Université de Montréal

Les marges des tourbières ombrotrophes dans un contexte d'anthropisation du paysage

Par

Roxane Archambault-Vermette

Département de géographie Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade M. Sc. en géographie

Novembre 2021

© Roxane Archambault-Vermette, 2021

Ce mémoire intitulé

Les marges des tourbières ombrotrophes dans un contexte d'anthropisation

Présenté par

Roxane Archambault-Vermette

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Oliver Sonnentag

Président-rapporteur

Julie Talbot

Directrice de recherche

Stéphanie Pellerin

Codirectrice

Monique Poulin

Membre du jury

Résumé

Les marges de tourbières sont des écotones marqués par la présence de communautés végétales et de conditions édaphiques singulières. Elles sont généralement étudiées sur des sites naturels ou légèrement perturbés. L'objectif de ce projet est de déterminer les fonctions et la structure de ces marges dans un contexte de perturbations anthropiques, notamment l'isolement des tourbières dans une matrice agricole. L'étude porte sur la végétation et le sol de 21 transects marge-centre répartis également entre trois tourbières des basses terres du Saint-Laurent (Lac-à-la-Tortue, Mer Bleue et Alfred) qui représentent un gradient de perturbations. Les tourbières moins perturbées comme Lac-à-la-Tortue et Mer Bleue ont une végétation et une biogéochimie similaires à ce qui est observé ailleurs sur d'autres sites non perturbés. Les marges de la tourbière Lac-à-la-Tortue ne présentent aucune communauté végétale particulière alors que les marges de Mer Bleue ont au moins une ou deux communautés végétales de transition. Néanmoins, la présence de certaines espèces exotiques envahissantes, comme Frangula alnus et Phragmites australis subsp. australis, indique que les marges de la tourbière Mer Bleue subissent malgré tout l'influence des activités anthropiques environnantes. D'autre part, les marges naturelles de la tourbière Alfred ont été détruites par les activités agricoles et les marges actuelles étaient représentatives de sites fortement perturbés avec un dépôt de tourbe plus épais et une nappe phréatique plus basse qu'attendu à la limite de la marge. Le drainage intense des marges d'Alfred semble favoriser la croissance d'arbres et d'arbustes non spécifiques aux milieux humides. Par ailleurs, les conditions sèches des marges laissent présager une diminution de la capacité de stockage du carbone dans cette tourbière. Ceci témoigne de l'importance que devraient occuper les marges des tourbières dans les projets de conservation et de restauration des tourbières.

Mots-clés : Tourbière, marge, biogéochimie, végétation, hydrologie, perturbation anthropique

Abstract

Peatland margins are ecotones characterized by their unique plant communities and edaphic conditions. However, they are usually studied in locations where the pressure from anthropogenic activities is relatively low. The goal of this project is to evaluate the functions and structure of ombrotrophic peatland margins in the context of anthropogenic disturbance. This project is based on the analysis of data collected on 21 transects distributed across three peatlands of the Saint Lawrence valley region (Lac-à-la-Tortue, Mer Bleue, and Alfred) chosen to represent a gradient of disturbance. The vegetation composition and biogeochemistry of the least disturbed sites (Lac-à-la-Tortue, and Mer Bleue) are similar to other undisturbed sites. Lac-à-la-Tortue margins do not have any transitional vegetation community while Mer Bleue margins have either one or two transitional communities. Nevertheless, exotic species such as *Phragmites australis* subsp. australis and Frangula alnus found on Mer Bleue raise concern regarding the ongoing urbanisation and agricultural activities around the peatland. On the other hand, Alfred's natural margins were destroyed by anthropic activities in the surrounding landscape which explains why we measured a thicker peat layer and a deeper water table than expected at the margin limits. The severe drainage of Alfred margins due to agriculture around the peatland is also responsible for the higher tree coverage and non-wetland species encroachment on its margins. The effect of this disturbance raises concern about the capacity of the margins nay the peatland to retain its carbon sequestration capacity. This study emphasizes the importance of integrating the peatland margins in conservation and restoration projects.

Keywords: Peatland, margin, biogeochemistry, vegetation, hydrology, anthropogenic disturbance

Table des matières

Résumé		ii
Abstract		iii
Table des m	atières	iv
Liste des tab	oleaux	vi
Liste des fig	ures	vii
Liste des ab	réviations	viii
Dédicace		ix
Remercieme	ents	x
Introduction	n générale	12
Chapitre 1 :	Revue de la littérature	14
1.1. Le	s tourbières ombrotrophes	14
1.1.1.	L'hydrologie des tourbières ombrotrophes	15
1.1.2.	La biogéochimie des tourbières ombrotrophes	17
1.1.3.	La végétation des tourbières ombrotrophes	21
1.2. Dé	finition et fonctions des écotones	23
1.3. Le	cas particulier des marges des tourbières ombrotrophes	24
1.3.1.	L'hydrologie de la marge	26
1.3.2.	La biogéochimie de la marge	27
1.3.3.	La végétation des marges	
1.4. Pe	rturbations anthropiques affectant les tourbières ombrotrop	ohes29
1.4.1.	Drainage de la tourbe	
1.4.2.	Plantes exotiques envahissantes dans les milieux humides	31
Objectifs de	recherche	

Chapitre 2 : The role of anthropogenic pressures in the functions and structure of bog			
margins			
2.1.	Avant-propos		
2.2.	.bstract		
2.3.	Introduction		
2.4.	Methodology41		
2.4.	1. Study area41		
2.4.2	2. Field sampling		
2.4.3	3. Laboratory analysis45		
2.4.4	4. Statistical analysis46		
2.4.	Results		
2.5.	1. Margin vegetation		
2.5.2	2. Influence of edaphic parameters on vegetation		
2.6.	Discussion		
2.6.1	1. Margins typology		
2.6.2	2. Anthropogenic disturbances effects on margins		
2.7.	Conclusion		
Conclusi	on générale68		
Référenc	zes		
Annexes	79		
Annexe 1 : Résultats test de TukeyHSD pour les analyses de variances79			
Annexe 2 : Normalisation des données environnementales			
Annexe 3 : Graphiques CVRE82			
Annexe 4 : Graphiques des MRTs84			
Annexe 5 : Photos des sites87			

Liste des tableaux

Table 1: Description of the bogs surrounding landscape disturbances	42
Table 2: Indicator species of previously identified groups for each peatland	53

Liste des figures

Figure 1 : Schéma de l'hydrologie et des principales caractéristiques physicochimiques
de la zone de transition26
Figure 2 : Gradient de pH et de conductivité électrique dans la marge de la tourbière27
Figure 3: Variabilité du couvert de végétation dans la zone de marge28
Figure 4: Sites location in the St. Lawrence Lowlands valley, Eastern Canada
Figure 5: Top) Schematic of a transect on Mer Bleue44
Figure 6: Boxplots of the One-way ANOVA of the transect length, water table depth, and
peat depth of the bog margins50
Figure 7: Plant species composition comparison of the peatland51
Figure 8: Lac-à-la-Tortue vegetation clustering represented on the PCA52
Figure 9: Mer Bleue vegetation clustering represented by PCA54
Figure 10: Alfred bog vegetation clustering represented by PCA
Figure 11: Boxplots of the One-way ANOVA of the water chemistry of the bogs margins
Figure 12:Boxplots of the One-way ANOVA of the soil chemistry of the bogs margins.59
Figure 13: Boxplots of the One-way ANOVA of the soil stochiometric ration of the bogs
margins
Figure 14: Redundancy analysis of vegetation according to the abiotic conditions of the
bogs
Figure 15: Schematic representation of margins types identified on the three peatlands. 64

Liste des abréviations

ANOVA : Analyse de variance (tiré de l'anglais : analysis of variance)

C: carbone / carbon

CaCO₃ : carbonate

C: N: ratio carbone : azote / carbon : nitrogen ratio

C: P: ratio carbone : phosphore / carbon : phosphorus ratio

CO₂ : dioxyde de carbone / *carbon dioxide*

Corg : carbone organique / *organic carbon*

DN : azote dissout (tiré de l'anglais : *dissolved nitrogen*)

DOC : carbone organique dissout (tiré de l'anglais : *dissolved organic carbon*)

DP : phosphore dissout (tiré de l'anglais : *dissolved phosphorus*)

EC : conductivité électrique (tiré de l'anglais : *electrical conductivity*)

K: potassium

MRT : Arbre de régression multivarié (tiré de l'anglais : *multivariate regression tree*)

N: azote / *nitrogen*

NH₄⁺ : ammonium

 NO_2^- : nitrite

NO₃⁻: nitrate

N: **P**: ratio azote : phosphore / nitrogen : phosphorus ratio

P: phosphore / phosphorus

pH: potentiel hydrogène / potential of hydrogen

RDA : Analyse de redondance (tiré de l'anglais : *redundancy analysis*)

WTD : profondeur de nappe phréatique (tiré de l'anglais : *water table depth*)

Dédicace

Je souhaite dédier ce mémoire à ma grand-mère, Denise, qui nous a quittés durant la pandémie de Covid-19. Ta ténacité et ton courage ont été et seront toujours pour moi une inspiration.

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier ma directrice, Julie Talbot. Tu m'as permis de m'approprier pleinement ce projet et je n'y serai pas arrivée sans ton support.

Je voudrais aussi remercier ma co-directrice, Stéphanie Pellerin, pour son support indispensable à la réalisation de ce projet. Ses conseils judicieux m'ont aidée à mener à bien ce projet.

Je souhaite remercier Monique Poulin de m'avoir fait part de ses conseils constructifs et de son expertise lors de la correction du manuscrit.

Aussi, je souhaite remercier Pierre Legendre pour son aide avec l'analyse des données. Son expertise m'a permis de mener à bien ce travail.

Je tiens à remercier l'ensemble des partenaires du projet, la Commission de la Capitale Nationale, Conservation de la Nature Canada et Parc Ontario pour m'avoir donné un accès privilégié aux sites et ainsi m'avoir permis de réaliser mon projet.

Je remercie aussi tous les amis du laboratoire de recherche Andy, Julien, Max-Émile, Philippe et Sophie qui m'ont soutenue durant tout le processus. Sophie, nos discussions interminables sur nos analyses statistiques m'ont permis de ne pas perdre la carte. Max Émile et Marie-Pierre, votre aide sur le terrain a été indispensable. Même si ce fut difficile, je n'oublierai jamais toutes les péripéties que nous avons traversées! Un gros merci à Marianne, Véronique, Vlad et surtout Patricia (Patoche) pour m'avoir accompagnée tout au long de mon parcours académique. Les travaux, la correction et les présentations ont été plus faciles à endurer à vos côtés.

Je voudrais aussi remercier mes parents qui m'ont toujours soutenue dans mes études et qui ont cru en moi. Sans votre soutien, la réalisation de ce projet aurait été impossible.

Finalement, un énorme merci à mon amour, Valentin! Tu m'as permis de passer au travers des moments les plus difficiles et de célébrer les petites et plus grandes victoires tout au long de ce parcours. Je t'en serai toujours reconnaissante!

Introduction générale

Au Canada, les tourbières couvrent environ 12 % du territoire (Tarnocai, 2006). Ce sont des écosystèmes caractérisés par une grande capacité à séquestrer le carbone dans le sol. En effet, depuis la fin de la dernière glaciation, les tourbières de l'hémisphère nord auraient accumulé environ 500 Gt de carbone sous forme de matière organique (Yu, 2012). Dans un contexte de changements climatiques, leur conservation est donc essentielle. Cependant, les tourbières du Canada sont sujettes à diverses perturbations anthropiques notamment par l'agriculture (p.ex. transformation en terres maraîchères ou en champs de canneberges) et l'extraction pour la production de tourbe horticole. Au Québec, au moins 3733 km² de tourbière ont été perturbés ou détruits par les activités anthropiques depuis les 50 dernières années (Poulin & al., 2016).

L'utilisation des terres autour des tourbières peut affecter le niveau de la nappe phréatique à l'intérieur de l'écosystème et ainsi entraîner des changements dans la communauté végétale, notamment une augmentation du couvert d'arbres et d'arbustes ainsi qu'une augmentation de la présence d'espèces végétales non spécifiques aux milieux humides (Tousignant & al., 2010; Pasquet & al., 2014). En raison de sa position en périphérie de la tourbière, la zone de marge est particulièrement vulnérable aux perturbations anthropiques. Bien qu'elle fasse partie de la tourbière à cause de la nature du sol, la marge peut aussi être considérée comme un écotone, car elle constitue une zone de transition entre le centre de la tourbière et l'écosystème terrestre adjacent. De plus, la vulnérabilité de la marge dépend entre autres de la faible épaisseur du dépôt de tourbe et des conditions minérotrophes qui pourraient faciliter son envahissement par des espèces exotiques (Howie & al., 2011; Berg & al., 2016). Malgré tout, peu d'études abordent le fonctionnement de la marge dans un contexte de perturbations anthropiques et se concentrent plutôt sur des sites plus intacts. L'objectif principal de ce mémoire est de comprendre comment les perturbations anthropiques dans le paysage autour des tourbières peuvent affecter la végétation et la biogéochimie de leurs marges. Dans ce mémoire, le terme de marge sera utilisé afin d'englober plusieurs concepts tels que le lagg et le rand qui seront décrits plus tard dans la revue de littérature.

Ce travail se divise en trois chapitres distincts. Le premier consiste en une revue de littérature qui permettra de faire le point sur la végétation et la biogéochimie des tourbières ombrotrophes, plus particulièrement sur leurs marges. Cette revue a aussi pour but de comprendre comment les activités anthropiques entourant les tourbières ombrotrophes affectent le fonctionnement des marges. Le deuxième chapitre est le cœur du mémoire qui est constitué d'un article scientifique dans lequel la méthodologie et l'analyse des résultats du projet de recherche sont présentées. Le dernier chapitre fait office de conclusion générale pour le mémoire.

Chapitre 1 : Revue de la littérature

Dans un premier temps, cette revue de littérature offrira une brève description de l'hydrologie, de la biochimie et de la végétation des tourbières tout en abordant l'interrelation entre ces variables. La deuxième section tentera de cerner l'importance de l'étude des écotones dans la conservation des écosystèmes et plus particulièrement des milieux humides. Le troisième volet portera sur l'hydrologie, la biogéochimie et la végétation des marges des tourbières ombrotrophes qui peuvent être considérées comme l'écotone entre les tourbières et les écosystèmes terrestres. Finalement, la dernière section portera sur les perturbations anthropiques affectant les tourbières telles que l'extraction de la tourbe et la présence de certaines espèces envahissantes.

1.1. Les tourbières ombrotrophes

Les tourbières sont des écosystèmes qui accumulent de la matière organique peu décomposée sous forme de tourbe (Yu, 2012). Il existe plusieurs types de tourbières, mais elles sont habituellement classées en deux catégories, minérotrophe et ombrotrophe, selon leurs caractéristiques biogéochimiques et l'origine de leur apport en nutriments.

Les tourbières minérotrophes, qui ne feront pas partie de la présente étude, reçoivent leur apport en nutriments des écoulements de surface du bassin versant dans lequel elles sont situées, des eaux souterraines, ainsi que des précipitations (Zoltai & Vitt, 1995). La végétation de ce type de tourbière est habituellement plus diversifiée que celle des tourbières ombrotrophes, car les conditions édaphiques y sont moins stressantes, ce qui a aussi pour conséquence d'accélérer le cycle des nutriments (Zoltai & Vitt, 1995; Warner & Asada, 2006). Pour leur part, les tourbières ombrotrophes sont isolées topographiquement des terres environnantes et reçoivent donc principalement leurs nutriments des précipitations (Zoltai & Vitt, 1995). Cet apport est donc limité et l'écosystème est très pauvre tant au niveau des nutriments que des communautés végétales (Warner & Asada, 2006). Le rôle crucial de l'hydrologie sur la végétation des tourbières ombrotrophes sera d'ailleurs abordé dans la prochaine section.

1.1.1. L'hydrologie des tourbières ombrotrophes

En tant que milieu humide, les tourbières ombrotrophes sont caractérisées par une nappe phréatique proche de la surface. La hauteur de la nappe fluctue à travers les saisons en fonction des précipitations et de la croissance des plantes (Waddington & al., 2009), mais serait en moyenne à environ 35 cm sous la surface au cœur de la saison de croissance (Zoltai & Vitt, 1995). L'écoulement de la nappe du centre vers la marge de la tourbière est contrôlé en grande partie par la structure bombée des tourbières ombrotrophes (Damman, 1986). La vitesse de l'écoulement est quant à elle déterminée par le niveau de décomposition et la densité de la tourbe (Baird & al., 2008). Plus la tourbe est décomposée, plus celle-ci est compacte, ce qui diminue sa conductivité hydraulique et ralentit le mouvement latéral de l'eau (Baird & al., 2008). La variation de la densité à travers la colonne de tourbe influence également l'écoulement de l'eau.

Il est possible de distinguer deux zones dans le dépôt organique en fonction de la densité de la tourbe, soit l'acrotelme et le catotelme (Baird & al., 2008; Lewis & al., 2011). L'acrotelme dont la densité est moins grande que le catotelme est la partie supérieure de la tourbe qui subit les fluctuations de la nappe phréatique (Baird & al., 2008; Lewis & al., 2011). Il est généralement présenté comme la zone active dans laquelle la plus grande partie de la décomposition se produit en raison de la présence d'oxygène facilitant la tâche des microorganismes hétérotrophes (Baird & al., 2008; Lewis & al., 2011). En ce qui concerne le catotelme, il est considéré comme la zone d'accumulation de tourbe et il est situé en dessous du plus bas niveau atteint par la nappe phréatique. Dans cette partie, la saturation en eau cause un ralentissement de la décomposition par les microorganismes et par le même fait provoque l'immobilisation des nutriments dans le sol et l'accumulation de la tourbe (Baird & al., 2008; Lewis & al., 2011).

Certaines tourbières ombrotrophes sont marquées par une accumulation inégale de la tourbe, ce qui cause la formation de petites buttes et dépression à sa surface (Andrus & al., 1983). Cette microtopographie est à l'origine du gradient butte-dépression dont les effets sur la végétation seront abordés ultérieurement. Cependant, il est important de noter que la nappe phréatique ne varie pas nécessairement en fonction de la microtopographie, mais suit plutôt le gradient centre-marge de la tourbière (Andrus & al., 1983). Les sommets des buttes sont donc plus secs que les creux des dépressions, car leur distance relative à la nappe phréatique est plus grande (Andrus & al., 1983). Ainsi, la nappe phréatique est plus loin de la surface au sommet d'une butte que dans une dépression. Le niveau de la nappe phréatique est étroitement relié à la biogéochimie des tourbières que ce soit à l'échelle de la microtopographie ou de l'écosystème.

L'hydrologie joue ainsi un rôle considérable dans le cycle des nutriments de la tourbière (Damman, 1988). La saturation en eau réduit la teneur en oxygène de la tourbe, ce qui cause le ralentissement de la décomposition de la tourbe (Rydin & Jeglum, 2013; Waddington & al., 2015). Ceci a donc pour effet de réduire la disponibilité en nutriments pour les plantes. D'ailleurs, les prochaines sections s'attardent à expliquer plus en détail les relations existant entre l'hydrologie, la biogéochimie et la végétation.

1.1.2. La biogéochimie des tourbières ombrotrophes

Les tourbières ombrotrophes se distinguent des autres tourbières par leur faible teneur en nutriments et leur grande acidité. La forte acidité et la nappe phréatique proche de la surface inhibent la décomposition de la matière organique et la minéralisation de l'azote (N) et du phosphore (P) (Bridgham & al., 1996; Waddington & al., 2015). De plus, l'accumulation de matière organique faiblement décomposée et la hauteur de la nappe phréatique contribuent à la déconnexion du réseau racinaire du sol minéral sous-jacent (Bridgham & al., 1996). Il en résulte une faible disponibilité des nutriments pour les plantes et une productivité primaire limitée. Malgré tout, c'est le bilan positif entre la productivité et la décomposition qui permet l'accumulation de matière organique dans le sol (Frolking & al., 2010). La section qui suit tentera de mettre en lumière les principales conditions édaphiques des tourbières ombrotrophes afin de mieux comprendre quels sont leurs effets sur la végétation.

D'abord, une des caractéristiques principales des tourbières ombrotrophes est le faible pH du sol et de l'eau. La moyenne du pH de l'eau de la tourbière est d'environ 4 (Shotyk, 1988; Andersen & al., 2011). C'est la déconnexion de la nappe phréatique par rapport au sol minéral qui explique en partie cette acidité. En effet, lorsque le couvert de tourbe est trop épais, l'eau de la tourbière ne reçoit plus d'apport chimique provenant du sol minéral comme les carbonates ayant une capacité de tamponner l'acidité de la tourbe (Gorham & Janssens, 1992). L'acidité du milieu est aussi amplifiée par la présence de mousses, principalement des sphaignes, à cause de leur grande capacité d'échange cationique et de la production d'acides humides lors de leur décomposition (Hájek & Adamec, 2009; Zoudzilovskaia & al., 2010). Le pH influence aussi la disponibilité des nutriments, car il peut restreindre l'activité microbienne du sol donc par le même fait ralentir le cycle des nutriments (Gorham & Janssens, 1992). La variabilité du pH à l'intérieur de la tourbière sera abordée plus tard dans la section portant sur les marges des tourbières ombrotrophes.

La structure de la tourbe et la hauteur de la nappe phréatique ont aussi une influence sur la disponibilité des nutriments. Comme mentionné précédemment, la tourbe est divisée en deux zones, soit l'acrotelme et le catotelme. L'acrotelme est la couche superficielle qui n'est pas submergée par la nappe phréatique et qui est riche en oxygène. Ces conditions accélèrent la minéralisation du carbone organique et les conditions d'oxydation favorisent le relâchement du dioxyde de carbone (CO₂) dans l'atmosphère (McLaughlin, 2004). La décomposition rapide de la matière organique dans l'acrotelme permet aussi de compenser le faible apport en azote par les dépôts atmosphériques et ainsi de soutenir la croissance de la végétation (Urban & Eisenreich, 1987).

En contrepartie, dans le catotelme, la minéralisation de la matière organique s'effectue dans des conditions anoxiques, ce qui ralentit la décomposition de la tourbe. Ceci mène à la production de méthane (CH₄) dont une fraction est convertie en CO₂ en passant par l'acrotelme avant d'être relâchée dans l'atmosphère (McLaughlin, 2004). D'autre part, les nutriments tels que l'azote et le phosphore qui ne sont pas recyclés dans l'acrotelme sont éventuellement immobilisés dans le catotelme, ce qui appauvrit davantage la tourbe en nutriments comme l'azote et le phosphore (Damman, 1988). Finalement, la réduction des nitrates, nitrites et sulfates dans le catotelme permet de créer des acides forts qui contribuent aussi à réduire le pH de l'eau de la tourbière (Gorham & al., 1984).

Le faible pH et la hauteur de la nappe phréatique ne sont pas les seuls paramètres limitant la croissance et la diversité végétale à l'intérieur des tourbières ombrotrophes. La productivité des tourbières ombrotrophes de l'Amérique du Nord est aussi limitée par l'azote ou co-limitée par l'azote et le phosphore (Wang & Moore, 2014). L'utilisation de ratio entre l'azote et le phosphore permet de déterminer la nature de la limitation à la productivité végétale. Un ratio N : P supérieur à 16 indique généralement une limitation en phosphore alors qu'un ratio inférieur à 14 indique normalement une limitation en azote. Une valeur comprise entre 14 et 16 indique quant à elle une co-limitation (Koerselman & Meuleman, 1996).

Les tourbières ombrotrophes ont comme particularité de dépendre presque exclusivement des dépositions atmosphériques comme source de nutriments pour soutenir la productivité primaire (Bridgham & al., 1996). L'azote peut être capté de l'atmosphère sous plusieurs formes : N_2 (via la fixation), NO_x ou NH_x (Gilliam & al., 2019). Depuis la dernière décennie, la déposition atmosphérique d'azote tend à diminuer dans l'est de l'Amérique du Nord (Gilliam & al., 2019). Contrairement à l'azote, le phosphore ne possède pas de phase gazeuse et mis à part le transport de poussières riches en phosphore, les sources atmosphériques de cet élément sont très restreintes (Turunen & al., 2004). Les patrons de déposition sont aussi moins clairs que pour l'azote. À l'exception des déserts, les sources de phosphore sont plutôt localisées autour de zone agricole intensive (Tipping & al., 2014). Puisqu'il existe un décalage entre les variations de déposition atmosphérique et la réponse de l'écosystème, il est difficile d'en étudier et d'en prédire les effets (Payne, 2014; Gilliam & al., 2019).

Malgré une tendance à la baisse, il existe des disparités dans la déposition et les quantités d'azote émises par les activités humaines restent relativement élevées (Gilliam & al., 2019). Les tourbières recevant de plus grandes quantités d'azote ont généralement un couvert de plantes vasculaires plus important par rapport à celles où la déposition est plus faible (Turunen & al., 2004; Wang & al., 2016; Hedwall & al., 2017). Des expériences de fertilisation en azote et en phosphore ont démontré les mêmes effets sur la composition des communautés végétales (Keller & al., 2005; Wang & al., 2016). Par la même occasion, l'enrichissement en azote contribue directement et indirectement à la diminution du couvert de sphaignes (Larmola & al., 2013). Les sphaignes des tourbières ombrotrophes sont adaptées à la faible disponibilité des nutriments et leur croissance est inhibée par de trop grandes concentrations en azote ou en phosphore (Clymo, 1973). De plus, l'enrichissement soutient aussi la croissance des structures aériennes des plantes vasculaires qui créent de

l'ombre aux sphaignes. Celles-ci étant pour la plupart intolérantes à l'ombre, elles voient leur abondance diminuer (Aerts & al., 1999).

La prochaine section tentera de définir la végétation typique des tourbières ombrotrophes à la lumière des caractéristiques biogéochimiques et hydrologiques présentées précédemment. Cette perspective permettra aussi d'analyser les différents gradients de végétation à l'intérieur des tourbières ombrotrophes.

1.1.3. La végétation des tourbières ombrotrophes

Les conditions édaphiques présentées précédemment sont en grande partie responsables de la faible diversité végétale des tourbières ombrotrophes (Doyle, 1996). Cependant, la flore unique des tourbières contribue à la diversité régionale, surtout en régions tempérées, en offrant plusieurs niches écologiques qui ne sont pas disponibles dans les écosystèmes forestiers environnants (Doyle, 1996).

Les tourbières ombrotrophes sont généralement caractérisées par la dominance des strates arbustive et muscinale (Rydin & Jeglum, 2013). La strate muscinale est habituellement constituée des représentants du genre *Sphagnum*, mais aussi parfois d'autres genres de bryophytes tels que *Dicranum*, *Pleurozium* et *Polytrichum* (Newmaster & al., 1997). La strate herbacée est parfois constituée de plantes insectivores comme *Drosera* spp., et *Sarracenia purpurea*. Ce sont des plantes qui se sont adaptées afin de composer avec la faible teneur en nutriments dans la tourbe (Newmaster & al., 1997). Il est aussi possible d'y retrouver diverses espèces de carex (Rydin & Jeglum, 2013). La strate arbustive est habituellement composée d'espèces d'*Ericaceae* comme *Chamaedaphne calyculata* et *Rhododendron groenlandicum* (p. ex. Doyle, 1996; Warner & Asada, 2006). Finalement, la strate arborée est principalement occupée par *Betula populifolia, Larix laricina* et *Picea mariana* (Warner & Asada, 2006). Malgré que la végétation soit en apparence homogène à l'échelle de la tourbière, celle-ci varie en fonction principalement des gradients d'acidité-alcalinité, de profondeur de la nappe phréatique et d'apport en nutriments (Malmer, 1986; Zoltai & Vitt, 1995). Ces gradients physicochimiques ont des effets perceptibles sur la végétation à l'intérieur de la tourbière à deux échelles sur le long des gradients butte-dépression et centre-marge de la tourbière (Malmer, 1986).

Tout d'abord, il est possible d'observer l'influence des principaux gradients physicochimiques sur la végétation en analysant le gradient butte-dépression. Les plantes situées au fond d'une dépression seront plus proches de la nappe phréatique que les espèces situées au sommet (Andrus & al., 1983). Par exemple, chez les sphaignes, les espèces plus résistantes à la sécheresse poussent sur le sommet des buttes, mais leur répartition est limitée par la compétition avec les espèces qui se trouvent dans les dépressions (Rydin, 1993, Ayotte & Rochefort, 2019). Certaines espèces comme *Sphagnum fuscum* et *Sphagnum capillifolium* se situent préférentiellement sur le sommet des buttes, tandis que d'autres espèces comme *Sphagnum fallax* se retrouvent principalement dans les dépressions (Andrus & al., 1983; Ayotte & Rochefort, 2019). Il est aussi possible d'observer une concentration des éricacées et autres arbustes sur le haut des buttes, car ceci leur permet d'avoir une plus grande zone aérée pour étendre leurs racines (Rydin, 1993). La distribution des espèces de sphaignes dépend aussi du pH et de la concentration d'azote

et phosphore qui sont plus élevés dans les dépressions qu'au sommet des buttes (van der Molen & al., 1994).

Il existe un autre gradient de végétation à l'échelle de l'écosystème, celui du centre-marge de la tourbière. Les particularités de ce gradient qui sont au centre de ce travail seront abordées dans la section sur les marges des tourbières ombrotrophes. La section suivante abordera de façon générale les écotones et tentera de mettre en lumière leurs caractéristiques.

1.2. Définition et fonctions des écotones

L'écotone est la zone de transition entre deux écosystèmes adjacents dont les caractéristiques dépendent à la fois de l'influence des deux écosystèmes et des conditions propres à cette zone (Holland & al., 1990). Les écotones des milieux humides sont généralement associés avec un flux de nutriments plus important et par le même fait un cycle des nutriments plus rapide. Ils sont parfois associés à une plus grande richesse spécifique (Holland & al., 1990). Certains milieux humides comme les marais sont parfois perçus comme étant entièrement des écotones, car ils peuvent se trouver à la jonction entre l'écosystème terrestre et l'écosystème aquatique. Cependant, l'échelle d'analyse a une grande influence sur la définition de l'écotone (Kolasa & Zalewski, 1995). En effet, il est aussi possible de considérer la jonction entre le milieu humide et l'écosystème adjacent comme un écotone (Gosz, 1993). Par la même occasion, les facteurs expliquant les changements dans la composition en espèces de l'écosystème changent avec l'échelle d'analyse (Gosz, 1993).

Les milieux humides ayant été les plus étudiés dans le contexte relatif aux écotones sont les bandes riveraines des milieux fluviaux, lacustres et marins (Holland & al., 1990). Dans le cas présent, l'écotone est la mince zone située entre l'écosystème terrestre et aquatique et il peut s'agir, notamment, d'un marais, d'un marécage ou d'une mangrove. Ces écotones ont des fonctions similaires notamment en ce qui a trait à la filtration des eaux de surfaces et souterraines en captant les sédiments et les nutriments provenant du bassin versant (Fennessy & Cronk, 1997; De Steven & Lowrance, 2011). L'activité biologique plus intense dans ces zones de transition contribue à dénitrifier les écoulements de surface avant qu'ils ne se retrouvent dans le cours d'eau (Fennessy & Cronk, 1997). Ils sont aussi des refuges pour plusieurs espèces d'invertébrés et d'amphibiens en plus de contribuer à la conservation de zones de frai de certains poissons (De Steven & Lowrance, 2011).

L'écotone qui correspond à la zone de transition entre une tourbière et un écosystème terrestre est parfois appelé lagg et se distingue en partie des écotones présentés précédemment qui sont situés à l'interface d'un milieu terrestre et aquatique. La prochaine section abordera ce type d'écotone plus en détail et tentera de mettre en valeur les éléments qui nécessitent davantage de recherche.

1.3. Le cas particulier des marges des tourbières ombrotrophes

À l'échelle de la tourbière, il est possible d'observer une zone de transition entre la tourbière et le milieu terrestre sur sol minéral adjacent, souvent forestier. La zone de la marge comprend à la fois le lagg et le *rand* qui est en soi une zone de transition entre le lagg et l'intérieur du bog (Howie & al., 2011). Situé en bordure du bog, le *rand* est la zone

où la pente est la plus marquée et qui est souvent associée avec une augmentation du couvert arboré (Howie & al., 2011; Langlois & al., 2015). Dans le cadre de ce travail, les termes lagg et *rand* seront le plus souvent regroupés sous le terme plus général de marge, car il n'est pas toujours possible de les distinguer. La largeur de la marge dépend entre autres de la topographie. Une topographie généralement plate favorisera la formation d'une zone de transition plus étendue qu'une variation abrupte de la topographie (figure 1). Les marges des tourbières sont souvent marquées par une végétation distincte de la tourbière et de l'écosystème terrestre (Malmer & al., 1986). Ces variations s'expliquent en grande partie par l'hydrologie et la biogéochimie de la zone de transition (Howie & Meerveld, 2011).



**Baird et al. 2008. Lapen et al. 2005. Rvdin and Jeglum 2006

Figure 1 : Schéma de l'hydrologie et des principales caractéristiques physicochimiques de la zone de transition représentant deux cas de figure possibles en fonction de la topographie de la zone de transition. Les lignes pointillées indiquent la séparation entre l'acrotelme et le catotelme alors que les lignes pleines indiquent les limites d'influence des écoulements. Les flèches indiquent quant à elles la direction de l'écoulement (tiré de Howie & Meerveld, 2011).

1.3.1. L'hydrologie de la marge

La variation du niveau de la nappe phréatique en bordure de la tourbière explique en grande partie les changements de structure et de composition de la végétation dans le lagg. La structure convexe de la tourbière entraîne un écoulement vers les bordures (figure 1). De plus, la plus grande densité de la tourbe aux marges provoque une hausse relative de la nappe phréatique en bordure de la tourbière (Lewis & al., 2011). La topographie de l'écotone influence aussi la distance sur laquelle l'eau provenant du sol minéral agit. En effet, plus la transition est plate et longue, plus la distance sur laquelle agit l'eau du sol minéral sera grande. Par ailleurs, il existe un lien non négligeable entre l'hydrologie et la biogéochimie de l'écotone (Malmer & al., 1986). La variabilité de la végétation dans cette zone de transition découle donc d'une combinaison de ces deux facteurs (Paradis & al., 2015).

1.3.2. La biogéochimie de la marge

La marge est caractérisée par un enrichissement en nutriments ainsi que par une élévation du pH (figure 2). Cet enrichissement est causé par la rencontre entre les eaux pauvres de la tourbière et les eaux riches du sol minéral (Bragazza & al., 2005). L'ampleur du phénomène est déterminée entre autres par l'étendue de la zone de transition. Plus celle-ci est courte, plus la variation dans la composition de l'eau sera nette (Bragazza & al., 2005). La biogéochimie et l'hydrologie de la zone de lagg étant intensément liées, il est difficile de déterminer quelle est l'importance de chaque facteur sur la végétation de la zone de transition.



Figure 2 : Gradient de pH et de conductivité électrique dans la marge de la tourbière. Les mesures du higher rand et du lower rand ont été effectué en haut et en bas de la zone du rand respectivement (tiré de Langlois et al., 2015).

1.3.3. La végétation des marges

Les conditions édaphiques des marges expliquent en grande partie la composition et la structure particulière de la végétation des marges (figure 3). Dans le *rand*, la pente accélère l'écoulement de l'eau ce qui induit une baisse de la nappe phréatique et favorise la présence et la croissance des arbres et des arbustes dans la zone de bordure (Langlois & al., 2015; Paradis & al., 2015). Dans le lagg au bas de la pente, l'épaisseur de tourbe est moindre ce qui permet aux racines de facilement prospecter le sol organique afin d'atteindre le sol minéral sous-jacent riche en nutriments (Gorham, 1950). Le couvert arborescent et arbustif induit pour sa part une diminution du couvert de sphaigne et de plantes herbacées qui sont moins tolérantes à l'ombre (Paradis et al., 2015; Rochefort & al., 2019).



Figure 3: Variabilité du couvert de végétation dans la zone de marge (Paradis & al., 2015).

La position du lagg en périphérie de la tourbière rend celui-ci plus susceptible d'être perturbé par les activités anthropiques comme l'agriculture et l'étalement urbain que l'intérieur de la tourbière. De plus, les conditions biogéochimiques et hydrologiques du lagg moins stressantes qu'à l'intérieur de la tourbière pourraient permettre l'établissement de plantes exotiques envahissantes.

1.4. Perturbations anthropiques affectant les tourbières ombrotrophes

Les tourbières de l'est du Canada sont affectées par une grande variété de perturbations. Dans les zones plus reculées, les tourbières sont principalement perturbées par la construction de réservoirs de barrage hydroélectrique (Turetsky & al., 2002; Poulin & al., 2004). En régions plus densément peuplées, elles sont principalement perturbées par les activités agricoles et l'exploitation forestière (Poulin & al., 2004; Poulin & al., 2016). D'autres industries plus marginales comme l'exploitation de la tourbe horticole jouent aussi un rôle dans la diminution de la superfície occupée par les tourbières ombrotrophes (Warner & Buteau, 2000; Turetsky & al., 2002). Toutes ces activités anthropiques ont le potentiel de faire disparaître complètement les tourbières affectées. Les activités agricoles et forestières qui affectent principalement les tourbières des basses terres du Saint-Laurent (Poulin & al., 2016) ont aussi pour conséquence de drainer les tourbières sans les faire disparaître.

1.4.1. Drainage de la tourbe

Le drainage a comme principal effet d'abaisser le niveau de la nappe phréatique, mais il rend aussi les tourbières plus sujettes aux fluctuations de la nappe phréatique (Holden & al., 2006). La tourbe sèche possède une plus grande porosité, ce qui a pour conséquence de faciliter l'écoulement de l'eau à travers la tourbière, ce qui amplifie l'assèchement de l'écosystème (Holden & al., 2006; Ballard & al., 2012). Le drainage a aussi comme effet d'augmenter l'épaisseur de l'acrotelme et par le même fait d'exposer une plus grande épaisseur de tourbe à des conditions d'aérobie. Waddington & Price (2000) ont démontré que les tourbières drainées émettaient environ trois fois plus de CO₂ comparativement aux écosystèmes intacts. Bien que les tourbières intactes agissent comme puits nets de carbone, les tourbières drainées pourraient voir leur rôle inversé (Waddington & Price, 2000). Les conditions aérobies ont aussi comme impacts de faciliter la minéralisation de la matière organique et d'accélérer le cycle de l'azote (Choi & al., 2007). L'effet de cette minéralisation plus rapide combinée à de plus grandes fluctuations de la nappe phréatique peut aussi causer une augmentation de la concentration en nutriments dissouts dans l'eau des canaux de drainage entourant les tourbières (Koskinen & al., 2017), le tout amplifiant l'appauvrissement des tourbières drainées.

En effet, l'abaissement du niveau de la nappe phréatique peut induire en quelques décennies des changements de la végétation des fragments de tourbières restants (Talbot & al., 2010; Pasquet & al., 2014). Les tourbières drainées ont généralement un couvert arboré plus important que les tourbières ombrotrophes non perturbées, soutenu par la nappe phréatique plus basse et la plus grande disponibilité en nutriments (Choi & al., 2007;

Pasquet & al., 2014). Les études de Tousignant & al., (2010) et de Pasquet et al. (2014) ont aussi montré que le drainage favorise l'implantation d'espèces végétales exotiques et non spécifiques aux tourbières.

1.4.2. Plantes exotiques envahissantes dans les milieux humides

L'ensemble des effets du drainage se font ultimement sentir sur la composition de la végétation des sites perturbés. Selon Lavoie (2019), une espèce exotique est une espèce qui a été introduite volontairement ou non dans un nouvel habitat par l'humain. Une espèce envahissante, quant à elle, est une espèce qui domine l'écosystème par son avantage compétitif contre les autres espèces (Lavoie, 2019). Bien que la majorité des espèces introduites ne causent pas de dommages particuliers aux écosystèmes locaux, certaines sont envahissantes et peuvent avoir des conséquences majeures (Lavoie, 2019). Il est aussi important de noter que bien que la plupart des espèces envahissantes soient exotiques, certaines espèces indigènes peuvent elles aussi devenir envahissantes lorsque les conditions propices à son invasion sont rencontrées comme, c'est le cas pour Ambrosia artemisiifolia (Valéry & al., 2008; Lavoie, 2019). Plusieurs espèces exotiques envahissantes sont déjà abondantes dans les milieux humides de l'Ontario et du Québec comme Phragmites australis subsp. australis (Belzile, 2010). Cette espèce de graminée a tendance à former de vastes colonies denses dans les milieux humides perturbés par les activités anthropiques (Galatowitsch & al., 1999). D'autres espèces comme Frangula alnus s'établissent plutôt dans les marécages ainsi que dans les tourbières (Berg, 2016). Cependant, très peu d'études portent spécifiquement sur la présence d'espèces exotiques envahissantes dans les tourbières de l'est du Canada (Tousignant & al., 2010; Pasquet & al., 2014).

Les plantes exotiques envahissantes sont généralement caractérisées par la diversité des techniques de reproduction qu'elles utilisent. Il a été démontré que l'espèce Phragmites australis subsp. australis a la capacité de se disperser sur de longues distances grâce à sa grande production de graines. Cependant, l'espèce arrive à envahir rapidement un endroit précis en se reproduisant de façon végétative (Belzile & al., 2010; Albert & al., 2015). Si certaines espèces comme Phragmites australis subsp. australis peuvent facilement coloniser les marais avoisinants des tourbières, Frangula alnus a un plus grand potentiel d'établissement au sein de la tourbière, car les conditions abiotiques lui sont favorables (Berg & al., 2016). Cette espèce est davantage présente dans les marécages et les tourbières où la nappe phréatique est plus basse et stable que dans les marais (Berg & al., 2016). Dans les tourbières, la présence de *Frangula alnus* concorde souvent avec la présence des buttes (Berg & al., 2016). De plus, Frangula alnus parvient à coloniser ces milieux, car il tolère une grande gamme de pH (4-7, 5) (Godwin, 1943; Frappier & al., 2003). Ceci permet aux graines de germer dans des sols acides comme ceux des tourbières ombrotrophes qui avoisinent souvent des pH de 4 (Godwin, 1943). Dans la zone de marge, le pH y est habituellement plus élevé, ce qui facilite davantage l'implantation de cette espèce (Howie & Meerveld, 2011).

Certains facteurs favorisent aussi l'implantation d'espèces exotiques envahissantes, notamment le développement des réseaux routiers et du transport maritime (Jodoin & al., 2008). En effet, les eaux de ballast des navires permettent de transporter les propagules sur de grandes distances. Les graines encore viables peuvent s'implanter sur les berges des cours d'eau et ainsi envahir de nouveaux écosystèmes (Maheu & de Blois, 2006). Par ailleurs, les canaux aux abords des routes constituent des milieux propices à la croissance d'espèces exotiques envahissantes. L'épandage de sels sur les routes durant l'hiver augmente la salinité de l'eau ce qui a pour effet de favoriser l'implantation d'espèces exotiques envahissantes comme Phragmites australis subsp. australis (Vasquez & al., 2006). Les milieux humides ou les tourbières proches des axes routiers ou connectés hydrologiquement à d'autres milieux humides sont donc plus susceptibles d'être envahis par des plantes exotiques envahissantes (Maheu & de Blois, 2006). La proximité des milieux humides aux zones agricoles semble aussi favoriser leur implantation, car l'eau de ruissellement y est souvent enrichie en nutriments comme l'azote et le phosphore qui permettent de maintenir la productivité de ces espèces (Galatowitsch & al., 1999). De manière plus générale, les activités anthropiques ont tendance à favoriser l'implantation d'espèces exotiques envahissantes.

Certaines espèces comme *Frangula alnus* ou *Phragmites australis* subsp. *australis* ont tendance à former des colonies denses au détriment des espèces indigènes puisqu'elles utilisent plusieurs stratégies de reproduction (Belzile & al., 2010; Berg & al., 2016). La présence de *Frangula alnus* a aussi été associée à une plus faible densité de semis d'arbres et d'herbacées indigènes dans les sous-bois fortement envahis (Frappier & al., 2004). À long terme, l'envahissement pourrait mener à des modifications de la structure de l'écosystème bien que cela n'ait pas été formellement démontré.

La présence d'espèces exotiques envahissantes dans les milieux humides est aussi associée à une modification du cycle de l'azote et parfois du cycle du phosphore (Corbin & D'Antonio, 2004). La présence de plantes vasculaires exotiques envahissantes est aussi généralement associée à une augmentation de la minéralisation de l'azote (formation de NH_4^+) et à son immobilisation dans le sol et donc à un appauvrissement global en azote $(NO_2^-$ et NO_3^-) disponible pour les plantes (Ehrenfeld, 2003). Par contre, ces effets sont observables uniquement lorsque les plantes exotiques parviennent à former des colonies homogènes et denses (Houlahan & Findlay, 2004).

Par ailleurs, une grande partie des études traite de la présence des plantes exotiques envahissantes dans les milieux humides possédant un sol minéral et peu d'études abordent la présence de plantes exotiques envahissantes à l'intérieur des tourbières (Tousignant & al., 2010). Si les conditions édaphiques des tourbières ombrotrophes ne sont pas nécessairement propices à l'établissement d'espèces exotiques envahissantes, les conditions biogéochimiques particulières de la marge pourraient offrir un point d'entrée idéal.

À la lumière de la revue de la littérature, il en découle quelques points d'interrogation concernant le rôle de la marge dans la préservation des tourbières dans un contexte de perturbations anthropiques. Entre autres, en ce qui concerne la capacité de régulation hydrologique des marges des tourbières qui ont été fortement perturbées par les activités anthropiques. Le drainage des tourbières peut entraîner une modification des cycles des nutriments qui peuvent avoir des impacts sur la composition de la communauté végétale (Waddington & Price, 2000; Choi & al., 2007; Pasquet & al., 2014). Les marges sont aussi par leur nature plus susceptibles d'être colonisées par des espèces non spécifiques aux

milieux humides ou exotiques (Malmer, 1986; Howie & Meerveld, 2011). Ces espèces pourraient avoir à leur tour des impacts sur le fonctionnement des marges (Ehrenfeld, 2003; Tousignant & al., 2010).
Objectifs de recherche

Très peu d'études se sont concentrées sur la structure de la végétation des marges des tourbières ombrotrophes, particulièrement dans un contexte d'anthropisation du paysage. Ce travail de recherche vise donc à déterminer comment les perturbations anthropiques au pourtour des tourbières affectent la végétation et la biogéochimie des marges des tourbières ombrotrophes en région tempérée. Pour ce faire, la structure spatiale des communautés végétales des marges des tourbières choisies pour représenter un gradient de perturbations sera d'abord étudiée. Ensuite, les facteurs biogéochimiques expliquant la composition végétale seront identifiés. Finalement, les liens entre la végétation et la biogéochimie des sites seront comparés tout en considérant le contexte dans lequel s'inscrit chacun de ces sites.

J'émets l'hypothèse que la proximité de zones agricoles et/ou urbanisées avec les marges favorise l'implantation d'espèces non spécifiques aux milieux humides et exotiques. Aussi, il est probable que les sites fortement perturbés et drainés favorisent l'implantation d'arbres et par le même fait d'espèces plus tolérantes à l'ombre. La méthodologie et les résultats de ce travail de recherche seront présentés dans le chapitre suivant sous la forme d'un article scientifique.

Chapitre 2: The role of anthropogenic pressures on the functions and structure of bog margins

2.1. Avant-propos

Ce chapitre constitue le cœur de mon mémoire. Il s'agit d'un manuscrit rédigé en anglais qui sera soumis dans une revue scientifique révisée par les pairs. Cet article vise à démontrer la relation entre la végétation et les conditions environnementales des marges des tourbières ombrotrophes en région tempérée et d'apporter de nouvelles perspectives pour leur conservation.

Ma directrice, Julie Talbot, et ma co-directrice, Stéphanie Pellerin, ont supervisé la réalisation du projet. Pour ma part, j'ai participé et organisé l'ensemble de la campagne de terrain auquel ont participé ma directrice et co-directrice. J'ai aussi réalisé la grande majorité des analyses de laboratoire à l'exception des analyses de C et N élémentaires qui ont été réalisées par Dominic Bélanger au Groupe interuniversitaire de limnologie (GRIL). J'ai aussi réalisé les analyses statistiques des données, produit les figures et rédigé l'article. En tant que co-autrices de l'article, Julie Talbot et Stéphanie Pellerin ont révisé le manuscrit.

2.2. Abstract

Peatland margins are ecotone between the center of the peatland and the adjacent terrestrial ecosystems. They are characterized by their distinctive plant communities and rapid nutrient cycling. Their structure and role have mostly been studied in undisturbed landscapes. This study aims to understand how anthropogenic disturbances affect the structure and functions of bog margins. We collected data on three bogs located in the temperate zone of southern Canada and affected by a gradient of disturbance. We found that the vegetation and biogeochemistry of bog margins are representative of the level of disturbance of each peatland. Least disturbed peatlands like Lac-à-la-Tortue and Mer Bleue had similar margin vegetation composition and biogeochemistry compared to previous margins classification. Lac-à-la-Tortue margins do not have a transitional vegetation community while Mer Bleue margins have one or two transitional vegetation communities. However, the presence of some exotic species such as Frangula alnus and Phragmites australis subsp. australis on Mer Bleue is indicative of some level of disturbance. Finally, we found that Alfred bog was affected by substantial water table drawdown and severe tree and non-wetland species encroachment on its margins. Restauration work would probably be needed in the long run to maintain the proper functioning of the margins.

Keywords: Margins, peatland, disturbance, vegetation, biogeochemistry disturbance, vegetation, biogeochemistry

2.3. Introduction

Ecotones are transition zones located at the interface of two ecosystems associated with high nutrient fluxes and species richness (Holland & al., 1990). Some wetlands like marshes and swamps are often considered ecotones when located between terrestrial and aquatic ecosystems (Holland & al., 1990; Kolasa & Zalewski, 1995). These ecotones filter runoff by taking up sediments and nutriments (Fennessy & Cronk, 1997; De Steven & Lowrance, 2011). Additionally, they act as a habitat for many species of plants, invertebrates, and occasionally fish (De Steven & Lowrance, 2011). The ombrotrophic peatland (bog) margins (often referred to as "lagg") are the ecotone between the bog expanse and the upland ecosystems and therefore constitute a continuum between the two ecosystems (Howie & Meerveld, 2011).

Peatland margins have received attention because of their distinctive plant communities and peculiar functions. Margins are often characterized by swamp or fen-like plant communities and dense tree and shrub cover sustained by the bog and upland runoffs (Malmer, 1986; Ratcliffe & al., 2017). Therefore, they tend to have a higher nutrient availability and turnover than the bog expanse (Paradis & al., 2015). Their shallow peat layer allows trees and shrubs to grow taller as their root system can reach the underlying mineral soil (Gorham, 1950). The high bulk density and low hydraulic conductivity of the peat in the margins also make them more susceptible to water table fluctuation than the bog expanse, which can further contribute to tree and shrub encroachment (Baird & al., 2008). In addition, margins are essential to maintain a raised water table inside the bog during dry periods as well as allowing the excess runoff to drain during the wet season (Baird & al., 2008; Howie & al., 2011).

By their nature, margins are sensitive to anthropogenic disturbances in the adjacent ecosystems. Anthropogenic disturbances such as agriculture and urban development are the main threats to bog margins in the suburban regions (Poulin & al., 2016). Heavily disturbed peatlands are usually associated with intense drainage favoring tree and exotic species encroachment (Tousignant & al., 2010; Pasquet & al., 2014). However, the impacts of these perturbations on peatland margins have not been extensively studied. The main goal of this study is to determine how anthropogenic disturbances affect the vegetation and biogeochemistry of bog margins. More precisely, we compared the plant composition and biochemistry of margins in three bogs with similar developmental history but different anthropogenic pressures in the surrounding upland matrix representing a gradient of disturbance.

We expect margins of least disturbed bogs to have typical vegetation assemblage compared to the previous classification (Howie & Merveeld, 2011; Paradis & al., 2015) as well as an increase of the water table depth. On the other hand, we hypothesized that margins of bogs located in a suburban or agricultural area are enriched in nutrients which enables the encroachment of exotic species or non-wetland species. In addition, the drainage of the margins on severely disturbed sites could also promote tree encroachment and a replacement of wetland species by non-wetland species.

2.4. Methodology

2.4.1. Study area

This study was conducted on three bogs located in the St. Lawrence lowlands of southern Canada (figure 4). Mer Bleue ($45^{\circ} 23' 32'' N | 75^{\circ} 30' 45'' W$; 28 km²) and Alfred ($45^{\circ} 29' 49'' N | 74^{\circ} 51'57.24''W$; 40 km²) bogs are located in southeastern Ontario and the Lac-à-la-Tortue ($46^{\circ} 33' 9'' N | 72^{\circ} 39' 41''W$; 66 km² also including fen areas) is located in southcentral Québec. The average temperature spans from 4.8 °C (Lac-à-la-Tortue) to 6.4 °C (Mer Bleue), while average precipitations are fairly similar among sites (ranging from 943 to 1085 mm) (Environment and Natural Resources Canada, 2016).



Figure 4: Sites location in the St. Lawrence Lowlands valley, Eastern Canada.

The sites were selected to represent a diversity of levels and types of disturbances in their surrounding landscape (table 1). Although all these bogs reached ombrotrophic conditions approximately 4500 to 5000 BP, their actual vegetation is representative of the more recent

environmental changes due to anthropogenic disturbances (Elliott & al., 2012; Pilote & al., 2018). Lac-à-la-Tortue is still mostly surrounded by forests (Pilote & al., 2018). Although located near the town of Trois-Rivières and crossed over by a hydroelectric power line, this bog has been minimally disturbed. Mer Bleue bog is located in a mosaic of agricultural fields and recent urban development (Arroyo-Mora & al., 2018). Finally, Alfred bog, the most severely disturbed site, is located in an agricultural region, and part of the bog was either converted to agricultural fields or extracted for horticultural purposes (Warner & Buteau, 2000).

Site	Transect	Landscape disturbances	Disturbance level	
Lac-à-la-Tortue	LT1	Abandoned drainage ditch, hunting trails		
	LT2	Hunting trails, powerlines, service road		
	LT3	Hunting trails		
	LT4	Abandoned drainage ditch	Low	
	LT5	Powerlines, service road		
	LT6	Road, underground gas pipeline		
	LT7	Residential development, ATV tracks		
Mer Bleue	MB1	Agriculture field	Medium	
	MB2	Residential development, road		
	MB3	Road		
	MB4	Access road, beaver dam, boardwalk		
	MB5	Residential development		
	MB6	Landfill, residential development		
	MB7	Abandoned drainage ditch, agricultural field, residential development		
Alfred *	AL1	Agricultural field, boardwalk		
	AL2	Agricultural field		
	AL3	Agricultural field, hunting trails		
	AL4	Abandoned drainge ditch, agricultural field	High	
	AL5	Agricultural field, peat extraction		
	AL6	Agricultural field, peat extraction		
	AL7	Agricultural field		

Table 1: Description of the bogs surrounding landscape disturbances

* Note: Alfred bog natural margins have been destroyed due to previous site disturbance (Warner & Buteau, 2000)

2.4.2. Field sampling

We conducted fieldwork during summer 2017 and 2019 at Alfred and Mer Bleue bogs, and in summer 2019 at Lac-à-la-Tortue. We collected data along seven transects per bog (21 transects in total), selected to represent the natural variability of the margins and based on their accessibility. Each transect was located perpendicularly to a margin and had a variable length. The beginning of each transect was positioned in the bog expanse; i.e., where the vegetation communities were typical of ombrotrophic conditions with the presence of ericaceous shrubs and a continuous Sphagnum mat, and where species indicative of minerotrophic / transitional communities were absent (figure 5). We ended the transects when peat was less than 30 cm thick, hence the transects only comprise the portions of the margins that are considered to be part of the peatlands (Howie & al., 2011, Paradis & al., 2015). The plots located near the starting point of the transect will be referred to as "near the bog expanse", while plots located near the end of the transect will be referred to as "near the margin limits". When the transition from organic to mineral soil was not clearly defined, soil samples were also taken at 30 cm of depth using a Russian corer. These samples were later analysed in the laboratory to determine the margin limit with regard to the organic content of the soil. We considered samples with organic carbon content lower than 17% as part of the mineral soil (Soil Classification Working Group, 1998). Sampling plots of 20 m² (10 m long and 2 m wide) were located continuously along the transects to cover the whole transitional zone. GPS coordinates were taken in the middle of each plot (n = 144).



Figure 5: Top) Schematic of a transect on Mer Bleue. The starting point (red star) is located inside the bog to fully include the margin. Each point is spaced by 10 m and represents the center of the quadrat where sampling of abiotic parameters was done. The grey area centered on the black point is an example of the surface on which the vegetation inventory and coverage estimate were done. The blue star represents the end of the transect and the margin where the organic layer of the soil was less than 30 cm. Bottom left) Typical transect at Alfred bog. Bottom right) Typical transect at Lac-à-la-Tortue.

Vegetation inventory

Within each plot, we did a complete inventory to collect presence-absence data for all vascular species (figure 5). We also visually estimated the cover of the four most abundant species in each plant strata (moss, grasses, shrubs, and trees) using a 5 % increment. When less than four species composed more than 90 % of the strata, the cover was estimated only for these species.

Peat and water sampling

We measured peat thickness using a metal probe inserted in the peat deposit in the center of each plot. Peat samples were also extracted at 15cm depth and stored in plastic bags at 4°C until further analyses. We measured the water table level relative to the peat surface from an excavated well in the center of each plot after the water level had stabilized. We also collected water samples with polypropylene centrifugation tubes in the same hole and kept them at 4 °C until further pH and dissolved nutrient content analysis

2.4.3. Laboratory analysis

Water chemistry

In the lab, we measured the pH and electrical conductivity (EC) on the water samples using a pH meter (Fischer Accumet pH Meter AR10). We then measured dissolved organic carbon (DOC), dissolved nitrogen (DN), and dissolved phosphorus (DP) on water samples filtered at 0,20 µm. We measured DOC and DN with a Shimadzu TOC-V total organic carbon analyzer. To perform DP analyses, we first digested water samples using potassium persulfate. We then analysed the samples using a Lachat Flow injection analyzer. For statistical purposes, samples with a concentration under the detection limit were attributed the value of half the detection limit (Ebina & al., 1983).

Soil chemistry

We dried soil samples at 60 °C for 24 hours and then performed analyses on dried samples. We measured organic matter, organic carbon (Corg), and carbonate (CaCO₃) contents of the peat using the loss on ignition method (Chambers & al., 2010). We first heated the soil samples at 550 °C for 4 hours to determine the organic carbon content and then heated it again at 1000 °C for an hour to determine the inorganic carbon content. We weighted samples between each step. Next, we measured phosphorus concentration (P) by colorimetry on peat samples previously digested using nitric acid (Murphy & Riley, 1962; Wilson & al., 2005). We determined the concentration using a spectrometer (Shimadzu UV-1800 UV Spectrometer) set at a wavelength of 712nm (Murphy & Riley, 1962). We performed elementary carbon (C) and nitrogen (N) analysis of the encapsulated dried soil samples using a Thermo ScientificTM EA-1108CHNS-O Element Analyzer. Finally, mass stoichiometric ratios (C:N, C:P, and N:P) were calculated based on nutrient concentrations.

2.4.4. Statistical analysis

Margin vegetation groups and indicative species

To identify patterns in the vegetation coverage of the ecotone, we performed a K-means clustering on Hellinger transformed coverage data. The Calinski criterion was used to determine the optimal number of groups for each bog (Borcard & al., 2011) with 9999 permutations.

We then used the clustering results to perform indicator species analysis (IndVal). This function combines species specificity (A_{kj}) and fidelity (B_{kj}) to a site to determine how representative that species is to the cluster (Legendre, 2013). Specificity is determined by the mean abundance of a species of sites within a cluster divided by the mean abundance in all sites. Fidelity is calculated with the number of sites where the species is found in the cluster divided by the number of sites in the cluster (Legendre, 2013).

Bog environmental conditions comparison

To compare the number of species per quadrat, the environmental variables (WTD, peat depth, pH, EC, DOC, DP, DN, Corg, CaCO₃, C, N, P, C:N, C:P, N:P) and the transect length between each bog, we performed an analysis of variance (ANOVA) (Legendre & Legendre, 2012) and Tukey Honest Significant Differences (Tukey HSD) at p < 0.05).

Site biogeochemistry influence on vegetation

We performed a redundancy analysis (RDA) to determine the correlation between the standardized environmental data (explicative variables) and the previously normalized vegetation coverage matrix (response variables) for each site individually. We used the Shapiro test to assess the normality of the environmental data. We then applied transformations when it significantly increased the normality (Legendre & Legendre, 2012). We took environmental data transformation into consideration when interpreting the results, especially for inverse transformations. It was not possible to measure the water table at some plots in Alfred bog, therefore we replaced the missing values by the average of the two preceding points for which the data were available to acknowledge the natural gradient of the margins (Legendre & Legendre, 2012). Then, we performed a forward

selection due to high collinearity between variables (Legendre & Legendre, 2012). Most water parameters were excluded, except pH. Also, the forward selected variables were not the same for each site impeding comparison. Therefore, we arbitrarily selected a set of variables according to their relevance (Legendre & Legendre, 2012). In the final RDAs, we included the following variables: distance to the start of the transects, water table depth, peat depth, water pH, and percentage of soil elements (organic carbon, carbonate, carbon, nitrogen, phosphorus, and carbon to nitrogen ratio). We tested the significance of the axis and the RDA by permutation (n=999). Then we tested the collinearity of the explanatory variables to assure the explanatory power of the RDA.

Finally, we performed a multivariate regression tree (MRT) to assess the explanatory power of the environmental variables. MRT analysis was used to ascertain the explanatory power of some variables identified by the RDAs. We choose the number of branches of the trees according to the number of clusters identified with the k-means partitioning and the CVRE graphs.

We used the VEGAN package to normalize the vegetation data and perform the K-means partitioning and the RDA (Oksanen & al., 2020). To perform the IndVal, we used the LABDSV package (Roberts, 2019). Finally, we used the MVPART to execute the MRT (Therneau & Atkinson, 2014). We performed all statistical analysis with R version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.4. Results

Margin width, as determined from transect length, was similar among bogs (figure 6). Nonetheless, we measured the widest margin at Mer Bleue (130 m) and the shortest at Lacà-la-Tortue (30 m). The water table level was significantly deeper at Alfred bog, where it never reached the surface as opposed to the two other bogs (figure 6). The margin peat deposits were also significantly thicker at Alfred bog compared to Mer Bleue and Lac-àla-Tortue (figure 6). The thickest deposit was measured at Alfred bog (6 m) while it never exceeded 1.5 m at Lac-à-la-Tortue (appendix 1).



Figure 6: Boxplots of the One-way ANOVA of the transect length, water table depth, and peat depth of the bog margins (LT: n = 41, MB: n = 56, AL: n = 43). The line within the box indicates the median, the outline of the box indicates the 25th and 75th percentiles, and the whiskers the extreme data within the 1.5 range. Outliers are shown by simple dots. Significantly different bogs (p-value < 0.05) are marked by different letters.

2.5.1. Margin vegetation

Despite the fact that we recorded the highest total number of species at Mer Bleue, we measured a significantly lower average number of species per quadrat compared to Alfred and Lac-à-la-Tortue (appendix 1; figure 7). Overall, we identified 20 non-wetland species; the highest number was recorded on Alfred (n=15) and the smallest one on Mer Bleue (n=10) (figure 7). While we observed no exotic species in the margins of Lac-à-la-Tortue

bog, seven were found at both Mer Bleue and Alfred bogs for a total of 10 different exotic species (figure 7).



Figure 7: Plant species composition comparison of the peatland. The left graph shows the significant differences in the average number of species per quadrat between peatlands indicated by letters (p-value < 0.05) are indicated on the boxplot by different letters. The line within the box indicates the median, the outline of the box indicates the 25^{th} and 75^{th} percentiles, and the whiskers the extreme data within the 1.5 range. Outliers are shown by simple dots. The right graph shows the number of species by functional group (exotic, non-wetland, and total) by peatland.

Margins vegetation partitioning and indicator species

Based on k-means partitioning, two distinct margin plant communities were identified at Lac-à-la-Tortue bog (appendix 2; figure 8). The position of the plots along the margins did not explain the partitioning of the plot as plots from each end of the transects (bog expanse and margin limit) are found in both groups (figure 8). In fact, the plots (n = 12) in the first group belonged to the same two transects and were characterized by a fen-like vegetation indicated by the presence of *Alnus incana* subsp. *rugosa* and *Carex aquatilis* (table 2). The second group was composed of the remaining plots (n = 29), all part of the other five

transects. Plots of this group were characterised by a bog-like vegetation indicated by the presence of *Larix laricina* and *Sphagnum* spp. (table 2)



Figure 8: Lac-à-la-Tortue vegetation clustering represented on the PCA. In green, the first identified cluster of sites. In blue, the second group of sites. Distance to the inside of the bog is indicated by the greyscale.

Sites	Groups	Species	Nb. of sites	Index Value
Les à la Tortus	1	Alnus incana subsp. rugosa Carex aquatilis	n = 12	0.658 0.899
Lac-a-la-Tottue	2	Larix laricina Sphagnum spp.	n = 29	0.769 0.597
	1	Frangula alnus	n = 11	0.524
	2	Typha angustifolia	n = 16	0.936
Mer Bleue	3	Larix laricina Shagnum spp. Polytrichum strictum	n = 29	0.555 0.598 0.567
	1	Acer rubrum Betula populifolia Aronia melanocarpa Rubus pubescens	n = 25	0.606 0.738 0.553 0.520
Alfred	2	Larix laricina Chamaedaphne calyculata Gaylussacia bacata Shagnum spp. Polytrichum strictum	n = 29	0.653 0.545 0.363 0.826 0.679

Table 2: Indicator species of previously identified groups for each peatland (p-value < 0.05).

Even though the Calinski criterion was maximized for two groups, the partitioning by three groups offers a more detailed description of the vegetation of Mer Bleue margins (figure 9). The indicator species *Frangula alnus* and *Typha angustifolia* characterized the first and second groups respectively (table 2). Plots (n = 29) that composed the third group are characterized by a bog-like vegetation indicated by the presence of *Larix laricina*, *Polytrichum strictum*, and *Sphagnum* sp. Five transects out of seven were composed of all three communities where the *Frangula alnus* community was located between the bog-like community (near the bog expanse) and the *Typha angustifolia* community (near the limit

of the margin). The two other transects were only a combination of the typical bog community and the *Typha angustifolia* community.



Figure 9: Mer Bleue vegetation clustering represented by PCA. The three clusters are identified by the colored polygon around the points. The distance to the inside of the bog is shown by the greyscale.

Two groups were identified at Alfred bog (figure 10). The first group contained plots (n = 25) that were located near the limit of the margins. These plots were characterized by the

indicator species *Acer rubrum*, *Aronia melanocarpa*, *Betula populifolia*, and *Rubus pubescens*. The second group contains the plots (n = 22) located toward the bog expanse and characterized by indicator species typical of a bog-like vegetation (table 2). Contrary to Mer Bleue and Lac-à-la-Tortue, all the transects on Alfred shared the same pattern and comprised plots part of the two groups.



Figure 10: Alfred bog vegetation clustering represented by PCA. Groups are shown by the green and blue polygon. The distance to the center of the peatland is indicated by the grey gradient.

2.5.2. Influence of edaphic parameters on vegetation

Water parameters varied considerably within and between bogs (appendix 1; figure 11). Mean water pH was significantly higher at Mer Bleue than at the two other bogs, it was also more variable. The DOC and DN were also significantly lower in this bog than in the two other bogs (figure 11). Mean water EC was significantly higher at Alfred bog than at Lac-à-la-Tortue. Water DP did not differ significantly between bogs.



Figure 11: Boxplots of the One-way ANOVA of the water chemistry of the bogs margins. Water parameters tested were pH, electrical conductivity (EC), dissolved organic carbon content (DOC), dissolved nitrogen content (DN), and dissolved phosphorus content (DP). The line within the box indicates the median, the outline of the box indicates the 25th and 75th percentiles, and the whiskers the extreme data within the 1.5 range. Outliers are shown by simple dots. Significantly different bogs (p-value < 0.05) are marked by different letters.

Overall, the average soil carbon content was similar among bogs as we found no significant differences for total carbon content, total nitrogen content, and C:N ratio between bogs (appendix 1; figure 12; figure 13). However, the significantly lower total phosphorus content in Alfred bog also translated in a significantly higher C:P and N:P ratios for this site (figure 12). Lac-à-la-Tortue had a higher organic carbon content than Alfred whilst it also had a smaller range than the two other bogs. Finally, Mer Bleue had a significantly greater carbonate content than Alfred.



Figure 12:Boxplots of the One-way ANOVA of the soil chemistry of the bogs margins. Tested soil parameters are organic carbon content (Corg%), carbonate content (CaCO3%), total carbon content (C%), nitrogen content (N%), and phosphorus content (P%). The line within the box indicates the median, the outline of the box indicates the 25th and 75th percentiles, and the whiskers the extreme data within the 1.5 range. Outliers are shown by simple dots. Significantly different bogs (p-value < 0.05) are marked by different letters.



Figure 13: Boxplots of the One-way ANOVA of the soil stochiometric ration of the bogs margins. Tested soil parameters are carbon to nitrogen ratio (C:N), carbon to phosphorus ratio (C:P), and nitrogen to phosphorus ratio (N:P). The line within the box indicates the median, the outline of the box indicates the 25th and 75th percentiles, and the whiskers the extreme data within the 1.5 range. Outliers are shown by simple dots. Significantly different bogs (p-value < 0.05) are marked by different letters.

Vegetation and edaphic conditions

All RDA on individual bogs and the two first axis of these analyses were significant and explained between 37.5 and 39.8% of the variance (appendix 3). Plots located close to the bogs expanse were correlated with a high *Chamaedaphne calyculata* and *Sphagnum* coverage (figure 14). They were also characterized by lower pH, higher organic carbon content, and thus a greater C:N ratio than the plots located near the margins. Consequently, plots near the limits of the margins had a higher nitrogen content thus a relatively lower C:N ratio than the plots near the bog expanse. MRT analysis also confirmed the relative importance of the C:N ratio as the main factor predicting the vegetation of the sites (appendix 4, appendix 5).

Lac-à-la-Tortue and Mer Bleue plots located near the limits of the margins were correlated with shallow peat deposits. However, the plant communities associated with these plots were very different between each bog. Lac-à-la-Tortue had a tree cover mainly composed of *Acer rubrum* and *Betula populifolia*, while Mer Bleue plots were associated with an extensive *Typha angustifolia* cover. These plots at Mer Bleue were also correlated with a higher CaCO₃, N, and P content.

As for Lac-à-la-Tortue, the plots near the limits of the margins at Alfred were associated with a high cover of *Acer rubrum* and *Betula populifolia*. However, the cover of shrub species such as *Aronia melanocarpa*, *Vaccinium corymbosum*, and *Vaccinium myrtilloides* was greater. Contrary to the two other peatlands, the plant community near the margin limits of Alfred bog were correlated with deep water table level.



Figure 14: Redundancy analysis of vegetation according to the abiotic conditions of the bogs. A) Lac-à-la-Tortue. B) Mer Bleue. C) Alfred. Plant species coverage is represented by red arrows. Blue arrows correspond to environmental explanatory variables. Distance from the starting point inside the bog is shown by the greyscale of the dot. The percentage of explanation is indicated on the axes.

2.6. Discussion

2.6.1. Margins typology

Based on previous work on margins classification (Paradis & al., 2015), we were able to distinguish four margin types (figure 15). Margins without transitional communities like on Lac-à-la-Tortue or with the presence of a swamp or marsh community like found on Mer Bleue have also been reported before on relatively intact peatlands (Howie & al., 2011; Paradis & al., 2015). The lack of transitional communities on Lac-à-la-Tortue could be related to the relatively flat transition between the bog and the mineral soil as well as the structure of the peatland complex (Howie & al., 2011; Pilote & al., 2018). Bog margins with tree encroachment like the ones found on Alfred have also been observed before on more heavily disturbed peatlands (Pasquet & al., 2014; Howie & al., 2019). If a high tree and shrub cover in margins is not unusual, species like *Prunus serotina* and *Pinus strobus* are not typical of margin vegetation (Howie & al., 2011).



Figure 15: Schematic representation of margins types identified on the three peatlands. A) Margins without transitional community. B) Single community margins with *Typha angustifolia* found on Mer Bleue. C) Two communities margins with *Frangula alnus* and Typha angustifolia as indicator species. D) Anthropogenic margins with tree community.

2.6.2. Anthropogenic disturbances effects on margins

Generally, the increase in nutrient content and pH that we found in the margins of Lac-àla-Tortue and Mer Bleue is coherent with the expected patterns (Langlois & al., 2015). Despite the fact that Mer Bleue edaphic conditions do not indicate a high level of disturbance, the vegetation composition of its margins could indicate otherwise. The expected elevation of the water table at the limits of the margins was not observed on Alfred. This could explain most of the peculiar vegetation composition of Alfred bog margins (Lewis & al., 2011).

Encroachment of non-wetland and exotic species

Exotic species such as *Phragmites australis* subsp. *australis* and *Frangula alnus* were found on Alfred and Mer Bleue, which are more subjected to anthropogenic disturbances in their surroundings than Lac-à-la-Tortue. These species are considered invasive in both Ontario and Quebec (Lavoie, 2019). The nutrient-enriched and less acidic margins of Mer Bleue might have contributed to the establishment of *Frangula alnus* (Berg & al., 2016). However, there were no significant differences in the peat nutrient content with Lac-à-la-Tortue, which could imply that the encroachment of the species is theoretically possible even on lightly disturbed peatlands. The presence of *Frangula alnus* on Mer Bleue could be explained by the increased risk of introduction with the proximity of suburban developments (Maheu & de Blois, 2006). The long-term impact of these species on bog integrity cannot be determined with this study. Nonetheless, it raises concerns about the preservation of ecosystem functions as dense *Frangula alnus* communities are associated with lower seedling recruitment of shade-intolerant species such as *Sphagnum* spp. and

overall lower species richness than non-invaded sites (Frappier & al., 2004; Fagan & Peart, 2004).

Drainage effects on margin vegetation

The original margins of Alfred bog have been destroyed by the extension of agricultural fields. This explains why the peat layer is thicker in the margins, as the natural gradual transition from the thicker peat of the bog expanse to the surrounding lands has been destroyed (Warner & Buteau, 2000). The significantly lower water table at Alfred margins likely explains the higher tree and shrub coverage (Blackwell, 1992; Holden & al., 2006, Pasquet & al., 2014). The lower water table allows the root system of trees to extend and reach the mineral soil underneath the peat (Blackwell, 1992).

Natural peatland margins are usually associated with denser peat and lower hydraulic conductivity. When margins are destroyed, runoff from the peatland accelerates and the water table is lowered (Holden & al., 2006; Whittington & Price, 2006; Howie & al, 2011). Peatlands affected by drainage like Alfred are not only linked to lower water tables but also more fluctuating water table levels (Whittington & Price, 2006). The lower water table in the margins of Alfred bog may also impact the site's nutrient cycles (Koskinen & al., 2017; Ratcliffe & al., 2017). Drained peatlands are often associated with a low capacity to retain nutrients which causes an increase in dissolved nutrient runoffs (Koskinen & al., 2017). This was impossible to verify since the water table was so low that it could not be reached but it could contribute to the lower P content measured in Alfred peat compared to the other peatlands. Additionally, drained peatlands are usually associated with higher CO₂ emissions and higher dissolved nutrient exports than pristine sites (Waddington & Price, 2000; Holden & al., 2006; Koskinen & al., 2017). The increase of the tree cover sustained

by the lower water table also inhibits the growth of *Sphagnum* because of shading which can result in lower peat accumulation (Blackwell, 1992; Aerts & al., 1999; Ratcliffe & al., 2017). Overall, this raises concerns regarding Alfred bog ability to act as a carbon sink in the long run.

2.7. Conclusion

In this study, we described peatland margins in the context of anthropogenic disturbances. Least disturbed sites presented typical vegetation compositions as opposed to severely disturbed margins marked by increased chances of introduction of exotic and non-wetland species, tree encroachment, and low water table. The long-term effects of these disturbances on the function of the margins remain to be studied. Most severely disturbed margins like the ones found on Alfred bog might benefit from restoration work to help them maintain their function.

Since the historic margins of Alfred bog no longer exist and that the agricultural activities surrounding the bog prohibit the restoration of the margins at their historic location, restoration of the margins should take place within the actual extent of the bog (Howie & van Meerveld, 2018). Restoration scenarios should include the construction of berms inside the actual margins to retain water inside the bog and allow the reestablishment of typical margins hydrology and vegetation (Rochefort & al., 2003; Howie & van Meerveld, 2018). Although this type of work cannot recreate the historic margins at the same location, it would increase the chance of preserving the ecological functions of the bog margins.

Conclusion générale

Ce projet a permis de mettre en lumière certaines différences dans la végétation et le fonctionnement des marges des tourbières en fonction du degré de perturbation de la matrice environnante. Les marges peu ou moyennement perturbées de Lac-à-la-Tortue et Mer Bleue sont caractérisées par des communautés végétales similaires à ce qui est retrouvé sur les écosystèmes plus isolés (Paradis & al., 2015). Cependant, la présence de denses colonies de l'espèce exotique envahissante *Frangula alnus* aux marges de Mer Bleue indique qu'une anthropisation des communautés végétales des marges de cette tourbière est en cours. Les effets fonctionnels de la présence d'espèces exotiques envahissantes dans la marge des tourbières n'ont pas été mesurés dans le cadre de cette étude, mais il s'agit d'une question importante compte tenu de la présence d'espèces exotiques dans deux des trois sites étudiés.

Par ailleurs, les conditions de drainage intense aux marges de la tourbière Alfred soulèvent plusieurs questions quant à l'avenir de ce site. Lorsque les marges sont intactes, elles permettent de maintenir le niveau de la nappe phréatique assez élevé pour que les conditions défavorables à la décomposition soient conservées (Baird & al., 2006; Howie & al., 2011). Cependant, l'intensité du drainage et la colonisation des marges par les arbres laissent supposer que la tourbière pourrait perdre sa fonction de stockage de carbone (Holden & al., 2006; Koskinen & al., 2017; Ratcliffe & al., 2017).

La conservation simple de tourbières sévèrement perturbées comme Alfred ne serait pas suffisante afin de préserver l'écosystème et le fonctionnement de ces marges à long terme. Une variété de technique a été développée pour restaurer l'hydrologie des tourbières, notamment la construction de digues ou le remblai des canaux de drainage (Chimner & al., 2017). Ces techniques à elles seules ne garantissent pas un retour de la végétation typique des tourbières. La réintroduction de diaspore de sphaigne permet de rétablir en partie la végétation des tourbières et leur capacité à séquestrer le carbone (Rochefort & al., 2003).

Les projets de restauration s'attardent souvent à rétablir la végétation de façon uniforme et peu d'attention est portée au fonctionnement des marges (Howie & van Meerveld, 2011). Il serait important d'envisager des travaux de restauration des marges des tourbières fortement perturbées comme Alfred. Par ailleurs, les travaux récents d' Howie & van Meerveld (2018) ont démontré qu'il était possible d'adapter les techniques de restauration afin de permettre le rétablissement de la végétation de la marge et rétablir le fonctionnement de la zone de transition. Il n'est pas possible de restaurer les marges historiques de la tourbière Alfred à cause de l'utilisation des terres autour du site. La restauration du site devra passer par la construction de digue à l'intérieur des limites actuelles de la tourbière. La construction d'une digue permettra de limiter le drainage de la tourbière et de permettre l'établissement d'une végétation plus typique des marges des tourbières ombrotrophes (Rochefort & al., 2003; Howie & van Meerveld, 2018). Des conditions plus humides à la marge permettront aussi de préserver la fonction de puit de carbone de la tourbière (Rochefort & al., 2003; Koskinen & al., 2017). Bien que ce type de projet de restauration soit relativement récent, il pourrait s'agir d'une avenue intéressante dans la gestion de sites très dégradés afin de préserver leurs fonctions écologiques.

Références

- Aerts, R., Verhoeven, J. T. A. & Whigham, D. F. (1999). Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology*, 7 (80), p. 2170-2181. DOI: 10.2307/176901
- Albert, A., Brisson, J., Belzile, F., Turgeon, J. & Lavoie, C. (2015). Strategies for a successful plant invasion: the reproduction of Phragmites australis in north-eastern North America. *Journal of Ecology*, 103(6), p. 1529-1537. DOI: 10.1111/1365-2745.12473
- 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), p. 1-14. https://www.gret-perg.ulaval.ca/uploads/tx_centrerecherche/Andersen_etal_ NatCan 2011 03.pdf
- Andrus, R. E., Wagner, D. J. & Titus, J. E. (1983). Vertical zonation of Sphagnum mosses along hummock-hollow gradients. 61(12), p. 3128-3139. DOI: 10.1139/b83-352
- Arroyo-Mora, J. P., Kalacska, M., Soffer, R. J., Moore, T. R., Roulet, N. T., Juutinen, S., Ifimov, G., Leblanc, G. & Inamdar, D. (2018). Airborne Hyperspectral Evaluation of Maximum Gross Photosynthesis, GravimetricWater Content, and CO2 Uptake Efficiency of the Mer Bleue Ombrotrophic Peatland. *Remote sensing*, 10, p.1-20. https://doi.org/10.3390/rs10040565
- Ayotte, G. & Rochefort, L. (2019). Les sphaignes de l'est du Canada: Clé d'identification visuelle et cartes de repartition. Éditions JFD, Montréal, Canada.
- Baird, A. J., Eades, P. A. & Surridge, W. J. (2008). The hydraulic structure of a raised bog and its implications for ecohydrological modelling of bog development. *Ecohydrology*, 1 (4), p. 289-298. DOI: 10.1002/eco.33
- Ballard, C. E., McIntyre, N. & Wheater, H. S. (2012). Effects of peatland drainage management on peak flows. *Hydrology and Earth System Sciences*, 16(7), p. 2299-2310. DOI : 10.5194/hess-16-2299-2012
- Belzile, F., Labbé, J., Leblanc, M.-C. & Lavoie, C. (2010). Seeds contribute strongly to the spread of the invasive genotype of the common reed (Phragmites australis). *Biological Invasions*, 12(3), p. 2243-2250. DOI: 10.1007/s10530-009-9634-x
- Berg, J. A., Meyer, G. A. & Young, E. B. (2016).Propagule pressure and environmental conditions interact to determine establishment success of an invasive plant species, glossy buckthorn (Frangula alnus), across five different wetland habitat types. *Biological Invasion*, 18 (5), p. 1363-1373. DOI: 10.1007/s10530-016-1073-x

- Blackwell, I. (1992). A Hydrological study of the lagg zone of Clara bog county Offaly, Ireland.https://www.npws.ie/sites/default/files/publications/pdf/Blackwell_1992_ Lagg_zone_Clara_Bog.pdf
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011). Numerical Ecology with R. New York : Springer
- Bragazza, L., Rydin, H. & Gerdol, R. (2005). Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, *117 (2)*, p. 223-236. DOI 10.1007/s11258-005-2182-2
- Bridgham, S. D., Pastor, J., Janssens, J. A., Chapin, C. & Malterer, T. J. (1996).
 Multiple limiting gradients in peatlands: A call for a new paradigm. *Wetlands*, *16 (1)*, p. 45-65. https://doi.org/10.1007/BF03160645
- Chamber, F. M., Beilman, D. W. & Yu, Z. (2010). Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter, and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics. *Mires and Peat*, 7, p. 1-10
- Chimner, R. A., Cooper, D. J., Wurster, F.C. & Rochefort, L. (2017). An overview of peatland restoration in North America: where are we after 25 years?. *Restauration Ecology*, 25(2), p. 283-292. https://doi.org/10.1111/rec.12434
- Choi, W.-J., Chang, S. X. & Bhatti, J. S. (2007). Drainage affects tree growth and c and n dynamics in a minerotrophic peatland. *Ecology*, 88(2), p. 443-453. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[443:DATGAC]2.0.CO;2
- Clymo, R. S. (1973). The Growth of Sphagnum, *Journal of Ecology, 61* (3), p. 849-869. DOI: 10.2307/2258654
- Damman, A. W. H. (1988). Regulation of nitrogen removal and retention in sphagnum bogs and other peatlands. *Oikos, 51* (3), p. 291-305. DOI: 10.2307/3565310
- Damman, A. W. H. et Dowhan, J. J. (1981). Vegetation and habitat conditions in Western Head Bog, a southern Nova Scotian plateau bog. *Canadian Journal of Botany*, 59 (1), p. 1343-1359. https://doi.org/10.1139/b81-18
- De Steven, D & Lowrance, R. (2011). Agricultural conservation practices and wetland ecosystem services in the wetland-rich Piedmont-Coastal Plain region. *Conservation of Wetlands in Agricultural Landscapes*, 21, p.3-17. https://doi.org/10.1890/09-0231.1
- Doyle, W. E. (1996). Classification of peatland vegetation in Atlantic Canada. *Journal of Vegetation Science*, 7 (6), p. 847-878. https://doi.org/10.2307/3236462
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystem, 6 (1)*, p. 503-523. DOI: 10.1007/s10021-002-0151-3
- Elliott, S. M., Roe, H. M. & Patterson, T. R. (2012). Testate amoebae as indicators of hydroseral change: A 8500 year record from Mer Bleue bog, eastern Ontario, Canada. Quaternary International, 268(1), p.128-144. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.08.020
- Environment and Natural Resources Canada. (2016). Historical Data. Government of Canada. https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html
- Fagan, M. E. & Peart, D. R. (2004). Impact of the invasive shrub glossy buckthorn (Rhamnus frangula L.) on juvenile recruitment by canopy trees. *Forest Ecology and Management, 194 (1)*, p. 95-107. DOI:10.1016/j.foreco.2004.02.015
- Frappier, B., Eckert, R. T. & Lee, T. D. (2003). Potential Impacts of the Invasive Exotic Shrub Rhamnus frangula L. (Glossy Buckthorn) on Forests of Southern New Hampshire. *Northeastern Naturalist*, 10(3), p. 277-296
- Frappier, B., Eckert, R. T. & Lee, T. D. (2004). Experimental Removal of the Non Indigenous Shrub Rhamnus frangula (Glossy Buckthorn): Effects on Native Herbs and Woody Seedlings. *Northeastern Naturalist*, 11(3), p.333-342. https://www.jstor.org/stable/3858422
- Fraser, C. J. D., Roulet, N. T. & La, M. (2001). Groundwater flow patterns in a large peatland. Journal of Hydrology, 246(1), p.142-154. https://doi.org/10.1016/S0022-1694(01)00362-6
- Frolking, S., Roulet, N. T., Tuittila, E., Bubier, J. L., Quillet, A., Talbot, J & P. J. H. Richard. (2010). A new model of Holocene peatland net primary production, decomposition, water balance, and peat accumulation. *Earth System Dynamics*, 1, p 1-21. DOI: 10.5194/esd-1-1-2010
- Galatowitsch, S. M., Anderson, N. O. & Ascher, P. D. (1999). Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands*, 19 (4), p. 733-755. DOI: 10.1007/BF03161781
- Gilliam, F. S., Burns, D. A., Driscoll, C. T., Frey, S. T., Lovett, G. M. & Watmough, S. A. (2019). Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: Predicted responses of forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 244(1), p. 560-574. DOI: 10.1016/j.envpol.2018.09.135
- Godwin, H. (1943). Frangula alnus Miller. *Journal of Ecology*, *31*, p. 77-92. DOI: 10.2307/2256793

- Gorham, E. (1950). Variation in some chemical conditions along the borders of a Carex lasiocarpa fen community. *Oikos, 2 (2)*, p. 217-240. DOI: 10.2307/3564794
- Gorham, E., Bayley, S. E. & Schindler, D. W. (1984). Ecological Effects of Acid Deposition Upon Peatlands: A Neglected Field in "Acid-Rain" Research. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41 (8), p. 1256-1268. https://doi.org/10.1139/f84-152
- Gorham, E. & Janssens, J. A. (1992). Concepts of fen and bog re-examined in relation to bryophyte cover and the acidity of surface waters. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 26 (1), p. 7-20. https://doi.org/10.5586/asbp.1992.001
- Gosz, J. R. (1993). Ecotone hierarchies. *Ecological Applications*, 3(3), p. 369-376.
- Hájek, T. & Adamec, L. (2009). Mineral nutrient economy in competing species of Sphagnum mosses. *Ecological Research*, 24(2), p.291-302, https://doi.org/10.1007/s11284-008-0506-0
- Holden, J., Evans, M. G., Burt, T. P. & Horton, M. (2006). Impact of Land Drainage on Peatland Hydrology. *Journal of Environmental Quality*, 35(5), p.1764-1778. DOI: 10.2134/jeq2005.0477
- Holland, M.M., Whigham, D.F. & Gopal, B. (1990) The characteristics of wetland ecotones. The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones (eds R.J. Naiman & H. Decamps), UNESCO, Paris, and Parthenon, Carn- forth, UK, pp. 171-198.
- Houlahan, J. E. & Findlay, S. C. (2004). Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity. *Conservation Biology*, 18 (4), p. 1132-1138. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00391.
- Howie, S. A. & van Meeveld, H. J. (2019). Laggs can develop and be restored inside a raised bog. Wetlands Ecology and Management, 26(4), p.635-649. DOI: 10.1007/s11273-018-9597-8
- Howie, S. A & Meerveld, I. T-v. (2011). The Essential Role of the lagg in a raised bog function and restoration: A review. *Wetlands*, 31 (3), p. 613-622. DOI: 10.1007/s13157-011-0168-5
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Theriault, M., Beaulieu, J. & Belzile, F. (2008). Highways as corridors and habitats for the invasive common reed Phragmites australis in Quebec, Canada. *Journal of Applied Ecology*, 45 (1), p. 459-466. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01362.x

- Keller, J. K., Bridgham, S. D., Chapin, C. T. & Iversen, C. M. (2005). Limited effects of six years of fertilization on carbon mineralization dynamics in a Minnesota fen. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(6), p.1197-1204. DOI: 10.1016/j.soilbio.2004.11.018
- Koerselman, W. & Meuleman, A. F. M. (1996). The Vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33 (6), p. 1441-1450. DOI: 10.2307/2404783
- Kolasa, J. & Zalewski, M. (1995). Notes on ecotone attributes and functions. *Hydrobiologia*, 303, p.1-7
- Koskinen, M., Tahvanainen, T., Sarkkola, S., Menberu, M. W., Laurén, A., Sallantaus, Marttila, H., Ronkanen, A., Parviainen, K., Tolvanen, A., Koivusalo, H. & Nieminen, M. (2017). Restoration of nutrient-rich forestry-drained peatlands poses a risk for high exports of dissolved organic carbon, nitrogen, and phosphorus. *The Science of the Total Environment*, 586(1), p.858-869. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.02.065

Langlois, M. N., Price, J. S. & Rochefort, L. (2015). Landscape analysis of nutrient-enriched margins (lagg) in ombrotrophic peatlands. *Science of the Total Environment 505* (1) p. 573-586. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.10.007

- Larmola, T., Bubier, J. L., Kobyljanec, C., Basiliko, N., Juutinen, S., Humphreys, E., Preston, M. & Moore, T. R. (2013). Vegetation feedbacks of nutrient addition lead to a weaker carbon sink in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, 19(12), p. 3729-3739. https://doi.org/10.1111/gcb.12328
- Lavoie, C. (2019). 50 Plantes envahissantes : protéger la nature et l'agriculture. Les *Publications du Québec*, Québec
- Legendre, P. (2013). Indicator Species: Computation. *Encyclopedia of Biodiversity*, (4), p.264-268. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00430-5
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). Numerical Ecology (3^e éd). Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas.
- Lewis, C., Albertson, J., Xu, X. & Kiely, G. (2012). Spatial variability of hydraulic conductivity and bulk density along a blanket peatland hillslope. *Hydrological Processes*, 26(10), p.1527-1537. DOI: 10.1002/hyp.8252
- Maheu-G., M. & De Blois, S. (2006). Landscape ecology of Phragmites australis invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology*, 22 (2), p. 285-301, https://doi.org/10.1007/s10980-006-9024-z

- Malmer, N. (1986). Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), p. 375-383. https://doi.org/10.1139/b86-054
- McLaughlin, J. W. (2004). Carbon assessment in boreal wetlands of Ontario. https://www.researchgate.net/publication/310438143_Carbon_Assessment_in_Bo real_Wetlands_of_Ontario
- van der Molen, P. C., Schalkoort, M. & Smit, R. (1994). Vegetation and Ecology of Hummock-Hollow Complexes on an Irish Raised Bog. Biology and Environment: *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 94(2), p.145-175. https://www.jstor.org/stable/20499927
- Murphy, J. & Riley J.P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27(1), 31-36. https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5
- Newmaster, S., Harris, A. & Kershaw, L. (1997). Wetland plants of Ontario. Lone Pine Publishing, Colombie-Britannique, Canada
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020). Community ecology package. https://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf
- Paradis, E., Rochefort, L. & Langlois, M. (2015). The Lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*, 216 (7), p. 999-1018. DOI : 10.1007/s11258-015-0485-5
- Pasquet, S., Pellerin, S. & Poulin, M. (2014). Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. Applied Vegetation Science, 18(2), p.220-229. DOI: 10.1111/avsc.12142
- Payne, R. J. (2014). The exposure of British peatlands to nitrogen deposition, 1900–2030. Mires and Peat, 14(1), p. 1-9. http://mires-andpeat.net/media/map14/map_14_04.pdf
- Peacock, M., Evans, C.D., Fenner, N., Freeman, C., Gough, R., Jonesa, T.G. & Lebron, I. (2014). UV-visible absorbance spectroscopy as a proxy for peatland dissolved organic carbon (DOC) quantity and quality: considerations on wavelength and absorbance degradation. Environmental Sciences Processes and Impacts, 16 (1), p. 1445-1461. DOI: 10.1039/c4em00108g
- Pellerin, S., Lagneau, L.-A., Lavoie, M. & Labroque, M. (2009). Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland, *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), p. 720-731. DOI: 10.1016/j.crvi.2009.04.003

- Pilote, L.-P., Garneau, M., van Bellen, S. & Lamothe, M. (2018). Multiproxy analysis of inception and development of the Lac-à-la-Tortue peatland complex, St Lawrence Lowlands, eastern Canada. *Boreas*, 47 (4), p. 1084 – 1101. https://doi.org/10.1111/bor.12337
- Poulin, M., Pellerin, S., Cimon-Morin, J., Lavallée, S., Courchesne, G. & Tendland, Y. (2016). Inefficacy of wetland legislation for conserving Quebec wetlands as revealed by mapping of recent disturbances. *Wetland Ecology Management, 24*, 651-665. DOI 10.1007/s11273-016-9494-y
- Ratcliffe, J. L., Creevy, A., Andersen, R., Zarov, E. & Gaffney, P. P. J. (2017). Ecological and environmental transition across the forested-to-open bog ecotone in a west Siberian peatland. *Science of The Total Environment*, 607-608(1), p.816-826. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.276
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/
- Robert, D. W. (2019). Ordination and multivariate analysis for ecology. https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf
- Rochefort, L., Quinty, F., Campeau, S., Johnson, K. & Malterer, T. (2003). North American approach to the restoration of Sphagnum dominated peatlands. *Wetland Ecology and Management*, 11(1), p. 3-20. https://link.springer.com/content/pdf/10.1023/A:1022011027946.pdf
- Rydin, H. (1993). Interspecific competition between Sphagnum mosses on a raised bog. *Oikos, 66* (3), p. 413-423. DOI: 10.2307/3544935
- Rydin, H. & Jeglum, J. K. (2013). The Biology of peatlands (2^e éd.). Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni
- Shotyk, W. (1988). Review of the inorganic geochemistry of peats and peatland waters. Earth-Science Reviews, 25(2), p. 95-176. DOI: 10.1016/0012-8252(88)90067-0
- Soil Classification Working Group. (1998). The Canadian System of Soil Classification (3^e ed), *Agriculture and Agri-Food Canada, NRC Research Council, Ottawa*. p.101-110. http://sis.agr.gc.ca/siscan/publications/manuals/1998-cssc-ed3/cssc3_manual.pdf
- Soudzilovskaia, N. A., Cornelissen, J. H. C., During, H. J., Logtestijn, R. S. P., Lang, S. I. & Aerts, R. (2010). Similar cation exchange capacities among bryophyte species refute a presumed mechanism of peatland acidification. *Ecology*, 91(9), p. 2716-2726. DOI: 10.1890/09-2095.1

- Talbot, J., Richard, P. J. H., Roulet, N. T. & Booth, R. K. (2010). Assessing long-term hydrological and ecological responses to drainage in a raised bog using paleoecology and a hydrosequence. *Journal of Vegetation Sciences*, 21(1), p. 143-156. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01128.x
- Tarnocai, C. (2009). The Impact of Climate Change on Canadian Peatlands. Canadian Water Resources Journal, 34(4), p. 453-466, DOI: 10.4296/cwrj3404453
- Therneau, T. M., Atkinson, B., Ripley, B., Oksanen, J. * De'ath, G. (2014).Multivariate partitioning. https://mran.microsoft.com/snapshot/2014-10-31/web/packages/mvpart/mvpart.pdf
- Tipping, E., Benham, S., Boyle, J. F., Crow, P., Davies, J., Fischer, U., Guyatt, H., Helliwell, R., Jackson-Blake, L., Lawlor, A. J., Monteith, D. T., Rowe, E. C. & Toberman, H. (2014). Atmospheric deposition of phosphorus to land and freshwater. Environmental Science: Progress and Impacts, 16(7), p. 1608-1617. https://doi.org/10.1039/C3EM00641G
- Tousignant, M., Pellerin, S. & Brisson, J. (2010). The Relative Impact of Human Disturbances on the Vegetation of a Large Wetland Complex. Wetlands, 30(2), p.333-344. DOI : 10.1007/s13157-010-0019-9
- Turetsky, M., Wieder, K., Halsey, L. & Vitt, D. (2002). Current disturbance and the diminishing peatland carbon sink. *Geophysical Research Letters*, 29(11), p. 1-4. DOI: 10.1029/2001GL014000
- Turunen, J., Roulet, N. R. & Moore, T.R. (2004). Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycle*, 18 (3), p. 1-12, DOI:10.1029/2003GB002154
- Urban, N. R. & Eisenreich, S. J. (1987). Nitrogen cycling in a forested Minnesota bog. *Canadian Journal of Botany*, 66 (3), p. 435-449, https://doi.org/10.1139/b88-069
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C. & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. Biological Invasions, 10(1), p. 1345-1351. DOI : 10.1007/s10530-007-9209-7
- Vasquez, E. A., Glenn, E. P., Gutenspergen, G. R., Brown, J. J. & Nelson, S. G. (2006). Salt tolerance and osmotic adjustment of Spartina alterniflora (Poaceae) and the invasive M haplotype of Phragmites australis (Poaceae) along a salinity gradient. *American Journal of Botany*, 93 (12), p. 1784-1790, https://doi.org/10.3732/ajb.93.12.1784

- Waddington, J. M., Morris, P. J., Kettridge, N., Granath, G., Thompson, D. K. & Moore, P. A. (2015). Hydrological feedbacks in northern peatlands. *Ecohydrology*, 8(1), p. 113-127. https://doi.org/10.1002/eco.1493
- Waddington, J. M. & Price, J. S. (2000). Effect of peatland drainage, harvesting, and restoration on atmospheric water and carbon exchange. *Physical Geography*, 21(5), p.433-551. https://doi.org/10.1080/02723646.2000.10642719
- Waddington, J. M., Quinton, W. L., Price, J. S. & Lafleur, P. M. (2009). Advances in Canadian Peatland Hydrology, 2003-2007. *Canadian Peatland Hydrology*, 34(2), p. 139-148. DOI: 10.4296/cwrj3402139
- Wang, M. & Moore, T. R. (2014). Carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium stoichiometry in an ombrotrophic peatland reflects plant functional type. *Ecosystems*, 17 (4), p. 673-684. DOI: 10.1007/s10021-014-9752-x
- Wang, M., Larmola, T., Murphy, M. T., Moore, T. R. & Bubier, J. L. (2016). Stoichiometric response of shrubs and mosses to long-term nutrient (N, P and K) addition in an ombrotrophic peatland. *Plant and Soil*, 400(1), p. 413-416. DOI 10.1007/s11104-015-2744-6
- Warner, B. G. & Asada, T. (2006). Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences*, *68*(3), p. 240-253. DOI: 10.1007/s00027-006-0853-2
- Warner, B. G. & Buteau, P. (2000). The Early peat industry in Canada. Geoscience Canada, 27 (2), p. 1-10. https://journals.lib.unb.ca/index.php/GC/article/view/4039
- Whittington, P. N. & Price, J. (2006). The effects of water table draw-down (as a surrogate for climate change) on the hydrology of a fen peatland, Canada. Hydrological Processes, 20(17), p. 3589-3600. DOI: 10.1002/hyp.6376
- Wilson, B., Braithwaite, A. & Pyatt, F. B. (2005). An evaluation of procedures for the digestion of soils and vegetation from areas with metalliferous pollution. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 87(3): 335–344
- Wind-Mulder, H. L., Rochefort, L. & Vitt, D. H. (1996). Water and peat chemistry comparisons of natural and post-harvested peatlands across Canada and their relevance to peatland restoration. *Ecological Engineering*, 7 (3), p. 161-181. https://doi.org/10.1016/0925-8574 (96)00004-3
- Yu, Z. C. (2012). Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences*, 9 (1), p. 4071-4085. DOI:10.5194/bg-9-4071-2012
- Zoltai, S. C. & Vitt, D. H. (1995). Canadian wetlands: Environmental gradients and classification. *Vegetatio*, *118*(1), p.131-137. DOI : 10.1007/BF00045195

Annexes

Annexe 1 : Résultats tests de Tukey HSD pour les analyses de variances

Annexe 1.1 : Résultats du test de Tukey HSD de la longueur du transect, la profondeur de tourbe, la profondeur de nappe phréatique et le nombre d'espèces par quadrat. Les différences significatives sont en rouge (p-value < 0.05)

Site combination	Transect length (m)	Peat depth (m)	Water table depth (m)	Nb. of species per quadrat
LT - MB	0.2075697	0.0001838	0.2683638	0.0263659
LT - AL	0.7618156	0.0000000	0.0000000	0.9959036
MB - AL	0.5487111	0.0000000	0.0000000	0.0153702

Annexe 1.2 : Résultats du test de Tukey HSD de la chimie de l'eau. Les différences significatives sont en rouge (p-value < 0.05)

Site combination	рН	EC (uS/cm)	DOC (mg/L)	DN (mg/L)	DP (mg /L)
LT - MB	0.0002818	0.2295008	0.0001104	0.0097263	0.0793543
LT - AL	0.9529238	0.0049225	0.9512723	0.8516183	0.9993021
MB - AL	0.0005165	0.1949682	0.0000147	0.0356786	0.0713516

Annexe 1.3: Résultats du test de Tukey HSD de la chimie du sol. Les différences significatives sont en rouge (p-value < 0.05)

Site combination	Corg %	CaCO3 %	С %	N %	Р %	C:N	C:P	N:P
LT - MB	0.0188797	0.8262332	0.3773761	0.3516348	0.8527599	0.9980913	0.454837	0.9990185
LT - AL	0.8923457	0.1705052	0.2702943	0.9393393	0.0000007	0.9989938	0.0000000	0.0000000
MB - AL	0.0515660	0.0303117	0.2702943	0.5313383	0.0000013	0.9936699	0.0000000	0.0000000

Abreviation	Nom latin	Abreviation	Nom latin
Abibal	Abies balsamea	Lycuni	Lycopus uniflorus
Acerub	Acer rubrum	Tribor	Lysimachia borealis
Acespi	Acer spicatum	Lyster	Lysimachia terrestris
Alninc	Alnus alnobetula subsp. crispa	Lysthy	Lysimachia thyrsiflora
Alnver	Alnus incana subsp. rugosa	Lytsal	Lythrum salicaria
Amelsp	Amelanchier sp	Maican	Maianthemum canadense
Woovir	Anchistea virginica	Maitri	Maianthemum trifolium
Andgla	Andromeda polifolia var. latifolia	Matstr	Matteuccia struthiopteris
Aranud	Aralia nudicaulis	Myrsp	Myriophyllum sp.
Aromel	Aronia melanocarpa	Astnem	Oclemena nemoralis
Betpop	Betula populifolia	Onosen	Onoclea sensibilis
Betpum	Betula pumila Bidana annua	Osmein	Osmunda cinnamomeum
Bidcer Didfar	Bidens cernua Bidens from door	Demension	Osmunaa regalis
Braceh	Biaens frondosa Bragonia sobrobori	Parquin	Parinenocissus quinquejoita Bhalaria armadinacea
Calpal	Calla palustris	Phrans	Phraemites australis subsp. austalis
Callpal	Callitriche palustris	Picala	Picea glauca
Caltub	Calopogon tuberosus	Picmar	Picea mariana
Caraqu	Carex aquatilis	Picrub	Picea ruhens
Carbru	Carex brunnescens	Pinres	Pinus resinosa
Carcri	Carex crinita	Pinstr	Pinus strobus
Carlim	Carex limosa	Plable	Planthera hlephariglottis var. hlephariglottis
Caroli	Carex oligosperma	Plesch	Pleurozium schreberi
Carsti	Carex stipata	Poapal	Poa palustris
Carten	Carex tenuiflora	Pogoph	Pogonia ophioglossoides
Cartri	Carex trisperma	Polsag	Polygonum sagittata
Chacal	Chamaedaphne calyculata	Polcom	Polytric commune
Cicbul	Cicuta bulbifera	Polstr	Polytric strictum
Coptri	Coptis trifolia	Poptre	Populus tremuloides
Corcan	Cornus canadensis	Potsp	Potamogeton sp.
Cypsp	Cypripedium acaule	Pruser	Prunus serotina
Lycobs	Dendrolycopodium obscurum	Pteaqu	Pteridium aquilinum
Drorun	Drosera rotundifolia	Querub	Quercus rubra
Drycar	Dryopteris carthusiana	Ledgro	Rhododendron groenlandicum
Dricri	Dryopteris cristata	Rynalb	Rhynchospora alba
Drymar	Dryopteris marginalis	Rynfus	Rhynchospora fusca
Dularu	Dulichium arundinaceum	Rubfla	Rubus flagellaris
Elesp	Eleocharis sp.	Rubhis	Rubus hispidus
Epipal	Epilobium palustre	Rubpub	Rubus pubescens
Equilu	Equisetum fluviatile	Rubrep	Rubus repens
Equpal	Equisetum palustre	Rumorb	Rumex britannica
Erivag	Eriophorum vaginatum subsp. spissum	Sagiat	Sagiitaria latijolia
Erivir	Eriophorum virginicum	Salped	Salix pealcellaris
Eupmon	Eupatorium maculatum var. maculatum	Samur	Sana sp.
Eupper	Eupatorium perjoitatum Erangula alnus	Sarpui	Sarracenta purpurea Soutallaria galoriculata
Franja	Frangula alnus Frazinus nigrum	Sculat	Scutellaria lateriflora
Galsn	Galium sp	Solrug	Solidago rugosa
Gaupro	Gaulteria procumbens	Sphsp	Sohagoum sp
Gavbac	Gavlussacia baccata	Spilat	Spiraea alba var. latifolia
Glycan	Glyceria canadensis	Spitom	Spiraea tomentosa var. tomentosa
Hydmor	Hydrocharis morsus-ranae	Taroff	Taraxacum officinale
Hypfra	Hypericum fraseri	Thepal	Thelypteris palustris
Ilemuc	Ilex mucronata	Thuoce	Thuya occidentalis
Ilever	Ilex verticillata	Trisp	Trillium sp
Impcap	Impatiens capensis	Typang	Typha angustifolia
Irver	Iris versicolor	Vaccor	Vaccinium corymbosum
Junbre	Juncus brevicaudatus	Vacmyr	Vaccinium myrtilloides
Kalang	Kalmia angustifolia	Vacoxy	Vaccinium oxycoccos
Kalpol	Kalmia polifolia	Vibcas	Viburnum nudum var. cassinoides
Larlar	Larix laricina	Viccra	Vicia cracca
Lemmin	Lemna minor	Vioren	Violeta renifolia
Loncan	Lonicera canadensis		

Annexe 2: Liste des espèces de plantes et abréviations

Annexe 3 : Normalisation des données environnementales

Variables	Log(x)	∛	\checkmark	1/x	x	x ²	x ³
Dist	7.02e-06	0.005552	0.04742	1.718e-10	0.006114	1.224e-07	4.647e-10
Depth	0.00116	0.0568	0.1586	2.204e-10	0.2029	0.001781	1.407e-05
WTD	1.695e-08	4.926e-05	0.0004102	9.668e-10	0.0001209	7.58e-07	2.148e-08
pН	0.0001366	7.268e-05	5.286e-05	0.0008374	2.022e-05	2.981e-06	4.69e-07
Corg	8.268e-09	1.264e-08	1.563e-08	2.327e-09	2.951e-08	1.034e-07	3.492e-07
CaCO3	1.026e-09	7.367e-05	0.005355	8.328e-11	8.083e-05	1.315e-10	1.722e-12
С	6.819e-07	2.034e-06	3.524e-06	2.966e-08	1.825e-05	0.0004104	0.005274
Ν	0.00494	0.008548	0.01018	0.0003387	0.01061	0.001112	1.686e-05
Р	0.3446	0.3032	0.2394	0.03281	0.0577	0.000398	1.833e-06
C:N	0.006287	0.003219	0.002157	0.0115	0.0005325	2.024e-05	7.564e-07

Annexe 3.1 : Transformation des données environnementales de Lac-à-la-Tortue. La transformation sélectionnée pour la RDA est en rouge.

Annexe 3.2 : Transformation des données environnementales de Mer Bleue. La transformation sélectionnée pour la RDA est en rouge.

Variable	Log(x)	∛	\checkmark	1/x	x	x ²	x ³
Dist	4.918e-07	0.006205	0.08781	3.436e-13	0.001409	3.483e-09	7.735e-12
Depth	0.0005226	0.1137	0.377	3.354e-12	0.08541	3.774e-07	5.113e-11
WTD	7.866e-10	4.025e-07	2.246e-06	1.049e-10	1.665e-06	8.798e-10	2.642e-12
pН	0.0001299	6.124e-05	4.145e-05	0.0009132	1.23e-05	9.794e-07	8.052e-08
Corg	3.251e-13	2.193e-12	5.776e-12	4.735e-15	8.952e-11	5.88e-09	9.618e-08
CaCO3	2.003e-11	0.0004804	0.0188	5.541e-13	6.044e-07	7.54e-12	1.93e-13
С	2.913e-14	2.83e-13	9.785e-13	6.065e-16	4.082e-11	2.173e-08	3.025e-06
N	1.844e-06	0.001363	0.01083	2.784e-14	0.03683	0.000366	5.957e-06
Р	0.1236	0.03062	0.01015	0.008672	0.0001488	3.243e-08	9.011e-11
C : N	0.03682	0.02998	0.02183	0.00119	0.004422	4.679e-05	4.788e-07

Annexe 3.3 : Transformation des données environnementales d'Alfred. La transformation sélectionnée pour la RDA est en rouge.

Variable	Log(x)	∛	\checkmark	1/x	x	x ²	x ³
	2 1 2 0 0 7	0.0001050	0.000404	1.1.50 1.1	0.01.505	1.00.07	0.000.00
Dist	3.139e-07	0.0001873	0.002484	1.159e-11	0.01507	1.89e-05	9.909e-08
Depth	2.814e-08	0.0001663	0.008777	9.636e-14	0.4337	0.0001225	1.79e-07
WTD	0.0005002	0.001145	0.001238	1.836e-06	0.0004642	6.431e-06	1.82e-07
pН	0.04815	0.02715	0.01996	0.1815	0.007379	0.0007917	7.136e-05
Corg	1.654e-14	3.183e-14	4.581e-14	5.209e-15	1.448e-13	1.229e-12	7.487e-12
CaCO3	7.519e-10	0.0003725	0.00667	4.078e-11	1.563e-07	1.592e-12	7.125e-14
С	5.873e-14	3.676e-13	1.185e-12	5.598e-15	9.421e-11	1.937e-06	0.003976
Ν	2.189e-05	0.001195	0.005711	2.605e-11	0.09946	0.1223	0.003305
Р	0.06326	0.0176	0.008265	0.1418	0.0006951	6.107e-06	1.589e-07
C : N	0.006287	0.003219	0.002157	0.01151	0.0005325	2.024e-05	7.564e-07

Annexe 4 : Graphiques CVRE



Annexe 4.1 : Graphique de la CVRE de Lac-à-la-Tortue.

Annexe 4.2 : Graphique CVRE de Mer Bleue



ср

Annexe 4.3 : Graphique CVRE d' Alfred



ср

Annexe 5 : Graphiques des MRTs



Annexe 5.1 : Arbre de régression multivariée de la tourbière Lac-à-la-Tortue, le ratio CN explique 19.3% de la variance.



Annexe 5.2 : Arbre de régression multiple de la tourbière Mer Bleue, le ratio CN explique un total de 35.7% de la variance de la végétation.



Annexe 5.3 : Arbre de régression multiple pour la tourbière Alfred, le ratio CN explique 19.8% du partitionnement de la végétation.

Annexe 6 : Photos des sites

Annexe 6.1 : Photos de la marge de Lac-à-la-Tortue toutes deux prises à partir de l'intérieure de la tourbière.



Annexe 6.2 : Photos des marges de Mer Bleue. La photo du haut montre la marge à partir de l'intérieur de la tourbière alors que la photo du bas montre la communauté arborée arbustive de la marge vue de l'extérieur de la tourbière.



Annexe 6.3 : Photos de Frangula alnus sur Mer Bleue. La photo du haut montre le fruit et les feuilles de Frangula alnus alors que la photo du bas montre la densité de la colonie de la marge de la tourbière Mer Bleue.



Annexe 6.4 : Photos des marges de Alfred. La photo du haut montre la marge vue à partir de l'intérieur de la tourbière alors que la photo du bas montre la marge vue de l'extérieur de la tourbière à partir du champ agricole adjacent.

