, A. E. (2011a). Taxonomy and remote sensing of leaf mass per area (LMA) in humid tropical forests. *Ecological Applications*, 21(1), 85-98.
- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2008). Spectral and chemical analysis of tropical forests: Scaling from leaf to canopy levels. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3958-3970.
- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2009). Airborne spectranomics: mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(5), 269-276.
- Asner, G. P., Martin, R. E., Carranza-Jiménez, L., Sinca, F., Tupayachi, R., Anderson, C. B., & Martinez, P. (2014). Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist*, 204(1), 127-139.
- Asner, G. P., Martin, R. E., Knapp, D. E., Tupayachi, R., Anderson, C. B., Sinca, F., . . . Llacayo, W. (2017). Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355(6323), 385-389.
- Asner, G. P., Martin, R. E., Tupayachi, R., Emerson, R., Martinez, P., Sinca, F., . . . Lugo, A. E. (2011b). Taxonomy and remote sensing of leaf mass per area (LMA) in humid tropical forests. *Ecological Applications*, 21(1), 85-98.

- Averill, C., Dietze, M. C., & Bhatnagar, J. M. (2018). Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks. *Global Change Biology*.
- Bartsch, I. (1994). Effects of fertilization on growth and nutrient use by *Chamaedaphne calyculata* in a raised bog. *Canadian Journal of Botany*, 72(3), 323-329.
- Bragazza, L., Freeman, C., Jones, T., Rydin, H., Limpens, J., Fenner, N., . . . Hájek, T. (2006). Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(51), 19386-19389.
- Bubier, J. L. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *Journal of ecology*, 403-420.
- Bubier, J. L., Moore, T. R., & Bledzki, L. A. (2007). Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, 13(6), 1168-1186.
- Bubier, J. L., Moore, T. R., & Crosby, G. (2006). Fine-scale vegetation distribution in a cool temperate peatland. *Botany*, 84(6), 910-923.
- Bubier, J. L., Rock, B. N., & Crill, P. M. (1997). Spectral reflectance measurements of boreal wetland and forest mosses. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102(D24), 29483-29494.
- Bubier, J. L., Smith, R., Juutinen, S., Moore, T. R., Minocha, R., Long, S., & Minocha, S. (2011). Effects of nutrient addition on leaf chemistry, morphology, and photosynthetic capacity of three bog shrubs. *Oecologia*, 167(2), 355-368.
- Canada, E. (2011). *Canadian Climate Normals 1981-2010*. Retrieved from http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html
- Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G., & Caelli, T. (2004). Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*, 90(3), 353-372.
- Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G. A., Rivard, B., Wright, S. J., & Quesada, M. (2006). Variability in leaf optical properties of Mesoamerican trees and the potential for species classification. *American Journal of Botany*, 93(4), 517-530.
- Cavender-Bares, J., Gamon, J. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Meireles, J. E., Schweiger, A. K., & Townsend, P. A. (2017). Harnessing plant spectra to integrate the biodiversity sciences across biological and spatial scales. *American Journal of Botany*, 104(7), 966-969.
- Cavender-Bares, J., Meireles, J. E., Couture, J. J., Kaproth, M. A., Kingdon, C. C., Singh, A., . . . Pilz, G. (2016). Associations of leaf spectra with genetic and phylogenetic variation in oaks: Prospects for remote detection of biodiversity. *Remote Sensing*, 8(3), 221.
- Ceccato, P., Flasse, S., Tarantola, S., Jacquemoud, S., & Grégoire, J.-M. (2001). Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. *Remote Sensing of Environment*, 77(1), 22-33.

- Cholewa, E., & Griffith, M. (2004). The unusual vascular structure of the corm of *Eriophorum vaginatum*: implications for efficient retranslocation of nutrients. *Journal of experimental botany*, 55(397), 731-741.
- Cole, B., McMorrow, J., & Evans, M. (2014). Empirical modelling of vegetation abundance from airborne hyperspectral data for upland peatland restoration monitoring. *Remote Sensing*, 6(1), 716-739.
- Crutzen, P. J. (2006). The “anthropocene”. In *Earth system science in the anthropocene* (pp. 13-18): Springer.
- Curran, P. J. (1989). Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment*, 30(3), 271-278.
- Developers, S. (2013). Signal: signal processing. URL <http://r-forge.r-project.org/projects/signal>.
- Dias, A. T., Hoorens, B., Van Logtestijn, R. S., Vermaat, J. E., & Aerts, R. (2010). Plant species composition can be used as a proxy to predict methane emissions in peatland ecosystems after land-use changes. *Ecosystems*, 13(4), 526-538.
- Ehlers, E., & Krafft, T. (2006). *Earth system science in the anthropocene*: Springer.
- Emerson, F. W. (1921). Subterranean organs of bog plants. *Botanical Gazette*, 72(6), 359-374.
- Evans, J. R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C 3 plants. *Oecologia*, 78(1), 9-19.
- Favreau, M. (2018). *Impact du boisement des tourbières ombrotrophes sur leur diversité floristique, Mémoire*. (M. Sc.). Université de Montréal,
- Favreau, M., Pellerin, S., & Poulin, M. (2019). Tree Encroachment Induces Biotic Differentiation in Sphagnum-Dominated Bogs. *Wetlands*, 1-12.
- Feilhauer, H., Asner, G. P., Martin, R. E., & Schmidtlein, S. (2010). Brightness-normalized partial least squares regression for hyperspectral data. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 111(12-13), 1947-1957.
- Féret, J.-B., & Asner, G. P. (2011). Spectroscopic classification of tropical forest species using radiative transfer modeling. *Remote Sensing of Environment*, 115(9), 2415-2422.
- Foley, S., Rivard, B., Sanchez-Azofeifa, G. A., & Calvo, J. (2006). Foliar spectral properties following leaf clipping and implications for handling techniques. *Remote Sensing of Environment*, 103(3), 265-275.
- Foy, C. D. (1988). Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19(7-12), 959-987.
- Frolking, S., & Roulet, N. T. (2007). Holocene radiative forcing impact of northern peatland carbon accumulation and methane emissions. *Global Change Biology*, 13(5), 1079-1088.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., . . . Holland, E. A. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153-226.

- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erismann, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., . . . Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320(5878), 889-892.
- Garden, D. M. G. M. B. (1970). Physical and physiological properties of plants. *Remote Sensing with Special Reference to Agriculture and Forestry: With Special Reference to Agriculture and Forestry*, 224.
- Gates, D. M., Keegan, H. J., Schleter, J. C., & Weidner, V. R. (1965). Spectral properties of plants. *Applied optics*, 4(1), 11-20.
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1(2), 182-195.
- Goud, E. M., Moore, T. R., & Roulet, N. T. (2017). Predicting peatland carbon fluxes from non-destructive plant traits. *Functional ecology*.
- Gould, W. (2000). Remote sensing of vegetation, plant species richness, and regional biodiversity hotspots. *Ecological Applications*, 10(6), 1861-1870.
- Govender, M., Govender, P., Weiersbye, I., Witkowski, E., & Ahmed, F. (2009). Review of commonly used remote sensing and ground-based technologies to measure plant water stress. *Water Sa*, 35(5).
- Harris, A., Bryant, R., & Baird, A. (2006). Mapping the effects of water stress on Sphagnum: Preliminary observations using airborne remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 100, 363-378.
- Harris, A., Charnock, R., & Lucas, R. M. (2015). Hyperspectral remote sensing of peatland floristic gradients. *Remote Sensing of Environment*, 162, 99-111. Retrieved from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S003442571500053X>
- Hestir, E. L., Khanna, S., Andrew, M. E., Santos, M. J., Viers, J. H., Greenberg, J. A., . . . Ustin, S. L. (2008). Identification of invasive vegetation using hyperspectral remote sensing in the California Delta ecosystem. *Remote Sensing of Environment*, 112(11), 4034-4047.
- Jacquemoud, S., & Baret, F. (1990). PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34(2), 75-91.
- Jocelyne Ayotte, E. L. (2019a). Measuring leaf carbon fractions with the ANKOM2000 Fiber Analyzer. doi:dx.doi.org/10.17504/protocols.io.yinfude
- Jocelyne Ayotte, X. G.-M., Etienne Laliberté. (2019b). Measuring CN content in leaf samples using Elementar Vario MICRO Cube. doi:dx.doi.org/10.17504/protocols.io.udces2w
- Jones, H. G., & Vaughan, R. A. (2010). *Remote sensing of vegetation: principles, techniques, and applications*: Oxford university press.
- Kalacska, M., Arroyo-Mora, J., Soffer, R., Roulet, N., Moore, T., Humphreys, E., . . . Inamdar, D. (2018). Estimating peatland water table depth and net ecosystem exchange: A comparison between satellite and airborne imagery. *Remote Sensing*, 10(5), 687.

- Kalacska, M., Lalonde, M., & Moore, T. R. (2015). Estimation of foliar chlorophyll and nitrogen content in an ombrotrophic bog from hyperspectral data: Scaling from leaf to image. *Remote Sensing of Environment*, 169, 270-279.
- Kellner, J. R., Albert, L. P., Burley, J. T., & Cushman, K. C. (2019). The case for remote sensing of individual plants. *American Journal of Botany*.
- Kimmel, K., & Mander, Ü. (2010). Ecosystem services of peatlands: Implications for restoration. *Progress in Physical Geography*, 34(4), 491-514.
- Kokaly, R. F. (2001). Investigating a physical basis for spectroscopic estimates of leaf nitrogen concentration. *Remote Sensing of Environment*, 75(2), 153-161.
- Laliberté, E. (2018). Measuring specific leaf area and water content V.1. Retrieved from <https://www.protocols.io/view/measuring-specific-leaf-area-and-water-content-p3tdqnn>
- Laliberté, E., Schweiger, A. K., & Legendre, P. (2019). Partitioning plant spectral diversity into alpha and beta components. *BioRxiv*, 742080.
- Laliberté, E., Schweiger, A. K., & Legendre, P. (2020). Partitioning plant spectral diversity into alpha and beta components. *Ecology letters*, 23(2), 370-380.
- Laliberté, E., & Soffer, R. (2018). Measuring spectral reflectance and transmittance (350-2500 nm) of small and/or narrow leaves using the Spectra Vista Corporation (SVC) DC-R/T Integrating Sphere V.3 Retrieved from <https://www.protocols.io/view/measuring-spectral-reflectance-and-transmittance-3-q56dy9e>
- Lamers, L. P. M., Bobbink, R., & Roelofs, J. G. M. (2000). Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. *Global Change Biology*, 6(5), 583-586.
- Landry, J., & Rochefort, L. (2011). Le drainage des tourbières : impacts et techniques de remouillage. Présenté au Ministère du Développement durable. In.
- Larmola, T., Bubier, J. L., Kobyljanec, C., Basiliko, N., Juutinen, S., Humphreys, E., . . . Moore, T. R. (2013). Vegetation feedbacks of nutrient addition lead to a weaker carbon sink in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, 19(12), 3729-3739.
- Larocque, M., Colpron-Tremblay, J., Lavoie, M., & Tremblay, L. (2013). Écohydrologie de la grande tourbière de Villeroy.
- Lavoie, M., Colpron-Tremblay, J., & Robert, É. C. (2012). Développement d'une vaste tourbière ombrotrophe non perturbée en contexte périurbain au Québec méridional. *Écoscience*, 19(3), 285-297.
- Lee, G. Saskatchewan wildflowers, *Chamaedaphne calyculata* (Leatherleaf)-photos and description.
- Lenth, R. (2019). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.4. . Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

- Letendre, J., Poulin, M., & Rochefort, L. (2008). Sensitivity of spectral indices to CO₂ fluxes for several plant communities in a Sphagnum-dominated peatland. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 34(sup2), S414-S425.
- Li, Y., & Vitt, D. H. (1997). Patterns of retention and utilization of aerially deposited nitrogen in boreal peatlands. *Ecoscience*, 4(1), 106-116.
- Limpens, J., Berendse, F., & Klees, H. (2003). N deposition affects N availability in interstitial water, growth of Sphagnum and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist*, 157(2), 339-347.
- Limpens, J., Granath, G., Gunnarsson, U., Aerts, R., Bayley, S., Bragazza, L., . . . Francez, A. J. (2011). Climatic modifiers of the response to nitrogen deposition in peat-forming Sphagnum mosses: a meta-analysis. *New Phytologist*, 191(2), 496-507. Retrieved from https://www.ebc.uu.se/digitalAssets/52/a_52504-f_limpens_et_al_2011.pdf
- Lin, W.-S., Yang, C.-M., & Kuo, B.-J. (2012). Classifying cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) based on corrected canopy reflectance spectra data using the orthogonal projections to latent structures (O-PLS) method. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 115, 25-36.
- Madritch, M. D., Kingdon, C. C., Singh, A., Mock, K. E., Lindroth, R. L., & Townsend, P. A. (2014). Imaging spectroscopy links aspen genotype with below-ground processes at landscape scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1643), 20130194.
- Malhotra, A., Roulet, N. T., Wilson, P., Giroux-Bougard, X., & Harris, L. I. (2016). Ecohydrological feedbacks in peatlands: an empirical test of the relationship among vegetation, microtopography and water table. *Ecohydrology*, 9(7), 1346-1357.
- Malmer, N., & Wallén, B. (1999). The dynamics of peat accumulation on bogs: mass balance of hummocks and hollows and its variation throughout a millennium. *Ecography*, 22(6), 736-750.
- Malmer, N., & Wallén, B. (2005). Nitrogen and phosphorus in mire plants: variation during 50 years in relation to supply rate and vegetation type. *Oikos*, 109(3), 539-554.
- Martin, R. E., & Asner, G. P. (2009). Leaf chemical and optical properties of *Metrosideros polymorpha* across environmental gradients in Hawaii. *Biotropica*, 41(3), 292-301.
- McManus, K. M., Asner, G. P., Martin, R. E., Dexter, K. G., Kress, W. J., & Field, C. B. (2016). Phylogenetic structure of foliar spectral traits in tropical forest canopies. *Remote Sensing*, 8(3), 196.
- Meireles, J. E., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Ustin, S. L., Gamon, J. A., Schweiger, A. K., . . . O'Meara, B. C. (2020). Leaf reflectance spectra capture the evolutionary history of seed plants. *New Phytologist* (accepted).
- Meireles, J. E., Schweiger, A. K., & Cavender-Bares, J. (2018). spectrolab: Class and Methods for Hyperspectral Data. R package version 0.0.8. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=spectrolab>

- Middleton, M., Närhi, P., Arkimaa, H., Hyvönen, E., Kuosmanen, V., Treitz, P., & Sutinen, R. (2012). Ordination and hyperspectral remote sensing approach to classify peatland biotopes along soil moisture and fertility gradients. *Remote Sensing of Environment*, 124, 596-609.
- Moore, T. R., Knorr, K.-H., Thompson, L., Roy, C., & Bubier, J. L. (2019). The effect of long-term fertilization on peat in an ombrotrophic bog. *Geoderma*, 343, 176-186.
- Nelson, G. C. (2005). Drivers of ecosystem change: summary chapter. *Ecosystems*.
- Ngene, S. M., Skidmore, A. K., Van Gils, H., Douglas-Hamilton, I., & Omondi, P. (2009). Elephant distribution around a volcanic shield dominated by a mosaic of forest and savanna (Marsabit, Kenya). *African Journal of Ecology*, 47(2), 234-245.
- Noda, H. M., Motohka, T., Murakami, K., Muraoka, H., & Nasahara, K. N. (2013). Accurate measurement of optical properties of narrow leaves and conifer needles with a typical integrating sphere and spectroradiometer. *Plant, cell & environment*, 36(10), 1903-1909.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631-637.
- Ollinger, S. V. (2011). Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189(2), 375-394.
- ONU. (2019). Les changements climatiques. Retrieved from <https://www.un.org/en/sections/issues-depth/climate-change/>
- Ouimet, R. (2018). [Programme de surveillance de la qualité des précipitation du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec].
- Payette, S., & Rochefort, L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*: Presses Université Laval.
- Pellerin, S. (2003). *La dynamique récente des tourbières du Bas-Saint-Laurent: une analyse historique et paléoécologique*: Université Laval Québec, Québec.
- Pellerin, S., & Lavoie, C. (2000). Peatland fragments of southern Quebec: recent evolution of their vegetation structure. *Canadian Journal of Botany*, 78(2), 255-265.
- Perotto, S., Girlanda, M., & Martino, E. (2002). Ericoid mycorrhizal fungi: some new perspectives on old acquaintances. In *Diversity and Integration in Mycorrhizas* (pp. 41-53): Springer.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & Team, R. (2019). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-140. In.
- Pinsonneault, A. J., Moore, T. R., & Roulet, N. T. (2016). Effects of long-term fertilization on peat stoichiometry and associated microbial enzyme activity in an ombrotrophic bog. *Biogeochemistry*, 129(1-2), 149-164.
- Québec, A. a. d. (2012). Retrieved from www.agrometeo.org/atlas

- Ritchie, R. J. (2006). Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynthesis Research*, 89(1), 27-41.
- Schaepman-Strub, G., Limpens, J., Menken, M., Bartholomeus, H., & Schaepman, M. E. (2009). Towards spatial assessment of carbon sequestration in peatlands: spectroscopy based estimation of fractional cover of three plant functional types. *Biogeosciences*, 6(2), 275-284.
- Schmidtlein, S., Zimmermann, P., Schüpferling, R., & Weiss, C. (2007). Mapping the floristic continuum: Ordination space position estimated from imaging spectroscopy. *Journal of Vegetation Science*, 18(1), 131-140. Retrieved from http://www.bayceer.uni-bayreuth.de/biogeo/de/pub/pub/48781/Schmidtlein2007_Mapping_the_floristic_continuum.pdf
- Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Kothari, S., . . . Gamon, J. A. (2020). Spectral niches reveal taxonomic identity and complementarity in plant communities. *BioRxiv*.
- Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Wang, R., . . . Gamon, J. A. (2018). Plant spectral diversity integrates functional and phylogenetic components of biodiversity and predicts ecosystem function. *Nature ecology & evolution*, 2(6), 976-982.
- SERENA. (2014). Fiches SERENA « repères pour l'action ». In.
- Slaton, M. R., Raymond Hunt Jr, E., & Smith, W. K. (2001). Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany*, 88(2), 278-284.
- Tarnocai, Kettles, I., & Lacelle, B. (2011). Peatlands of Canada. Geological Survey of Canada, Open File 6551. *Natural Resources Canada: Ottawa, ON, 10*.
- Tarnocai, C., Kettles, I., & Lacelle, B. (2002). Peatlands of Canada database.
- Team, R. C. (2013). R: A language and environment for statistical computing.
- Thomas, V., Treitz, P., Jelinski, D., Miller, J., Lafleur, P., & McCaughey, J. H. (2003). Image classification of a northern peatland complex using spectral and plant community data. *Remote Sensing of Environment*, 84(1), 83-99.
- Thormann, M. N. (2006). Diversity and function of fungi in peatlands: a carbon cycling perspective. *Canadian journal of soil science*, 86(Special Issue), 281-293.
- Turetsky, M., Donahue, W., & Benscoter, B. (2011). Experimental drying intensifies burning and carbon losses in a northern peatland. *Nature communications*, 2, 514.
- Turunen, J., Roulet, N. T., Moore, T. R., & Richard, P. J. H. (2004). Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(3).
- Van Breemen, N. (1995). How Sphagnum bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(7), 270-275.
- Van Der Heijden, F., Duin, R. P., De Ridder, D., & Tax, D. M. (2005). *Classification, parameter estimation and state estimation: an engineering approach using MATLAB*: John Wiley & Sons.

- Vitt, D. H. (2006). Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. In *Boreal peatland ecosystems* (pp. 9-24): Springer.
- Vitt, D. H., Wieder, K., Halsey, L. A., & Turetsky, M. (2003). Response of *Sphagnum fuscum* to nitrogen deposition: a case study of ombrogenous peatlands in Alberta, Canada. *The Bryologist*, *106*(2), 235-246.
- Wang, M., & Moore, T. R. (2014). Carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium stoichiometry in an ombrotrophic peatland reflects plant functional type. *Ecosystems*, *17*(4), 673-684.
- Wang, M., Moore, T. R., Talbot, J., & Riley, J. L. (2015). The stoichiometry of carbon and nutrients in peat formation. *Global Biogeochemical Cycles*, *29*(2), 113-121.
- Wang, R., Gamon, J. A., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., & Zygielbaum, A. I. (2018). The spatial sensitivity of the spectral diversity–biodiversity relationship: an experimental test in a prairie grassland. *Ecological Applications*, *28*(2), 541-556.
- Warren, C. R. (2008). Rapid measurement of chlorophylls with a microplate reader. *Journal of Plant Nutrition*, *31*(7), 1321-1332.
- Weaver, W. (1991). Science and complexity. In *Facets of systems science* (pp. 449-456): Springer.
- Weltzin, J. F., Harth, C., Bridgham, S. D., Pastor, J., & Vonderharr, M. (2001). Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-table manipulations. *Oecologia*, *128*, 557-565.
- Williams, C. K., Engelhardt, A., Cooper, T., Mayer, Z., Ziem, A., Scrucca, L., . . . Kuhn, M. M. (2019). Package ‘caret’.
- Wold, S., Ruhe, A., Wold, H., & Dunn, I. I. I. (1984). The collinearity problem in linear regression. The partial least squares (PLS) approach to generalized inverses. *SIAM Journal on Scientific and Statistical Computing*, *5*(3), 735-743.
- Wu, J., & Roulet, N. T. (2014). Climate change reduces the capacity of northern peatlands to absorb the atmospheric carbon dioxide: The different responses of bogs and fens. *Global Biogeochemical Cycles*, *28*(10), 1005-1024.
- Yang, X., Tang, J., & Mustard, J. F. (2014). Beyond leaf color: Comparing camera-based phenological metrics with leaf biochemical, biophysical, and spectral properties throughout the growing season of a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *119*(3), 181-191.
- Yang, X., Tang, J., Mustard, J. F., Wu, J., Zhao, K., Serbin, S., & Lee, J.-E. (2016). Seasonal variability of multiple leaf traits captured by leaf spectroscopy at two temperate deciduous forests. *Remote Sensing of Environment*, *179*, 1-12.

Annexes

Annexe I : Appendix A

Environmental gradient in atmospheric N deposition

Environmental characterization of peat and peat water included measurements of total nitrogen (N; %), nitrate (NO_3^- ; mg kg^{-1}) and ammonium concentration (NH_4^+ ; mg kg^{-1}) in peat; and peat water pH and electrical conductivity (EC; $\mu\text{S/cm}$). Measurements of peat and peat water pH and conductivity were conducted using a Multiparameter water quality meter (HI 9298194; Hanna instrument). Conductivity measures of peat water were corrected for their pH and temperature ($^\circ\text{C}$). Total nitrogen (% dry mass) was measured using an elemental analyzer (CHNOS Elemental Analyzer Vario Micro Select; Elementar Analyse system GmbH, Hanau, Germany). NO_3^- and NH_4^+ concentration of the peat and peat water were measured following extraction with potassium chloride (KCl). Sites are ordered based on total N content in peat samples (see Table S1 and Figure A1).

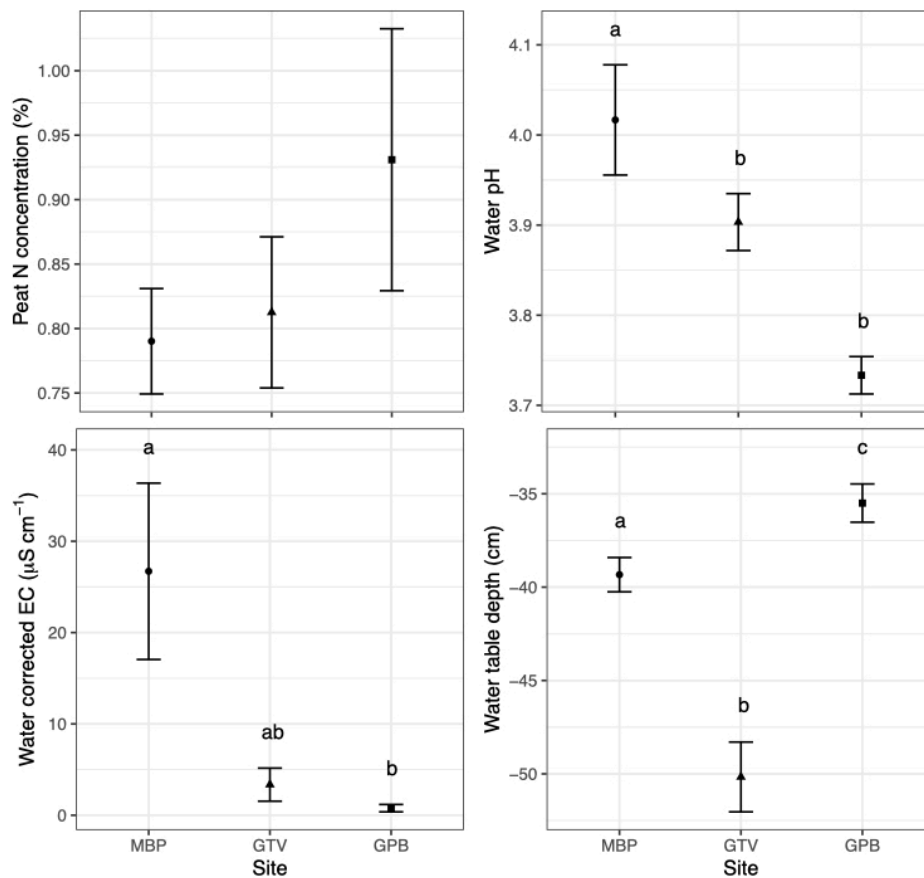


Figure A1. Mean values ($n = 6$) and standard error of **a**) peat N concentration (%), **b**) pH in the peat water, **c**) Corrected electrical conductivity (EC) in the peat water and **d**) water table depth (cm) for each bog at time of sampling. MBP: Mer Bleue peatland, GTV: Grande-tourbière-de-Villeroy, GPB: Grande-plée-Bleue. Letters indicate differences among groups ($P < 0.05$).

Annexe II : Table S1

Table S1. a) Nitrogen fertilization rates and background wet nitrogen deposition at the Mer Bleue peatland experimental site. Treatment names are based on Larmola et al. (2013). b) Environmental properties measured along the environmental gradient. See Figure 2.1 for description of site acronyms. EC: electrical conductivity.

a)	Site	Replicates	Treatment name	Sampled species	Grouping name	Starting year of the experiment	Nitrogen content of treatment		
		6	— (background depositions only)	all	MBP.No.N	2005	0 g m ⁻² y ⁻¹		
	MBP	3	5N	all except <i>E. vaginatum</i>	MBP.Mid.N	2001	1.6 g m ⁻² y ⁻¹		
		3	10N	<i>E. vaginatum</i>		2005	3.2 g m ⁻² y ⁻¹		
		3	20N	all	MBP.High.N	2005	6.4 g m ⁻² y ⁻¹		
b)	Site	Replicates	Peat NO ₃ ⁻ (mg kg ⁻¹)	Peat NH ₄ ⁺ (mg kg ⁻¹)	Peat N (%)	Water pH	Water corrected EC (μS cm ⁻¹)	Water table depth (cm)	Nitrogen atmospheric depositions (g m ⁻² y ⁻¹)
	GPB	6	1.45 (0.78)	258.5 (147.24)	0.93 (0.25)	3.73 (0.05)	0.77 (0.99)	35.5 (2.51)	~ 0.5 - 1.0 ¹
	GTV	6	2.89 (0.24)	77.83 (18.63)	0.81 (0.14)	3.9 (0.08)	3.35 (4.43)	50.17 (4.58)	~ 0.6 ¹
	MBP.No.N	6	2.59 (0.7)	131.67 (61.76)	0.79 (0.1)	4.02 (0.15)	26.71 (23.64)	39.33 (2.25)	~ 0.4 ²

¹ Ouimet (2018), personal communication

² Larmola et al. (2013)

Annexe III : Figure S1

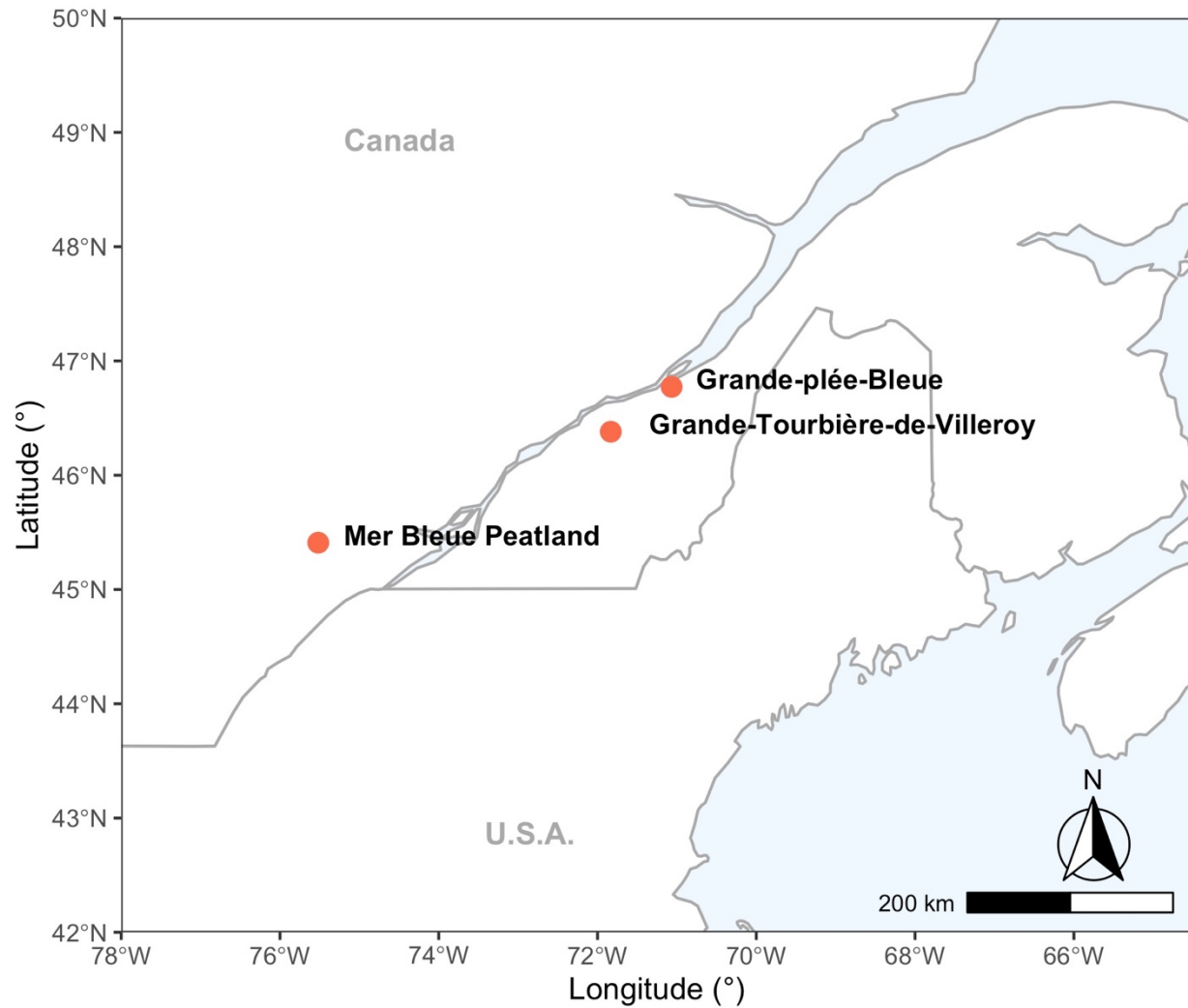


Figure S1. Localization of the three ombrotrophic bogs in southern Québec and Ontario (Canada): La Mer Bleue peatland, La Grande-Tourbière-de-Villeroy and La Grande-plée-Bleue. The fertilization experiment is located at La Mer Bleue.

Annexe IV: Figure S2

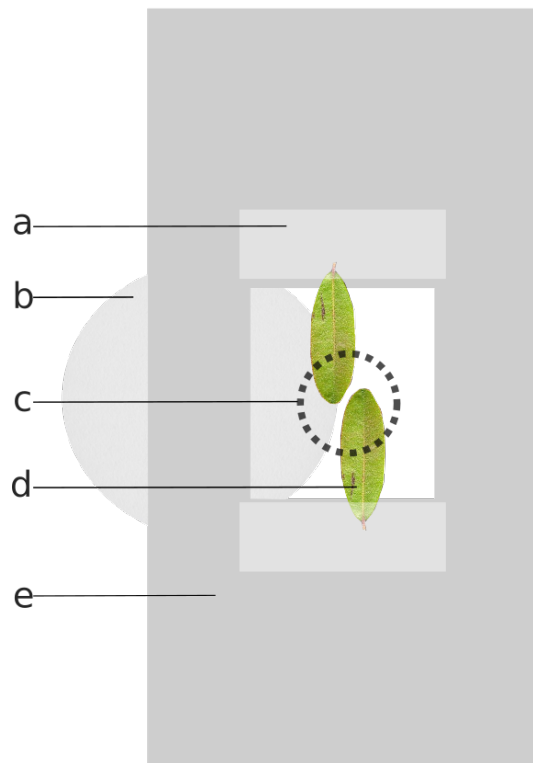


Figure S2. Custom sample mount for sampling leaf spectra of small leaves. The features represented are **a)** adhesive paper, **b)** filter paper (unfixed), **c)** the location of the leaf port, **d)** leaf array and **e)** sample platform. For details, see Laliberté and Soffer (2018).

Annexe V : Figure S3

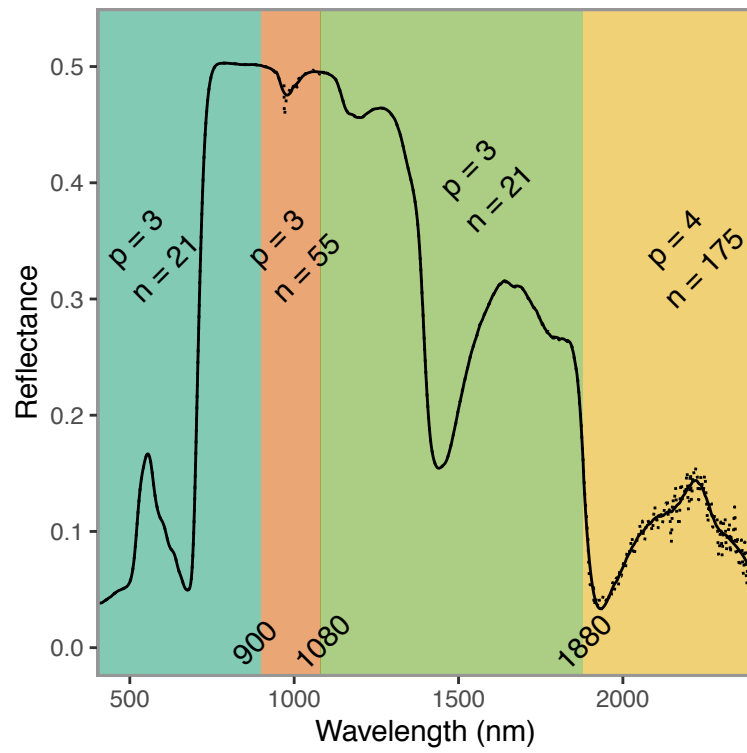


Figure S3. Parameters (n: filter length; p: filter order) and regions (coloured background) used for the Savitzky-Golay filter on leaf spectra. Solid line indicates resulting spectra, dots indicate original values.

Annexe VI : Table S2

Table S2. References for determination of wavelength range used in PLSR analyses on functional traits. LMA: leaf mass per area, LDMC: leaf dry matter content, LWC: leaf water content, N: nitrogen concentration, Chl: chlorophyll.

Functional trait	Wavelength range references	Wavelength range (nm)
C:N ratio	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-2400
Carotenoids (mg g ⁻¹)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-760
Cellulose (%)	Curran, 1989	1200-2400
Chl a (mg g ⁻¹)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-760
Chl a (mg m ⁻²)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-760
Chl b (mg g ⁻¹)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-760
Chl b (mg m ⁻²)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-760
EWT (cm)	Curran, 1989; Garden, 1970	800-2400
Hemicellulose (%)	Curran, 1989	1200-2400
LDMC (mg g ⁻¹)	Curran, 1989; Garden, 1970	800-2400
Lignin (%)	Curran, 1989	1200-2400
LMA (g m ⁻²)	Asner et al., 2011	800-2400
LWC (mg g ⁻¹)	Curran, 1989; Garden, 1970	800-2400
N (%)	Curran, 1989; Yang et al., 2016	400-2400
Soluble carbon (%)	Curran, 1989	1200-2400
Total C (%)	Curran, 1989	1200-2400

Annexe VII : Table S3

Table S3. Statistical significance of site, species and their interactive (site:species) effect in linear mixed effect models for foliar traits from *E. vaginatum*, *K. angustifolium*, *C. calyculata* and *R. groenlandicum*. All treatments are combined. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$. LMA: leaf mass per area, LDMC: leaf dry matter content, LWC: leaf water content, N: nitrogen concentration, Chl: chlorophyll.

Functional trait	Site effect	Species effect	Site : Species
N (%)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	< 0.001 ***
Hemicellulose (%)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	< 0.001 ***
Cellulose (%)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	< 0.001 ***
Soluble carbon (%)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	< 0.001 ***
C:N ratio	< 0.001 ***	< 0.001 ***	< 0.001 ***
Carotenoids (mg g ⁻¹)	0.0328 *	< 0.001 ***	< 0.001 ***
Total C (%)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.0013 **
LDMC (mg g ⁻¹)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.0305 *
LWC (mg g ⁻¹)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.0305 *
Chl b (mg m ⁻²)	0.0017 **	< 0.001 ***	0.0322 *
Chl b (mg g ⁻¹)	0.0039 **	< 0.001 ***	0.0682
EWT (cm)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.0856
LMA (g m ⁻²)	0.0026 **	< 0.001 ***	0.1168
Chl a (mg g ⁻¹)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.1318
Chl a (mg m ⁻²)	< 0.001 ***	< 0.001 ***	0.1359
Lignin (%)	0.2244	< 0.001 ***	< 0.001 ***

Annexe VIII : Figure S4

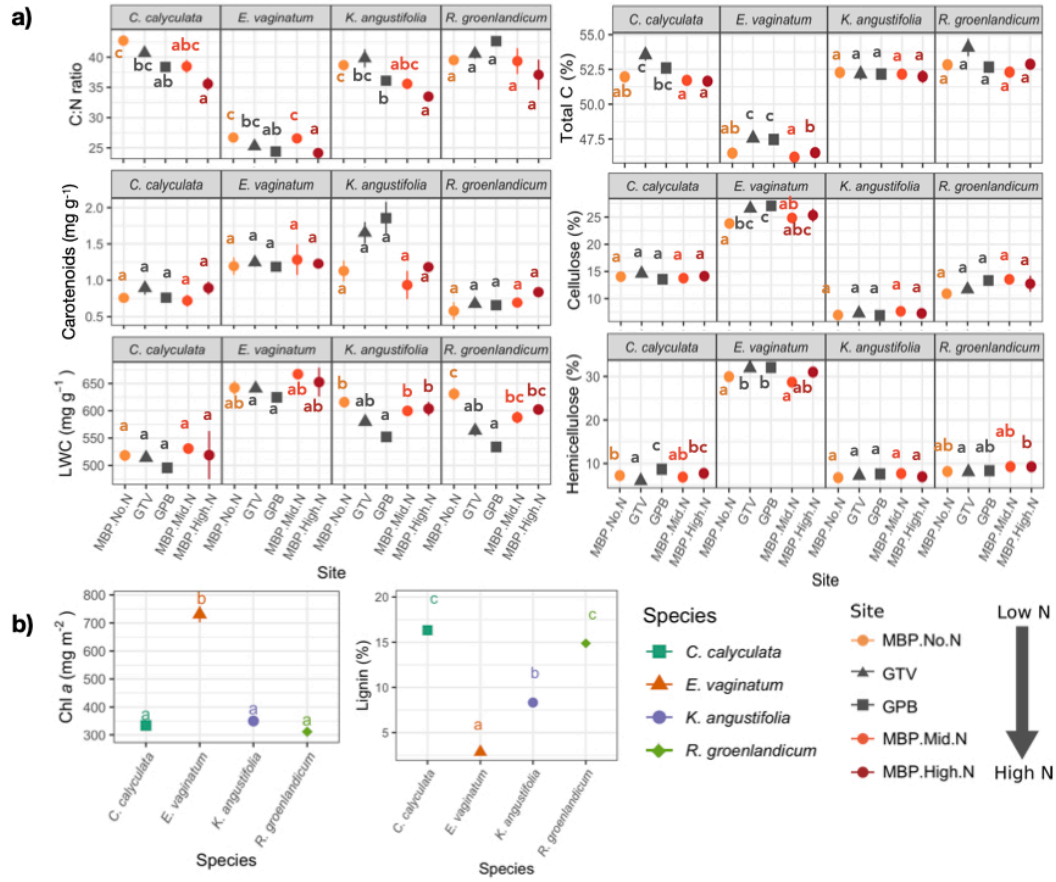


Figure S4. Mean (\pm standard error) chemical functional traits in relation to localization and species (a) and species (b). LWC: leaf water content, Chl : chlorophyll. See Figure 2.1 for description of site acronyms. Colored points are from the Mer Bleue peatland. Different shapes indicate measurements from different bogs.

Annexe IX : Figure S5

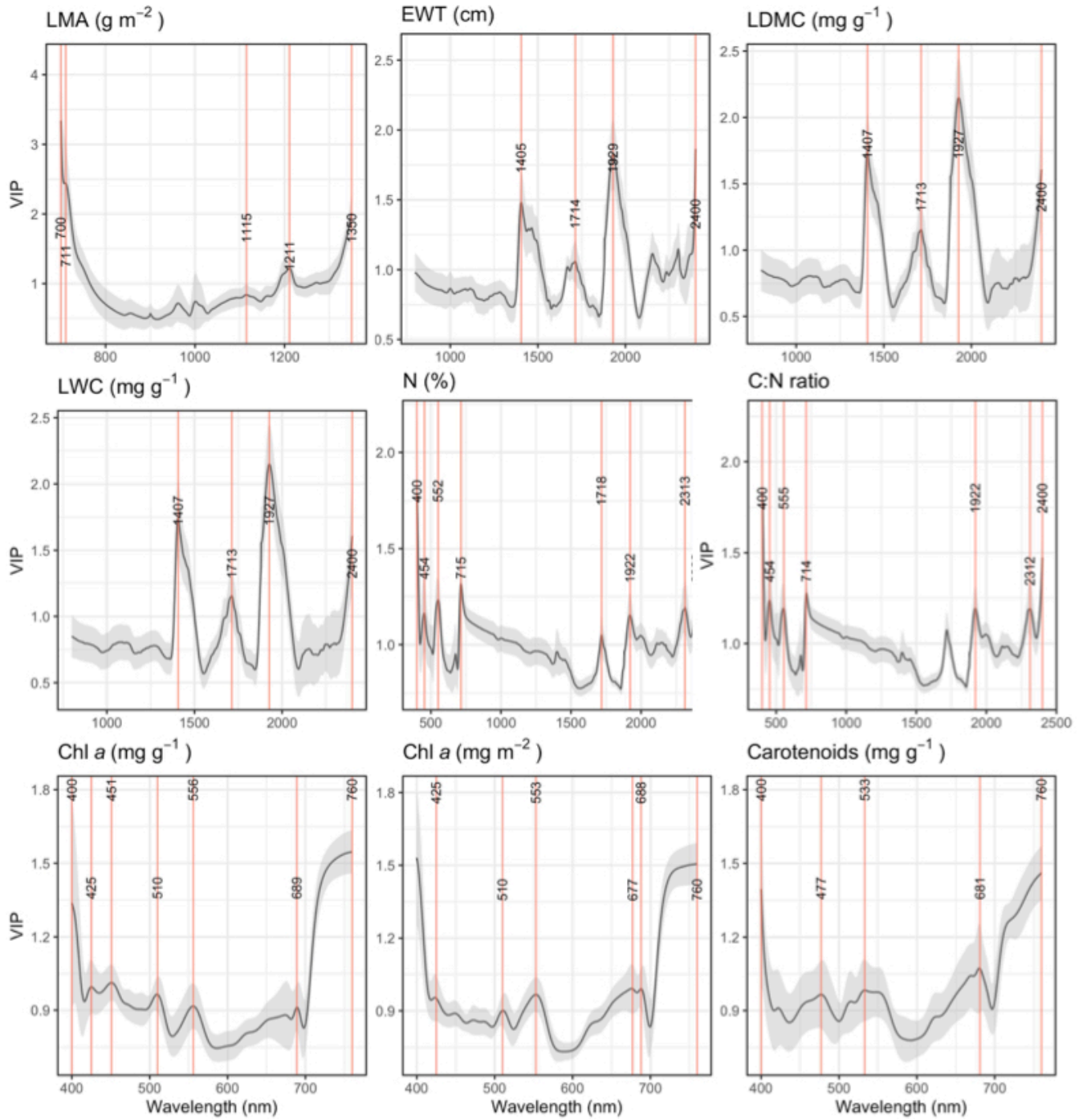


Figure S5. Continued.

Annexe IX – suite

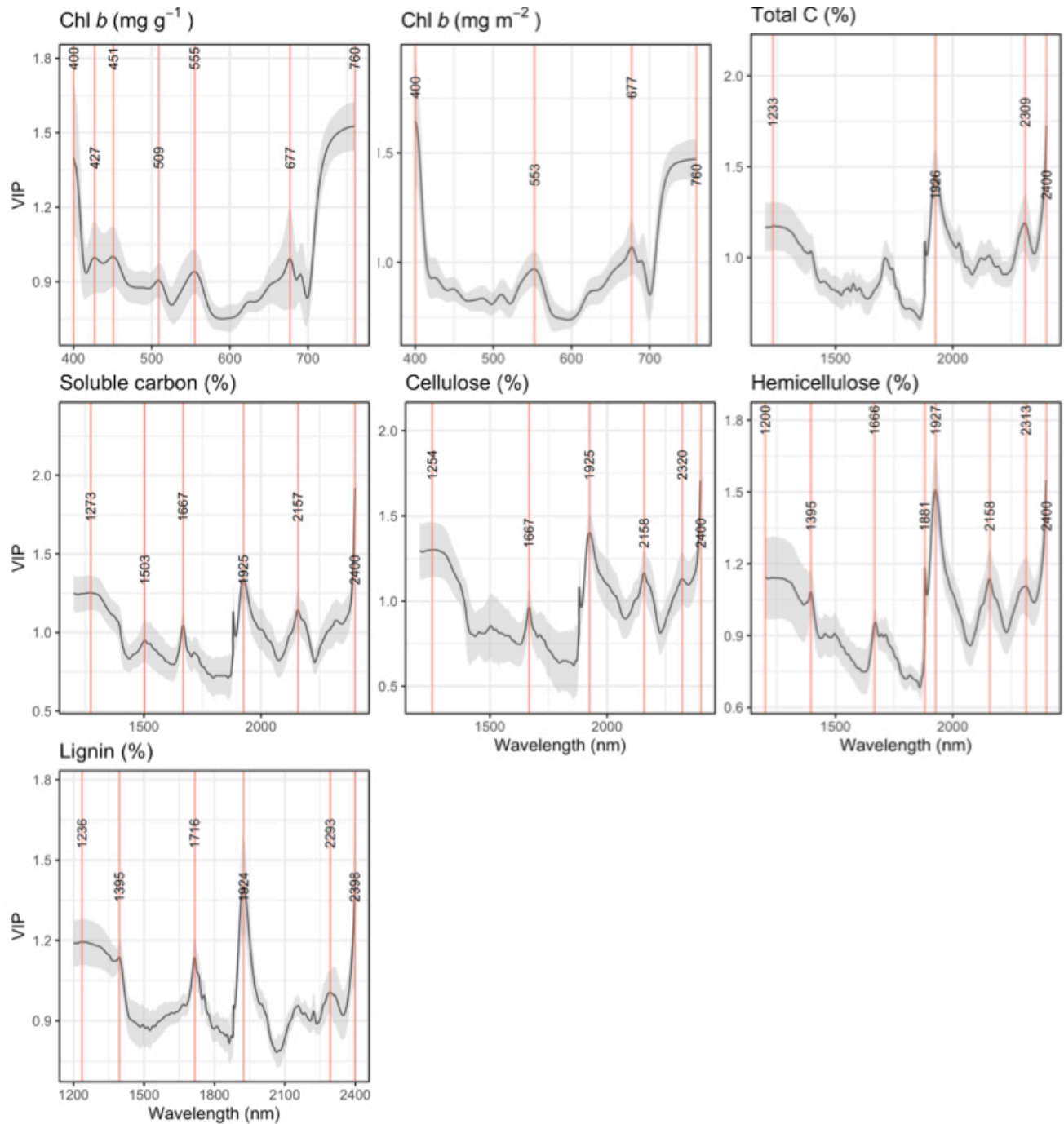


Figure S5. Variable importance of the predictors (VIP) of wavelengths indicating their contribution to the prediction of foliar traits. Highest contributions are indicated (red lines). LMA: leaf mass per area, LDMC: leaf dry matter content, LWC: leaf water content, N: nitrogen concentration, Chl: chlorophyll.