

Université de Montréal

**Impact du boisement des tourbières ombrotrophes sur leur
diversité floristique**

par

Maya Favreau

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures et postdoctorales

en vue de l'obtention du grade de

Maître ès sciences (M. Sc.) en Sciences biologiques

Mai 2018

© Maya Favreau, 2018

Résumé

L'objectif de ce mémoire est de comprendre les effets du phénomène récent de boisement sur la richesse et la diversité de la végétation des tourbières ombrotrophes isolées dans une matrice agricole. Un dispositif d'échantillonnage niché a été utilisé pour comparer la richesse spécifique et la diversité bêta des milieux ouverts et boisés de 14 tourbières ombrotrophes des basses terres du Saint-Laurent, et ce, aux échelles régionale et locale (respectivement inter- et intra-tourbières). La surface terrière des arbres, l'ouverture de la canopée et l'âge des peuplements forestiers ont également été mesurés dans les milieux boisés. Des tests de t par permutations pour données appariées ont été utilisés pour comparer la richesse spécifique entre les sites ouverts et boisés. La diversité bêta a été calculée comme la similarité de la composition entre les sites, puis comparée en utilisant des tests d'homogénéité des dispersions multivariées. Les milieux boisés avaient une plus grande richesse spécifique que ceux ouverts, en raison d'un enrichissement en espèces facultatives des tourbières et non tourbicoles, ainsi qu'en plantes vasculaires semi-tolérantes et tolérantes à l'ombre. Aux deux échelles étudiées, l'enrichissement en espèces était associé à une différenciation floristique (hausse de diversité bêta), mais uniquement chez les bryophytes dans le cas de l'échelle régionale. La surface terrière des arbres était corrélée positivement à la richesse spécifique des milieux boisés. Ces changements de composition associés au boisement suggèrent une hausse de la similarité entre la flore des tourbières et celle des forêts avoisinantes, et donc une baisse de la diversité régionale.

Mots-clés : Boisement; Dispersion multivariée; Diversité bêta; Homogénéisation biotique; Remplacement des espèces; Richesse spécifique; Tourbières ombrotrophes;

Abstract

This study aims to understand the effects of recent tree encroachment on plant richness and diversity of *Sphagnum*-dominated bogs isolated in an agricultural landscape. A nested paired sampling design was used to compare plant species richness and beta diversity between open and forested habitats of 14 bogs in the St. Lawrence Lowlands. We evaluated the impact of tree encroachment at regional and local scales (between and within bogs, respectively). Tree basal area, canopy openness and stand age were evaluated in forested habitats. We used permutation paired sample t-tests to compare species richness between open and forested sites. Beta diversity was calculated as between-site similarities in composition, and differences were evaluated using tests for homogeneity in multivariate dispersion. Forested habitats had greater species richness than open habitats due to enrichment by facultative and non-peatland species as well as by mid- and shade-tolerant vascular plants. At both scales, this species enrichment was associated with floristic differentiation (increase of beta diversity), although at regional scale, this was true for bryophytes only. Tree basal area had a positive influence on forested habitats species richness. These compositional changes are expected to increase similarity between bog flora and upland vegetation, and consequently decrease regional diversity.

Keywords : Beta diversity; Biotic homogenization; Bogs; Multivariate dispersion; Species richness; Species turnover; Tree encroachment

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Liste des figures et tableaux.....	vi
Liste des annexes	vii
Remerciements.....	viii
Organisation du mémoire.....	x
Chapitre 1	1
Mise en contexte	1
La diversité.....	2
L’homogénéisation biotique	3
Les tourbières ombrotrophes et le phénomène de boisement	7
Les tourbières.....	7
Le boisement.....	10
Portrait du boisement en tourbière ombrotrophe	11
Facteurs favorisant le boisement en tourbière	11
Changement d’état suite à l’implantation des arbres	13
Impacts du boisement sur la diversité des tourbières ombrotrophes	14
Les tourbières des basses terres du Saint-Laurent	16

Objectifs de l'étude	17
Chapitre 2	19
Tree Encroachment Induces Biotic Differentiation in <i>Sphagnum</i> -Dominated Bogs	19
Abstract	20
Introduction	21
Methods	24
Study Area and Sites	24
Sampling Design	25
Field Sampling	26
Data Analysis	27
Results	30
Species Richness	30
Beta Diversity	33
Relationship between Tree Stand Characteristics and Diversity	36
Discussion	36
Tree Encroachment and Species Richness	37
Tree encroachment and beta diversity	39
Conclusion	41
References	43
Chapitre 3	55

Conclusion 55

Références 62

Annexes i

Liste des figures et tableaux

Fig. 1.1 Effet homogénéisateur ou différenciateur de l'introduction d'espèces selon la nature symétrique ou asymétrique des introductions et extinctions.	4
Fig. 2.1 Location map of the 14 sampled bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada).	25
Fig. 2.2 Total, vascular and bryophyte species richness for open and forested habitats in bogs.	31
Fig. 2.3 Richness of preferential, facultative and non-peatland species in open and forested habitats for the total species pool, vascular plants and bryophytes.	32
Fig. 2.4 Richness of shade-intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant vascular species in open and forested habitats in bogs.	33
Table 2.1 Differences in beta diversity and composition between open and forested habitats in bogs.	34
Fig. 2.5 Influence of habitat type on beta diversity of total, vascular and bryophyte species at the regional scale.	35
Fig. 2.6 Influence of habitat type on beta diversity of total, vascular and bryophyte species at the local scale.	35

Liste des annexes

Appendix I Names and geographic coordinates of forested and open sampling plots in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). The estimated year of the beginning of tree encroachment is also indicated.	i
Appendix II Study design for assessing the impact of tree encroachment on richness and diversity of bogs.	ii
Appendix III Plant species found in the 14 sampled bogs, number of plots in which each species was observed in open and forested habitats. Species are also sorted into three habitat preference groups and three shade tolerance classes.	iii
Appendix IV Differences in preferential, facultative and non-peatland species richness between forested and open habitats for total, vascular and bryophyte species.	vii
Appendix V Differences in shade-intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant vascular species richness between forested and open habitats in bogs.	viii
Appendix VI Multiple linear regression models for total species richness and beta diversity at the regional scale explained by tree stand characteristics in forested habitats of bogs.	ix

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier Stéphanie Pellerin de m'avoir donné l'opportunité de travailler sur un sujet aussi passionnant et d'avoir pris le temps de m'initier au monde de la recherche. Je la remercie également, ainsi que Monique Poulin, pour leur aide et commentaires précieux qui m'ont poussée à m'améliorer. Je suis reconnaissante de leurs connaissances et contacts dans le milieu, qui ont rendu possible ce projet.

Je remercie Pierre Legendre et Stéphane Daigle de m'avoir conseillée dans mes analyses, ainsi que Daniel Borcard pour les discussions statistiques et pédagogiques.

J'aimerais mentionner tous les propriétaires qui m'ont permis d'échantillonner les tourbières situées sur leurs terres, de même que le gouvernement du Québec, Nature Action et Transport Canada de m'avoir donné accès à des aires protégées.

J'aimerais du même coup reconnaître le soutien inestimable de tous ceux qui m'ont aidée à réaliser mon échantillonnage sur le terrain, particulièrement Marie Bettez et Ioana Tater, qui ont su rendre cet été chargé aussi agréable, sous la pluie battante comme sous le soleil caniculaire.

Je voudrais souligner l'importance de la rétroaction, des conversations enrichissantes, des conseils et dépannages, et tout le temps agréable passé avec les étudiants-chercheurs qui ont partagé mon espace de travail à l'IRBV : Daniel Blouin, Vanessa Grenier, Antoine Magnoux, Nicolas Pinceloup et tous les autres, qui ont su rendre cet espace d'apprentissage aussi chaleureux.

Merci à Léo Janne Paquin pour le soutien technique et moral tout au long de ce projet, mon amie avec qui je partage mes intérêts depuis notre enfance et qui m'a encouragée à m'orienter vers la maîtrise. Merci à Manuel Viens qui m'a accompagnée et soutenue au quotidien durant ces deux années et à mes amis qui savent si bien m'écouter tout comme me changer les idées.

Enfin, le plus grand des mercis à mes parents qui m'ont toujours soutenue dans mes projets, et à toute ma famille qui m'a transmis son amour de la nature.

Organisation du mémoire

Le mémoire est constitué de trois chapitres, dont un rédigé sous forme d'article scientifique. Le premier chapitre présente une mise en contexte et une revue de littérature et est divisé en deux sections. La première porte sur la diversité et l'homogénéisation biotique, alors que la seconde traite du phénomène de boisement avec une attention particulière à la situation des tourbières ombrotrophes. Le deuxième chapitre constitue le corps du mémoire et présente une étude de l'impact du phénomène de boisement sur la richesse spécifique et la diversité bêta des communautés végétales des tourbières ombrotrophes. Enfin, une conclusion générale résumant l'impact potentiel de mes travaux dans la gestion des tourbières ombrotrophes clôt le mémoire.

Le chapitre 2 a été soumis pour publication dans *Wetlands* sous le titre de « Tree Encroachment Induces Biotic Differentiation in *Sphagnum*-Dominated Bogs ». Les auteures sont Maya Favreau, Stéphanie Pellerin et Monique Poulin. La première auteure a effectué l'échantillonnage sur le terrain, le traitement et l'analyse des données, ainsi que la rédaction du manuscrit. Stéphanie Pellerin et Monique Poulin ont supervisé le projet de recherche, en plus de corriger et de commenter le manuscrit.

Chapitre 1

Mise en contexte

L'homogénéisation biotique (baisse de la diversité bêta) constitue une menace majeure pour la biodiversité (Olden 2008). Bien que le phénomène ait traditionnellement été associé à l'introduction d'espèces exotiques (McKinney et Lockwood 1999), il a été montré que des espèces indigènes généralistes peuvent également contribuer à l'homogénéisation en remplaçant les espèces spécialistes (Puhl et al. 2014; Li et Waller 2015; Beauvais et al. 2016). Ce processus a été observé dans plusieurs prairies et savanes, où le boisement de ces milieux ouverts par des espèces indigènes ligneuses généralistes a été associé à une perte de richesse spécifique et à une augmentation de la similarité entre les communautés (Price et Morgan 2008; Bühler et Roth 2011; Ratajczak et al. 2012). Il est toutefois à noter que l'homogénéisation biotique ne survient pas toujours en concomitance avec une perte de richesse spécifique; les deux phénomènes peuvent même évoluer dans des directions opposées (Smart et al. 2006; Puhl et al. 2014; Li et Waller 2015; Beauvais et al. 2016).

Depuis le dernier siècle, un phénomène de boisement de vitesse et d'ampleur sans précédents a été observé dans les tourbières ombrotrophes de l'hémisphère nord (Frankl et Schmeidl 2000; Pellerin et Lavoie 2003a; Berg et al. 2009; Lee et al. 2017). Ce boisement a été surtout attribué aux changements climatiques, à la pollution atmosphérique azotée, aux changements dans les régimes de feu et au drainage (p. ex. Berendse et al. 2001; Pellerin et Lavoie 2003b; Middleton et al. 2006; Berg et al. 2009; Talbot et al. 2010; Saintilan et Rogers 2015; Lee et al. 2017). Bien que de nombreux travaux se soient penchés sur les causes du boisement en

tourbière et sur ses impacts globaux sur les communautés floristiques (p. ex. Cubizolle et al. 2009; Breeuwer et al. 2010; Kapfer et al. 2011; Heijmans et al. 2013; Hedwall et al. 2017; Ratcliffe et al. 2017), ses effets sur la diversité sont quant à eux beaucoup moins connus et contradictoires. Par exemple, alors que certains travaux ont montré une réduction de la richesse spécifique suite au boisement, d'autres ont plutôt observé sa hausse (p. ex. Gunnarson et al. 2002; Warren et al. 2007; Dyderski et al. 2015). De plus, son effet sur la diversité bêta demeure à ce jour inconnu.

Dans ce contexte, mon mémoire de maîtrise a pour objectif de comprendre l'impact du boisement récent des tourbières ombrotrophes sur la richesse spécifique et la diversité bêta de leurs communautés végétales. Afin d'établir une synthèse des connaissances actuelles sur mon sujet de recherche, la revue de littérature qui suit portera dans un premier temps sur la diversité avec une emphase sur l'homogénéisation biotique et traitera par la suite du phénomène de boisement avec une attention particulière à la situation des tourbières ombrotrophes.

La diversité

La diversité constitue un élément central de l'écologie (Magurran 1988). Dans ce domaine, elle est définie comme la variété et l'hétérogénéité des organismes dans les écosystèmes (Morris et al. 2014). De façon générale, elle est divisée en trois grandes catégories : alpha, bêta et gamma (Whittaker 1972).

La diversité alpha correspond à la diversité totale d'une communauté, généralement celle-ci est quantifiée à l'aide d'une unité d'échantillonnage (Whittaker 1960). La richesse spécifique,

soit le nombre d'espèces présentes dans une unité d'échantillonnage, est l'une des façons les plus communes de la quantifier (Chiarucci et al. 2003; Tuomisto 2010). La diversité bêta correspond au degré de différenciation entre les communautés issues de deux ou de plusieurs unités d'échantillonnage (Whittaker 1960). Finalement, la diversité gamma, aussi appelée diversité régionale, correspond à la diversité totale de l'ensemble d'une région. Elle résulte donc à la fois des diversités alpha des différentes communautés qui la composent et de la diversité bêta de la région (Whittaker 1972). La diversité gamma est généralement exprimée dans les mêmes unités que la diversité alpha, mais est appliquée à une plus grande échelle spatiale (Socolar et al. 2016).

L'homogénéisation biotique

L'homogénéisation biotique correspond à une hausse de la similarité entre différentes communautés au fil du temps ou dans l'espace (Olden et Poff 2003). De façon plus spécifique l'homogénéisation biotique est une diminution de la diversité bêta. Ce phénomène est considéré comme une composante majeure de la crise de la biodiversité actuelle résultant d'impacts anthropiques (Olden 2008). Cette perte de diversité est observée à l'échelle mondiale et affecte tous les grands groupes taxonomiques (Baiser et al. 2012). L'affaiblissement des barrières biogéographiques pour le mouvement des espèces associé aux activités humaines (par exemple, commerces horticole et d'animaux exotiques) est l'un des principaux facteurs qui favorisent l'homogénéisation (Olden 2006).

L'homogénéisation biotique résulte d'un déséquilibre entre les introductions et les extinctions locales d'espèces (McKinney et Lockwood 1999). Les processus d'introduction et d'extinction sont toutefois complexes et peuvent autant induire une homogénéisation qu'une différenciation

biotique (hausse de la diversité bêta), et ce, en fonction notamment de la composition des communautés d'origine et de la balance entre les espèces introduites et disparues (Olden et Poff 2003). Par exemple, une même espèce introduite dans toutes les communautés étudiées aura un effet homogénéisateur (introduction symétrique; Fig. 1.1a), alors que des espèces distinctes s'ajoutant à différentes communautés auront plutôt un effet différenciateur (introduction asymétrique; Fig. 1.1b). D'autre part, lorsque l'introduction de nouvelles espèces mène à l'extinction locale d'espèces qui différaient d'une communauté à l'autre, cela résulte en une homogénéisation (extinction asymétrique; Fig. 1.1c). À l'opposé, lorsque l'introduction de nouvelles espèces mène à l'extinction des espèces qui étaient communes aux différents milieux, une différenciation survient (extinction symétrique; Fig. 1.1d).

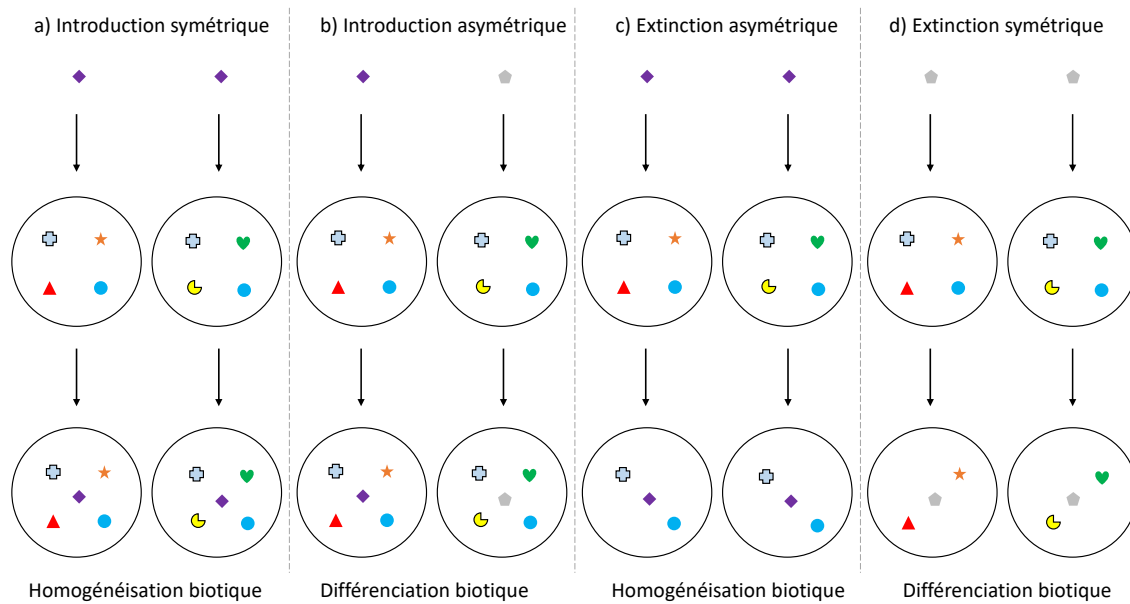


Fig. 1.1 Effet homogénéisateur ou différenciateur de l'introduction d'espèces selon la nature symétrique ou asymétrique des introductions et extinctions. Inspiré de Olden et Poff (2003).

Selon McKinney et Lockwood (1999), l'homogénéisation biotique résulte essentiellement du remplacement des espèces indigènes par des espèces exotiques, conséquence des actions anthropiques. Toutefois, un nombre croissant d'études montrent que l'homogénéisation peut aussi être associée à la propagation d'espèces indigènes généralistes, souvent rudérales, au détriment des espèces spécialistes (Puhl et al. 2014; Li et Waller 2015; Beauvais et al. 2016). En fait, quelle que soit la provenance des espèces introduites, c'est lorsque des généralistes viennent remplacer des spécialistes ou des espèces endémiques qu'on assiste à un scénario d'extinction d'espèces différentes entre les communautés et ainsi à une homogénéisation biotique (Rooney et al. 2004).

Le processus d'homogénéisation biotique est intimement lié à l'échelle d'observation (Olden et Rooney 2006). Ainsi, une baisse de diversité bêta est généralement observée à grande échelle (p. ex : entre les continents), alors qu'à plus petite échelle (p. ex. : au sein d'une ville), on observe généralement une diversification (Rahel 2010). À petite échelle, les conditions environnementales déterminent l'introduction d'espèces et maintiennent l'hétérogénéité. Inversement, c'est à grande échelle que les processus majeurs liés à l'anthropisation (c.-à-d. l'affaiblissement des barrières biogéographiques) permettent d'homogénéiser les communautés. Par exemple, Taylor (2004) a comparé la similarité de l'ichtyofaune dulcicole entre les différentes écorégions de Colombie-Britannique, ainsi qu'entre les provinces et territoires canadiens. Alors qu'une différenciation a été observée entre les écorégions, une homogénéisation significative a été notée à l'échelle du pays. De la même façon, la richesse spécifique est directement dépendante de l'aire échantillonnée (Chiarucci et al. 2003). Pour ces raisons, étudier la diversité alpha et bêta à des échelles spatiales multiples est particulièrement informatif de l'état de la biodiversité d'un écosystème.

Dans la littérature, le terme homogénéisation biotique a souvent été utilisé comme synonyme de perte de richesse spécifique (Olden et Rooney 2006). En plus d'être un usage inexact du terme, les pertes de richesse spécifique sont généralement un phénomène local, alors que le problème d'homogénéisation biotique a plutôt lieu à l'échelle mondiale. D'ailleurs, bien que les diverses perturbations pouvant mener à l'homogénéisation biotique peuvent également mener à des pertes de diversité alpha locales, les deux phénomènes ne sont pas toujours liés et évoluent souvent dans des directions inverses (Smart et al. 2006; Puhl et al. 2014; Li et Waller 2015; Beauvais et al. 2016). Par exemple, au parc national du Mont Saint-Bruno, dans le sud du Québec, un ré-échantillonnage de la végétation dans des parcelles semi-permanentes a permis de montrer une perte de diversité bêta de 30% sur une période de 36 ans, alors que durant la même période la diversité alpha de chaque parcelle a en moyenne triplée (Beauvais et al. 2016).

Les processus engendrant des changements dans la diversité bêta sont : le remplacement des espèces et les différences de richesse (Legendre 2014). Le remplacement des espèces (ou *turnover* en anglais) survient lorsque des espèces présentes à un site ne le sont pas à un autre, et sont remplacées par des espèces quant à elles absentes du premier site (Socolar et al. 2016). Par exemple, il y aura un plus grand remplacement d'espèces entre un site forestier et un site côtier, qui partagent peu d'espèces en commun, qu'entre deux sites forestiers peuplés d'espèces similaires. Les différences de richesse correspondent simplement à des écarts de richesse spécifique d'un site à l'autre (Legendre 2014). Ainsi, des sites s'homogénéiseront si le remplacement des espèces ou les différences de richesse augmentent entre eux, alors qu'ils se diversifieront si le remplacement d'espèces d'un site à l'autre diminue ou que la richesse spécifique des sites devient plus similaire. L'importance de chacun des processus dans le

phénomène d'homogénéisation ne fait pas encore consensus et semble surtout liée aux systèmes étudiés. Par exemple, une méta-analyse portant sur plusieurs taxa (oiseaux, poissons et plantes) et échelles spatiales (de $<1 \text{ km}^2$ à $>1000 \text{ km}^2$) a montré que, bien que le remplacement des espèces ait une influence non négligeable, le facteur principal responsable des changements de diversité bêta correspond aux différences de richesse (Baiser et al. 2012). Toutefois, les résultats de Lososová et al. (2016), portant uniquement sur les plantes vasculaires en milieu urbain, montrent que le remplacement des espèces est le facteur principal influençant la diversité bêta. Dans cette étude, le remplacement des espèces était surtout attribuable aux néophytes, espèces exotiques introduites récemment. Ces espèces suivent généralement les patrons d'hétérogénéité environnementale qui sont caractéristiques des milieux urbains et tendent à provoquer la différenciation biotique (Kühn et Klotz 2006).

Les tourbières ombrotrophes et le phénomène de boisement

Les tourbières

La tourbière est un habitat où la biomasse végétale s'accumule plus rapidement qu'elle n'est décomposée, ce qui résulte en une accumulation nette de tourbe. Par définition, on considère généralement comme tourbière tout milieu présentant une accumulation de tourbe d'au moins 30 cm d'épaisseur (Joosten et Clarke 2002). Les tourbières se divisent en deux grands types, les minérotrophes (ou *fens*, mot d'origine suédoise) et les ombrotrophes (ou *bogs*, terme d'origine irlandaise; Payette 2001). Alors que les tourbières minérotrophes sont alimentées en eau et éléments nutritifs à la fois par les précipitations et les eaux de ruissellement, les tourbières ombrotrophes les obtiennent exclusivement des précipitations, ce qui en fait des écosystèmes pauvres en éléments nutritifs (Wheeler 1993; Zoltai et Vitt 1995; Warner et

Asada 2006). La production de tourbe dans les bogs est majoritairement attribuable à la présence de sphaignes, des bryophytes générant par succession autogène un habitat où les autres plantes leur sont peu compétitives (Van Breemen 1995). Plus précisément, la présence des espèces du genre *Sphagnum* permet de créer des milieux anoxiques, pauvres en nutriments, acides et comportant des sols froids. En effet, les sphaignes ont un très lent taux de décomposition ce qui acidifie les sols et réduit le taux de minéralisation des nutriments (Hemond 1980; Verhoeven et Liefveld 1997; Soudzilovskaia et al. 2010). De plus, elles interceptent efficacement les éléments nutritifs, peu abondants en tourbière, les rendant moins disponibles aux autres végétaux (Van Breemen 1995). D'autre part, la conductivité thermique de la tourbe est faible. Conséquemment, sa couche supérieure tend à être plus chaude et offrir une plus longue saison de croissance aux sphaignes dépourvues de système racinaire, alors que la couche inférieure plus froide offre une courte saison de croissance aux plantes vasculaires à racines profondes (Eppinga et al. 2009). La combinaison de toutes ces conditions défavorise la croissance des plantes vasculaires dans les tourbières ombrotrophes, ce qui à son tour minimise l'évapotranspiration et l'interception de la lumière, et favorise de surcroît la croissance des sphaignes (Eppinga et al. 2009). En ce sens, la rétroaction positive entre les sphaignes et la tourbe qu'elles génèrent fait de ces bryophytes de véritables ingénieurs écologiques (Jones et al. 1994; Van Breemen 1995).

Les conditions environnementales particulières trouvées en tourbière ombrotrophe mènent à la spécialisation des plantes qui y croissent (Littlewood et al. 2010). Les bogs présentent une faible hétérogénéité de microhabitats (Vitt et al. 1995), ce qui, combiné à leur faible teneur en nutriments, les rendent généralement pauvres en espèces (Wheeler 1993; Vitt et al. 1995; Warner et Asada 2006). Toutefois, elles abritent de nombreuses plantes rares, peu communes

ou du moins inféodées à ce type de milieu (Littlewood et al. 2010; Minayeva et Sirin 2012). Pour cette raison, dans les zones tempérées où leur flore contraste avec celle des forêts dominant le paysage, les tourbières contribuent de façon disproportionnée à la diversité régionale (Ingerpuu et al. 2001; Calmé et al. 2002; Moore 2002).

Outre leur importance pour la biodiversité, les tourbières fournissent de nombreux services écologiques. Dans certains pays, la tourbe a de longue date été utilisée comme matière isolante, combustible ou pour parfumer le whisky (Van Dam 2001; Joosten et Clarke 2002; Wishart 2009). De plus, on peut citer l'utilisation des tourbières comme terres de chasse et leur potentiel récréotouristique, ainsi que leur rôle dans la régulation de l'hydrologie (Joosten et Clarke 2002; Silvius et al. 2008). À l'échelle globale, ces écosystèmes jouent un rôle important dans la régulation du climat par leur fonction de puits de carbone (Gorham 1991). En effet, la tourbe est constituée de matière organique comportant plus de 50% de carbone (Joosten et Clark 2002). Pour cette raison, alors que les tourbières ombrotrophes ne représentent que 3% de la surface terrestre, elles contiennent environ 550 Gt de carbone, ce qui équivaut à 30% du carbone accumulé dans les sols sur Terre, ou 75% du carbone atmosphérique (Joosten et Couwenberg 2008). Enfin, ces milieux humides constituent une réserve d'informations sur le passé puisque les propriétés de la tourbe sont favorables à la conservation de la matière organique (Lynnerup 2015). De nombreux artefacts, aliments et corps momifiés ont été trouvés dans des tourbières, suscitant l'intérêt des paléontologues (Turner 1995; Earwood 1997; Lobell et Patel 2010). L'analyse de macrorestes végétaux et de microfossiles tels que le pollen est quant à elle utilisée en paléoécologie pour reconstituer l'histoire de la végétation des tourbières (p. ex. Kuhry 1997; Pellerin et Lavoie 2003b; Yeloff et al. 2007).

Le boisement

Le boisement correspond à une hausse de la densité, de la couverture et de la biomasse de plantes ligneuses dans un habitat qui était initialement ouvert (Van Auken 2000). Ce boisement n'est généralement pas le résultat de l'introduction d'espèces exotiques, il résulte en fait bien souvent d'une augmentation de l'abondance des essences indigènes déjà présentes dans le milieu (Van Auken 2009). Le phénomène est bien documenté pour les prairies et les savanes où une hausse de l'abondance des ligneux de vitesse et d'amplitude sans précédent a été observée depuis le dernier siècle (Roques et al. 2001; Roura-Pascual et al. 2005; Price et Morgan 2009; Van Auken 2009). Le boisement dans ces écosystèmes arides ou semi-arides est généralement attribuable à des modifications dans les régimes de broutement et dans la fréquence des feux, ainsi qu'aux changements climatiques et à la pollution atmosphérique (Van Auken 2009; D'Odorico et al. 2012). Par exemple, dans des savanes du nord-est du Swaziland où la couverture arbustive est passée de 2% à 31% en l'espace de 43 ans, le phénomène a été attribué à une hausse des précipitations et à la hausse de l'intensité du broutement, qui ont mené à une baisse de la fréquence des feux qui contrôlaient autrefois la croissance des plantes ligneuses (Roques et al. 2001). Dans les étendues herbacées à eucalyptus du sud de l'Australie, la couverture ligneuse est passée de 40% à 90% entre 1948 et 1997 en lien avec l'interruption du pacage traditionnel des moutons et des feux périodiques (Price et Morgan 2009). De façon similaire, dans les Pyrénées, l'abandon de l'agriculture et le déclin des populations rurales a mené à un passage de la couverture forestière de 15% en 1953 à 31% en 2000 (Roura-Pascual et al. 2005).

Portrait du boisement en tourbière ombrotrophe

Certaines tourbières sont naturellement boisées. On en trouve au Canada, tout comme en Europe de l'Est et en Scandinavie : il existe d'ailleurs un mot russe pour désigner spécifiquement ces habitats : *ryam* (Ratcliffe et al. 2017). Ces dernières sont dans un état d'équilibre assez stable, présentant à la fois des sphaignes et des arbres. Certaines espèces arborescentes, notamment l'épinette noire (*Picea mariana*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*), sont en effet bien adaptées à la croissance en tourbière (Burns et Honkala 1990). Inversement, de nombreuses tourbières étaient initialement ouvertes et ne sont devenues boisées que très récemment. On y observe non seulement une prolifération des arbres, mais aussi une diversification des espèces arborescentes. Le phénomène a été observé en Europe, en Amérique du Nord et en Asie (Frankl et Schmeidl 2000; Pellerin et Lavoie 2003a; Berg et al. 2009; Lee et al. 2017). Par exemple, dans deux tourbières du sud du Québec (le Small et le Large Tea Field), la couverture forestière est passée de 26% à 51% entre 1983 et 2010, suite à la prolifération du bouleau gris, du peuplier faux-tremble et de l'érable rouge (Pasquet et al. 2015). De la même façon, dans des tourbières du Bas-Saint-Laurent, les superficies boisées ont plus que doublées entre 1948 et 1995, suite à l'établissement du pin gris et la prolifération de l'épinette noire (Pellerin et Lavoie 2003a; Pellerin et Lavoie 2003b).

Facteurs favorisant le boisement en tourbière

Les tourbières à sphaignes ouvertes sont généralement des écosystèmes stables où les changements ne s'effectuent que très graduellement (Klinger et Mankiewicz 1990). Les boucles de rétroactions positives générées par les sphaignes responsables du développement autogène contribuent au maintien des conditions typiques de ces milieux. Le maintien de la

microtopographie des tourbières au fil du temps, organisée en buttes et en dépressions (appelées *hummocks* et *hollows*, respectivement), est un exemple flagrant de cette stabilité (Moore 1991). En effet, les sphaignes croissant sur les buttes se décomposent plus lentement que les espèces aquatiques colonisant les dépressions, résultant en un taux d'accumulation de tourbe supérieur sur les buttes à celui observé dans les dépressions.

En raison de leur stabilité, on peut considérer les tourbières ouvertes comme des écosystèmes résilients (Klinger 1996). La hausse du couvert forestier dans ces milieux ne peut s'effectuer que des suites de modifications environnementales d'origine climatiques ou anthropiques, qui agissent généralement de façon conjointe. Plusieurs études lient le développement des arbres en tourbière à des perturbations climatiques telles que la hausse de la température et la sécheresse (Weltzin et al. 2000; Breeuwer et al. 2010; Cubizolle et al. 2009; Kapfer et al. 2011). Les étés chauds ont comme effet d'allonger la saison de croissance, d'abaisser la nappe phréatique et d'augmenter la minéralisation des nutriments (Heijmans et al. 2013). Ces facteurs stimulent la croissance des ligneux et diminuent la compétitivité des sphaignes qui sont adaptées aux conditions froides, humides et pauvres en nutriments des tourbières. De façon similaire, la sécheresse favorise l'établissement des arbres en abaissant la nappe phréatique, surtout lorsque combinée à une hausse de température (Breeuwer et al. 2009; Heijmans et al. 2013). Plusieurs études ont montré des passages cycliques de tourbière ouverte à tourbière boisée en lien avec les changements climatiques au cours de l'Holocène (Birks 1975; Bridge et al. 1990; Pilcher et al. 1995). De nombreuses perturbations anthropiques permettent aussi la croissance des arbres en tourbières. Par exemple la hausse de la pollution atmosphérique entraîne d'importants dépôts azotés, ce qui permet aux espèces ligneuses de proliférer dans ces écosystèmes normalement limités en nutriments (Limpens et al. 2003;

Breeuwer et al. 2010; Kapfer et al. 2011). De plus, à de fortes concentrations d'azote, il a été suggéré qu'une accumulation dans les cellules des sphaignes de NH_4^+ toxique pourrait en réduire la croissance (Limpens et Berendse 2003). La hausse de la prévalence des feux d'origine anthropique, détruisant les tapis de tourbe et permettant la germination d'espèces arborescentes adaptées aux feux périodiques (c.-à-d. le pin gris; *Pinus banksiana*) a aussi été citée comme un facteur responsable de la colonisation récente des tourbières par les arbres (Pellerin et Lavoie 2003b). Enfin, les fossés de drainages, qui provoquent un abaissement de la nappe phréatique, permettent aussi aux arbres de devenir dominants (Laine et al. 1995; Freléchoux et al. 2000; Linderholm et Leine 2003; Pellerin et Lavoie 2003b). Toutefois, le phénomène de boisement dont il est question dans ce projet exclut les tourbières qui ont spécifiquement été drainées pour stimuler la production forestière et se penche plutôt sur le boisement comme effet indésirable découlant de pratiques anthropiques au pourtour des tourbières. Par exemple, dans le sud du Québec, le drainage qui favorise le boisement est majoritairement associé aux activités agricoles et les drains sont souvent en très faible densité dans les tourbières (Pellerin et Poulin 2013; Pasquet et al. 2015).

Changement d'état suite à l'implantation des arbres

L'implantation des arbres en tourbière met en place de nouveaux mécanismes rétroactifs faisant rapidement basculer la tourbière ouverte à un nouvel état d'équilibre alternatif (Frankl et Schmeidl 2000; Eppinga et al. 2009; Ireland et Booth 2012). Cela est attribuable à la capacité des arbres à modifier radicalement les conditions environnementales des tourbières. La croissance d'arbres modifie drastiquement les sols via le dépôt de leur litière : elle provoque aussi une hausse du carbone organique et des ions dissouts dans l'eau interstitielle,

une hausse du pH et de la conductivité électrique, ainsi qu'une hausse de la densité des sols (Laiho et al. 2003; Wertebach et al. 2014; Punttila et al. 2016; Ratcliffe et al. 2017). La présence d'arbres tend aussi à hausser l'évapotranspiration et l'interception des précipitations, menant à un assèchement de la tourbe (Verry 1996; Frankl et Schmeidl 2000; Goubet et al. 2004; Fay et Lavoie 2009; Cholet 2010). Enfin, la couverture arborée diminue la disponibilité de la lumière pour les espèces des strates inférieures (Cholet 2010). L'ensemble de ces facteurs contribue au déclin des sphaignes et des autres espèces ombrotrophes, menant au changement de l'écosystème. Toutefois, les travaux d'Hedwall et al. (2017) suggèrent que le boisement pourrait minimiser l'impact de la pollution atmosphérique azotée et du réchauffement global par la protection de leur canopée, et ainsi ralentir les changements de composition associés aux perturbations des tourbières. Cela souligne la complexité du phénomène et montre que des études plus approfondies sur l'impact du boisement en tourbières demeurent nécessaires.

Impacts du boisement sur la diversité des tourbières ombrotrophes

Les multiples modifications environnementales provoquées par le boisement en tourbière ombrotrophe ont un impact sur les communautés qu'elles abritent. Cela a notamment un effet néfaste sur la couverture et la richesse des sphaignes (Laine et al. 1995; Ohlson et al. 2001; Limpens et al. 2003). Dans une tourbière ombrotrophe norvégienne, l'analyse de carottes de tourbe prélevées au pied de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) a montré que dans 39% des cas la croissance du pin menait à la disparition du milieu originellement dominé par les sphaignes (Ohlson et al. 2001). L'effet le plus flagrant du boisement sur la diversité des tourbières est probablement le remplacement des espèces tourbicoles par des espèces forestières, qui a été

répertorié chez les arthropodes (Noreika et al. 2015; Punttila et al. 2016), les protistes (Ireland et Booth 2012; Payne et al. 2016), ainsi que les plantes vasculaires et invasculaires (Hedwall et al. 2017; Ratcliffe et al. 2017). Par exemple, un ré-échantillonnage de deux tourbières du sud du Québec (le Small et le Large Tea Field) qui ont subi une hausse de 25% de leur couverture boisée en seulement 27 ans a montré que les espèces végétales non-tourbicoles étaient respectivement cinq et 15 fois plus abondantes dans les nouveaux (< 30 ans) et anciens peuplements arborescents que dans les communautés demeurées ouvertes (Pasquet et al. 2015). De façon similaire, un ré-échantillonnage d'une tourbière ombrotrophe suédoise s'étant boisée en 40 ans a montré que 40% des plantes ayant augmenté en couverture ou nouvellement établies correspondaient à des espèces forestières (Gunnarsson et al. 2002). Plus précisément, le couvert boisé a un effet néfaste sur les plantes héliophiles et favorise les espèces tolérantes à l'ombre (Lachance et al. 2005; Kapfer et al. 2011), en plus d'aider à la croissance d'espèces préférant les milieux secs au détriment des plantes obligatoires des milieux humides (Warren et al. 2007; Kapfer et al. 2011). Cela peut mener au remplacement des espèces tourbicoles par des espèces communément rencontrées dans les forêts avoisinantes. Ainsi, il a été suggéré par plusieurs auteurs que le boisement des tourbières résulterait en une flore ayant une valeur de conservation moindre et en une diminution de la diversité régionale (diversité gamma; p. ex. Laine et al. 1995; Calmé et al. 2002; Lachance et al. 2005; Pasquet et al. 2015). En plus de cela, certains auteurs ont constaté une perte d'espèces rares associée au boisement (Gunnarsson et al. 2002; Kapfer et al. 2011). Enfin, certaines études ont observé une hausse dans la richesse spécifique des plantes suite au boisement de tourbières (Gunnarsson et al. 2002; Dyderski et al. 2015; Pasquet et al. 2015), mais des résultats inverses ont aussi été observés (Warren et al. 2007). Pour cette raison, il

serait pertinent de mieux se pencher sur l'effet du boisement des tourbières sur leur diversité alpha. Enfin, il n'existe à ma connaissance aucune étude s'étant penchée sur l'impact du boisement sur la diversité bêta des tourbières, il demeure donc impossible de déterminer si cela entraîne une homogénéisation ou une différenciation biotique de ces habitats. À la lumière de ces informations, il importe d'approfondir les connaissances sur la façon dont la croissance des arbres affecte la diversité des tourbières si nous voulons tracer des lignes directrices éclairées en matière de conservation de ces milieux humides.

Les tourbières des basses terres du Saint-Laurent

En raison de leur climat et de leurs sols riches, les basses terres du Saint-Laurent constituent la région la plus urbanisée et la plus agricole du Québec (Jobin et al. 2004). L'agriculture recouvre approximativement 50% de leur superficie, 30% sont occupées par des zones boisées, alors que les zones urbanisées et les milieux humides représentent chacun 10% du territoire (Statistiques Canada 2010; Poulin et al. 2016). Depuis les années 1970, 19% de ces milieux humides ont été détruits ou perturbés (Poulin et al. 2016). Dans cette région, les tourbières ombrotrophes représentent environ 35% des milieux humides (Poulin et al. 2016). Ces tourbières ombrotrophes sont les plus anciennes de la province, puisque la déglaciation s'y est produite plus tôt que dans les régions plus nordiques du Québec (Payette et Bouchard 2001). Les écotones entre la tourbière ombrotrophe et la forêt (appelés *laggs*; Howie et Van Meerveld 2011) y sont caractérisés par des peuplements d'érables rouges, de thuya occidental, d'épinettes noires, de mélèzes laricins et d'aulnes (Payette 2001). Ces espèces sont généralement responsables du boisement dans les tourbières de la région. Les tourbières des basses terres du Saint-Laurent sont majoritairement situées sur des terrains privés et y sont

utilisées notamment pour la culture de canneberges (Pellerin et Poulin 2013). Bien que de nombreuses tourbières demeurent inexploitées, elles sont tout de même menacées par d'autres pressions anthropiques tel que les drainages agricoles qui auraient contribué au boisement récent de plusieurs tourbières apparemment non perturbées (p. ex. Pellerin et Lavoie 2003a; Pasquet et al. 2015; Pellerin et al. 2016). Ainsi, les basses terres du Saint-Laurent constituent un modèle d'étude très intéressant pour évaluer la relation entre le phénomène de boisement des tourbières ombrotrophes et leur diversité floristique.

Objectifs de l'étude

Dans ce contexte, mon projet de maîtrise se penche sur les effets du phénomène récent de boisement sur la végétation des tourbières ombrotrophes des basses terres du Saint-Laurent.

Plus spécifiquement, les questions abordées seront :

- 1) Quel est l'impact du boisement sur la richesse spécifique des tourbières ombrotrophes ?
- 2) Est-ce que le boisement entraîne une homogénéisation ou une différenciation biotique aux échelles régionale et locale ?
- 3) Quel est le rôle des caractéristiques des peuplements d'arbres (surface terrière des arbres, ouverture de la canopée et âge des peuplements) sur la richesse et la diversité des tourbières boisées ?

Ma principale hypothèse de recherche était que les changements environnementaux associés au boisement provoquent d'importants changements dans la végétation, et que l'ampleur de ces changements est liée aux caractéristiques des peuplements forestiers. Plus spécifiquement :

- 1) Que la prolifération des arbres en tourbière mène à une hausse de la richesse spécifique en permettant la cohabitation d'espèces tourbicoles et forestières.
- 2) Qu'à l'échelle locale, cet enrichissement en espèces survient de façon hétérogène dans l'espace et est donc responsable d'une différenciation biotique.
- 3) Qu'à l'échelle régionale, le boisement mène à une homogénéisation biotique, puisque les mêmes espèces forestières communes s'implantent dans les tourbières boisées à travers toute l'aire d'étude.
- 4) Que ces changements floristiques sont plus prononcés dans les vieux peuplements d'arbres caractérisés par une plus grande surface terrière et une plus faible ouverture de la canopée.

Chapitre 2

Tree Encroachment Induces Biotic Differentiation in *Sphagnum*-Dominated Bogs

Maya Favreau^{1,2}, Stéphanie Pellerin^{1,2*}, Monique Poulin^{2,3}

¹ Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal and Jardin botanique de Montréal, Montréal, Qc, Canada.

² Québec Centre for Biodiversity Science, McGill University, Montréal, Qc, Canada

³ Department of Phytology, Université Laval, Québec, Qc, Canada

Submitted to *Wetlands*

Abstract

This study aims to understand the effects of recent tree encroachment on plant richness and diversity of *Sphagnum*-dominated bogs isolated in an agricultural landscape. A nested paired sampling design was used to compare plant species richness and beta diversity between open and forested habitats of 14 bogs in southern Québec, Canada. We evaluated the impact of tree encroachment at regional and local scales (between and within bogs, respectively). Tree basal area, canopy openness and stand age were evaluated in forested habitats. We used permutation paired sample t-tests to compare species richness between open and forested sites. Beta diversity was calculated as between-site similarities in composition, and differences were evaluated using tests for homogeneity in multivariate dispersion. Forested habitats had greater species richness than open habitats due to enrichment by facultative and non-peatland species as well as by mid- and shade-tolerant vascular plants. At both scales, this species enrichment was associated with flora differentiation (increase of beta diversity), although at regional scale, this was true for bryophytes only. Tree basal area had a positive influence on forested habitats species richness. These compositional changes are expected to increase similarity between bog flora and upland vegetation, and consequently decrease regional diversity.

Keywords Beta diversity; Biotic Homogenization; Multivariate dispersion; Species richness; Species turnover; Tree encroachment

Introduction

Woody encroachment, i.e., the increase of tree or shrub density, cover or biomass in naturally open ecosystems, has become a major concern worldwide. First reported in grasslands and savannas of arid and semi-arid biomes (Van Auken 2000; Eldridge et al. 2011), it has been documented increasingly in wetlands including salt marshes (Shirley and Battaglia 2006; Osland et al. 2013; Saintilan and Rogers 2015), floodplains (Warren et al. 2007; Bowman et al. 2008) wetland prairies (Bruce et al. 1995; Clark and Wilson 2001), fens (Peringer and Rosenthal 2011; Bart et al. 2016) and *Sphagnum*-dominated bogs (Frankl and Schmeidl 2000; Pellerin and Lavoie 2003a; Berg et al. 2009; Lee et al. 2017). In wetlands, woody encroachment has mostly been attributed to anthropogenic disturbances, notably drainage, modification in grazing or fire regimes, nitrogen deposition, elevated CO₂ levels or climatic changes (e.g., Berendse et al. 2001; Pellerin and Lavoie 2003b Middleton et al. 2006; Berg et al. 2009; Talbot et al. 2010; Saintilan and Rogers 2015; Lee et al. 2017). Irrespective of its causes, woody encroachment has been shown to alter resource levels (e.g., temperature, light, water and nutrient availability), threaten plant and animal diversity and profoundly modify ecosystem functions and services (e.g., Eldridge and Soliveres 2014; Lachance et al. 2005; Warren et al. 2007; Pasquet et al. 2015).

The impacts of woody encroachment on species abundance and richness in bogs are rather well understood. Tree invasion in bogs usually hampers *Sphagnum* growth and reduces their cover and richness (Laine et al. 1995; Ohlson et al. 2001; Limpens et al. 2003). For example, Ohlson et al. (2001) examined surface peat cores collected near 151 pines in a Norwegian bog and found that pine establishment caused the disappearance of *Sphagnum* mats in 39% of

samples. The shift from open bog to bog woodland is also associated with a decrease in the cover and richness of other bog-specialist plant species (often heliophilic) and a concomitant increase of shade or drought-tolerant forest species (Laine et al. 1995; Gunnarsson et al. 2002; Lachance et al. 2005; Pellerin et al. 2009; Tousignant et al. 2010; Kapfer et al. 2011; Pasquet et al. 2015). For example, in 16 peatlands of southeastern Québec subjected to recent spruce and pine cover expansion, the presence of bog specialist plants was highly negatively associated with an increase in forest cover (Lachance et al. 2005). Although an overall gain of species richness is often observed in bogs following woody encroachment (Pellerin et al. 2009; Woziwoda and Kopeć 2014; Dyderski et al. 2015), it has been hypothesized that the resulting flora is less valuable for conservation purposes due to its increased similarity with surrounding forest plant communities, which simplifies regional diversity (e.g., Laine et al. 1995; Calmé et al. 2002; Lachance et al. 2005; Pasquet et al. 2015). This could be of particular concern in temperate regions where bog plant communities and richness contrast sharply with surrounding forests (Ingerpuu et al. 2001; Moore 2002). Despite numerous studies published on the impacts of woody encroachment on bog flora, beta diversity has been overlooked.

Biotic homogenization (reduced beta diversity) is the process by which the similarity of species, traits or genetic composition of communities increases across space over time (McKinney and Lockwood 1999; Olden and Poff 2003). This process is usually the result of the simultaneous extinction of native, specialized species and introduction of exotic or ruderal native ones (McKinney and Lockwood 1999; Beauvais et al. 2016; Brice et al. 2017). Wetlands are expected to be particularly prone to homogenization following degradation, as wetland plants usually spread more widely than forested ones (Santamaría 2002; Ricklefs et al. 2008) and have been shown to contribute to the homogenization of state-level floras in North

America (Santamaría 2002; Qian and Guo 2010). Wetlands are also highly susceptible to invasion by exotic species (Galatowitsch et al. 1999; Zedler and Kercher 2004). On the other hand, several wetland types are species poor, which could leave them more vulnerable to differentiation (increase of beta diversity) following environmental changes and subsequent species invasion (Olden and Poff 2003).

In this study, we investigated the effects of recent tree encroachment on plant richness and diversity of *Sphagnum*-dominated bogs isolated in an agricultural landscape in southern Québec (Canada). More specifically, we evaluated whether tree encroachment induced biotic homogenization at regional and local scales (i.e., between and within bogs, respectively). We also explored how tree stand characteristics (tree basal area, canopy openness and age) influenced richness and diversity of forested habitats. We hypothesized local flora enrichment with tree encroachment, with the magnitude of the changes related to tree stand characteristics. More specifically, we predicted an increase of species richness in forested habitats resulting from the co-occurrence of peatland shade-intolerant and forest shade-tolerant species, and that this enrichment induces a biotic differentiation (increase of beta diversity) at the local scale. Inversely, at the regional scale, we predicted a biotic homogenization (decrease of beta diversity) due to the spread of a few generalist forest species throughout the study area. Finally, we predicted that the changes will be greater in older stands characterized by higher tree basal area and lower canopy openness.

Methods

Study Area and Sites

The study area is located in the St. Lawrence Lowlands of southern Québec, and extends from 45°N to 47°N latitude and 71°W to 74°W longitude (Fig. 2.1). The area is enclosed by the Canadian Shield to the north and the Appalachian Mountains to the south and east. The Lowlands have a flat topography and are characterized by deep arable soils derived from glacial and marine deposits. The rich soils support intensive agriculture over large areas. More precisely, the landscape is composed of about 50% agricultural fields, 30% woodlands, 10% urbanized areas and 10% wetlands (Statistics Canada 2010). Bogs represent about 35% of wetlands (Poulin et al. 2016). The mean annual temperature of the study area fluctuates from 4.1°C in the northeast to 6.7°C in the southwest (Environment Canada 2011). Average precipitation ranges from a high of 1120 mm in the northeast to a low of 965 mm in the southwest, of which 23% and 17% respectively falls as snow (Environment Canada 2011).

Bogs of the study area are mostly dominated by ericaceous shrubs, *Sphagnum* mosses and *Picea mariana* thickets. Over the last few decades, 56,681 ha, or 19% of the region's wetlands have been lost or disturbed by human activities (Poulin et al. 2016). The proportion of disturbed bogs is estimated to be equivalent to that of disturbed wetlands, and tree encroachment has been reported in many of the remaining undisturbed peatlands (Pellerin and Lavoie 2003a, Pasquet et al. 2015; Pellerin et al. 2016). Using recent Google Earth Digital Globe satellite imagery, we identified peatlands with at least a quarter of their area characterized by dense forest cover (35 bogs). To ensure we surveyed only bogs that have been recently colonized by trees (i.e., in the last 50 years), the evolution of tree cover in these

bogs was assessed by comparing past aerial photographs (1960) to recent satellite imagery. We selected only bogs in which present-day forest cover was dominated by coniferous trees (*Picea mariana* or *Larix laricina*). We chose to study exclusively coniferous forested bogs as deciduous forests have distinct tree litter and understory vegetation and therefore would be too different to analyze together and could mask the effect of tree encroachment itself. We then eliminated all sites with signs of tree cutting or other intensive human disturbances (e.g., peat mining, cranberry farming) or that were inaccessible. From among the remaining bogs, we selected 14 that were spaced widely across the study area (Fig. 2.1; Appendix I). These bogs ranged in size from 5 to 369 ha.

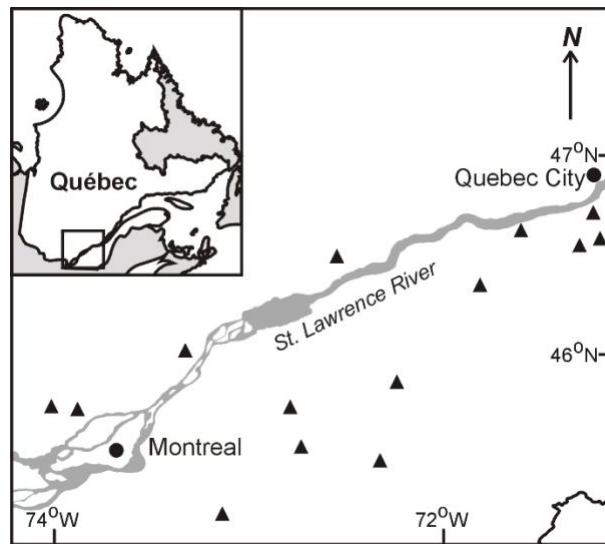


Fig. 2.1 Location map of the 14 sampled bogs (triangle) characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada)

Sampling Design

A nested paired sampling design was used to compare plant species richness and beta diversity between open and forested habitats of the 14 selected bogs (Appendix II). The paired sampling

design was used as a space-for-time substitution (Pickett 1989), assuming paired open and forested habitats had a similar flora before encroachment. Within each bog, open habitats corresponded to sectors with less than 5% cover of trees taller than 3 m, while forested habitats were characterized by a cover of at least 50% of trees taller than 3 m. We also ensured that selected paired open and forested quadrats had similar environmental characteristics (peat thickness, pH and electrical conductivity) using a MANOVA where bogs were treated as an error term, allowing us to control for pairing between quadrats ($F_{(3,11)} = 2.56$; $p = 0.108$). Consequently, the main difference within pairs of quadrats was the extent of the tree cover. Furthermore, to confirm the evolution of tree cover as assessed by photointerpretation, a soil pedon was visually analyzed on the field in each forested habitat to ensure *Sphagnum* peat deposits were present under the tree litter.

Quadrats were centered in each habitat at a distance of at least 25 m from any edge. Distances between paired open and forested quadrats ranged from 246 to 1774 m. In each habitat, we delineated a 625 m² quadrat (25 m × 25 m) with nine nested plots of 25 m² (5 m × 5 m) for sampling vascular plants and 18 nested circular subplots of 0.38 m² (0.35 m radius) for bryophytes. The nine 25 m² plots were systematically located in the quadrat and spaced equally 5 m apart, while two subplots were randomly located within each of the nine plots (Appendix II).

Field Sampling

Vegetation was sampled between June and August 2016. Percentage cover of each species was estimated using 7 classes: 1: <1%, 2: 1–5%, 3: 6–10%, 4: 11–25%, 5: 26–50%, 6: 51–75%, 7:

>75%. Species nomenclature followed VasCan (Brouillet et al. 2017) for vascular plants and Faubert (2012, 2013, 2014) for bryophytes.

In the center of each forested quadrat, we evaluated tree basal area using a wedge prism (factor 2). We also estimated canopy openness (%) by averaging 36 readings (4 by plot) on a Lemmon's model C spherical densiometer (Lemmon 1956). Finally, to estimate forest stand age, the ten trees with the largest diameter at breast height were cored as closely as possible to the collar using an increment borer. In laboratory, cores were dried, finely sanded, and annual growth rings were counted under a low-power (50×) binocular microscope.

Data Analysis

Species Richness

For each quadrat, total richness was assessed as the number of species in all plots and subplots. Vascular richness was evaluated using only plots, and bryophyte richness using subplots. The richness of vascular plants, bryophytes, and both plant groups together (total) was compared between open and forested quadrats using permutation paired sample t-tests (9,999 permutations).

In addition, we took into account species' habitat preferences by comparing richness of preferential, facultative and non-peatland species between open and forested quadrats. Species habitat preference follows Garneau (2001), Tousignant et al. (2010), Faubert (2012, 2013, 2014) and the New England Wild Flower Society (2017). Species that mostly grow in peatlands (either bogs or fens) were classified as "preferential", those that can grow in either peatlands or other ecosystems as "facultative", while species seldom found in peatlands were

classified as “non-peatland species” (Appendix III). Linear mixed-effect models were used to compare the number of species between habitat types (open or forested) and between habitat preferences (preferential, facultative, non-peatland) as well as the interaction between both factors. Bogs were treated as a random factor, therefore allowing us to control for pairing between quadrats and dependence between the numbers of species of different preferences in the same quadrat. Because a significant interaction was found between habitat types and habitat preferences, we tested the individual effect of each factor with linear mixed-effect models for each level of the other factor and then conducted post hoc Tukey tests to further investigate if the number of species of each habitat preference differed for open and forested habitats. We verified that model residuals followed a normal distribution.

We also compared the richness of intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant species between open and forested quadrats. Species tolerance follows Lapointe (2014), Brice et al. (2016) as well as USDA and NRCS (2018). We only took into account vascular species shade tolerance, as the information was not as reliable or available for all bryophyte species (Appendix III). The same linear mixed-effect model procedure described above was used.

Beta Diversity

Prior to evaluating beta diversity, we computed a site-by-species matrix for each group of species (total, vascular and bryophytes) at both spatial scales (regional and local). The site-by-species matrices at the regional scale used the quadrat as unit (28 units: 14 quadrats \times 2 habitats) and each entry corresponds to the mean cover of a species in a quadrat (calculated from the median of cover classes in each plot). The site-by-species matrices at the local scale used the plot as unit (252 units: 9 plots \times 14 quadrats \times 2 habitats) and each entry corresponds

to the mean cover of the two subplots (calculated from the median of cover classes in each subplot).

Differences in beta diversity between open and forested quadrats were analysed using tests for homogeneity of multivariate dispersions (Anderson 2006). First, a site-by-site distance matrix (using Hellinger distance; Legendre and De Cáceres 2013) was used to compute the centroid of each group of sites (two groups at the regional scale: open or forested habitats; 28 groups at the local scale: 14 quadrats \times 2 habitats). Then, the distance of each site to its associated group centroid (i.e., beta diversity) was calculated. Finally, for the regional scale, the site distances to centroid were subjected to t-tests with 9,999 permutations to determine whether dispersion (variance) differed between groups. For the local scale, the site distances to centroid were compared by fitting a linear mixed-effect model where the sites were treated as a random factor, therefore allowing us to control for pairing between plots of the same bog. We verified that model residuals followed a normal distribution.

To detect species shifts (turnover) between habitats at the regional scale, we tested for location differences between centroids using PERMANOVAs with a pseudo-F ratio (9,999 permutations; Anderson 2001). Because this test is sensitive to differences in multivariate dispersions (Anderson and Walsh 2013), data visualization was used to support interpretation of the statistical test. The differences in multivariate dispersion and composition were illustrated in principal coordinates analysis ordinations (PCoA) based on their respective distance matrices.

Effects of Tree Stand Characteristics

We used multiple linear regressions to evaluate the relationships between tree stand characteristics (age of the forest stands, canopy openness and tree basal area) and total richness and beta diversity of forested quadrats. For beta diversity, we used site distance to group centroid (see above) as response variable. All explanatory variables were standardized to z -scores ($\mu = 0$ and $\sigma = 1$). We ensured all model residuals followed a normal distribution.

All statistical analyses were performed using R 3.3.2 (R Core Team 2016). Permutation t-tests and permutation paired sampled t-tests were done using *perm.test()* and *paired.perm.test()*, respectively, from the *broman* package (Broman 2017). Linear mixed-effect models were fitted with *lme()* in *nlme*. Tukey tests were done with the *lsmeans()* function in the *lsmeans* library (Lenth 2016). Hellinger transformations were done using *decostand()*, multivariate dispersion analyses were performed using *betadisper()* and centroid locations were tested using *adonis2()*, all from the *vegan* package (Oksanen et al. 2017). Multiple linear regressions were performed with the *lm()* function in *stats* (R Core Team 2016).

Results

Species Richness

Overall, 117 species (87 vascular, 30 bryophytes) were inventoried in the 14 bogs. Of these, 58 species (45 vascular, 13 bryophytes) were found in open habitats and 100 (72 vascular, 28 bryophytes) in forested habitats, while 41 species (30 vascular, 11 bryophytes) were shared between the two habitats. Only two exotic species were found (*Frangula alnus* and *Sorbus aucuparia*; Brouillet et al. 2017). Mean total and vascular richness were significantly

higher in forested habitats than in open habitats, while mean bryophyte richness was similar between both habitats (Fig. 2.2).

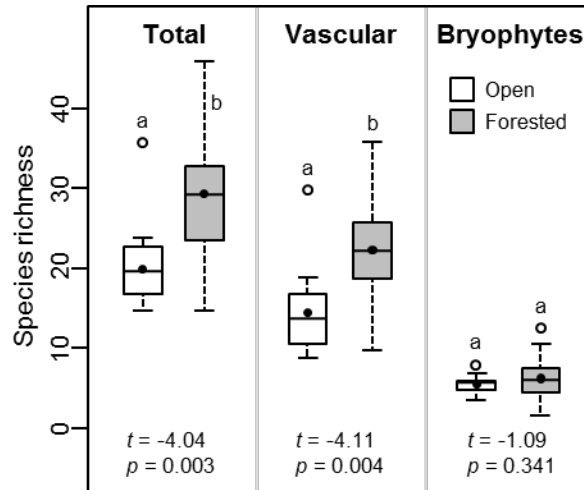


Fig. 2.2 Total, vascular and bryophyte species richness for open and forested habitats in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Provided are mean species richness (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different letters indicate a significant difference ($p \leq 0.05$) determined by paired permutation t-tests

The numbers of preferential, facultative and non-peatland species varied differently between open and forested habitats (Fig. 2.3; Appendix IV). There were more preferential species in open than in forested habitats, but when only vascular species were considered, open and forested habitats remained similar. On the other hand, facultative and non-peatland species were always more abundant in forested than in open habitats. Within open habitats, the number of species generally decreased from preferential to facultative to non-peatland species, although, for bryophytes, facultative and non-peatland species were almost absent. Within forested habitats, the numbers of preferential and facultative species were similar and both were higher than the number of non-peatland species when considering the total flora and

vascular plants. For bryophytes, the numbers of preferential and non-peatland species were similar and both were higher than the number of facultative species.

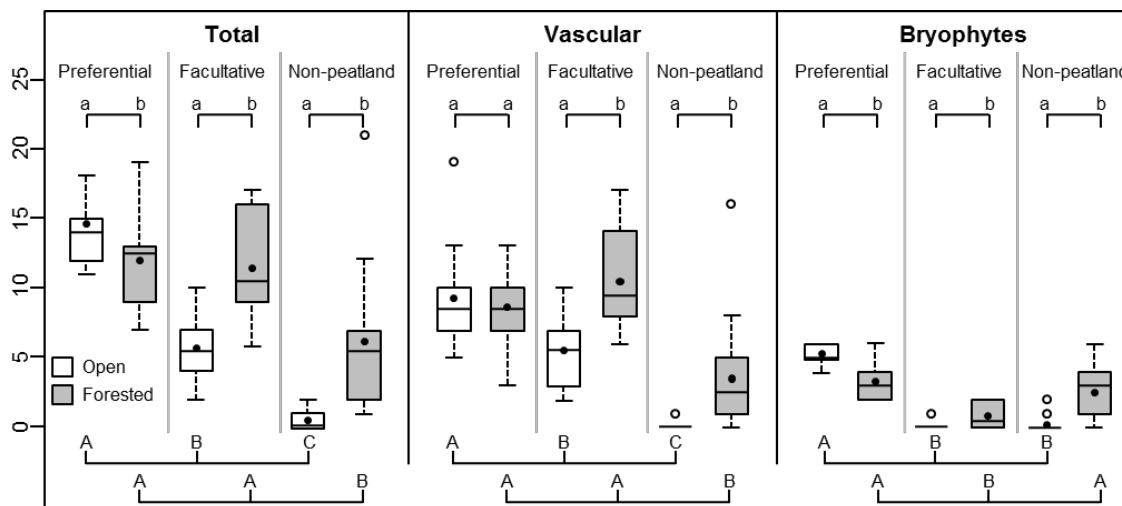


Fig. 2.3 Richness of preferential, facultative and non-peatland species in open and forested habitats for the total species pool, vascular plants and bryophytes in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Provided are mean species richness (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different lower case letters indicate a significant difference ($\alpha = 0.05$; linear mixed-effect models) between open and forested habitats, whereas different upper case letters indicate a significant difference ($\alpha = 0.05$; Tukey's test) within open or forested habitats

The numbers of shade-intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant vascular species varied significantly between open and forested habitats (Fig. 2.4; Appendix V). There were more intolerant species in open than in forested habitats, while mid-tolerant and tolerant species were more abundant in forested than in open habitats. Within open habitats, there were more intolerant species than mid-tolerant and tolerant ones. Within forested habitats, the number of tolerant species was greater than that of mid-tolerant species, while the number of intolerant species was transitional between both. Overall, the number of species associated with forested habitats, either shade-tolerant, facultative or non-peatland species, was more variable between quadrats than the number of peatland species (larger box plots; Fig. 2.3 and 2.4).

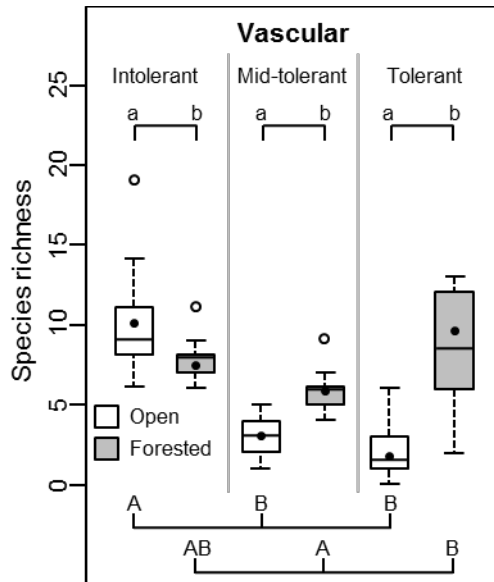


Fig. 2.4 Richness of shade-intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant vascular species in open and forested habitats in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Provided are mean species richness (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different lower case letters indicate a significant difference ($\alpha = 0.05$; linear mixed-effect models) between open and forested habitats, whereas different upper case letters indicate a significant difference ($\alpha = 0.05$; Tukey's test) within open or forested habitats

Beta Diversity

At the regional scale, beta diversity of the total species pool and of vascular species was similar between open and forested habitats, but was greater in forested than in open habitats for bryophytes (Table 2.1a; Fig. 2.5), meaning that bryophyte communities were more different from quadrat to quadrat in forested than in open habitats. Furthermore, a clear species turnover occurred between open and forested habitats, as centroid locations were significantly different for all groups of species (Table 2.1c; Fig. 2.5). At the local scale, beta diversity was lower in open than in forested habitats for the total species pool and for vascular species, but no difference was found for bryophytes (Table 2.1b; Fig. 2.6).

Table 2.1 Differences in beta diversity and composition between open and forested habitats in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Difference in beta diversity was tested with multivariate tests of dispersion around the centroid using permutation t-tests (9999 permutations) at the regional scale (a) and linear mixed-effect models at the local scale (b). Centroid location was used to detect differences in species composition (regional scale only) and was tested with PERMANOVA. Bold indicates significant differences ($p \leq 0.05$)

	Numerator d.f.	Denominator d.f.	T-value	p-value
a) Beta diversity at regional scale				
All species		26	-1.67	0.121
Vascular plants		26	-1.72	0.106
Bryophytes		26	-2.12	0.044
b) Beta diversity at the local scale				
All species	1	237	47.56	<0.001
Vascular plants	1	237	82.31	<0.001
Bryophytes		237	1.26	0.262
c) Species composition at the regional scale				
All species	1	26	8.03	<0.001
Vascular plants	1	26	10.21	<0.001
Bryophytes	1	26	5.01	<0.001

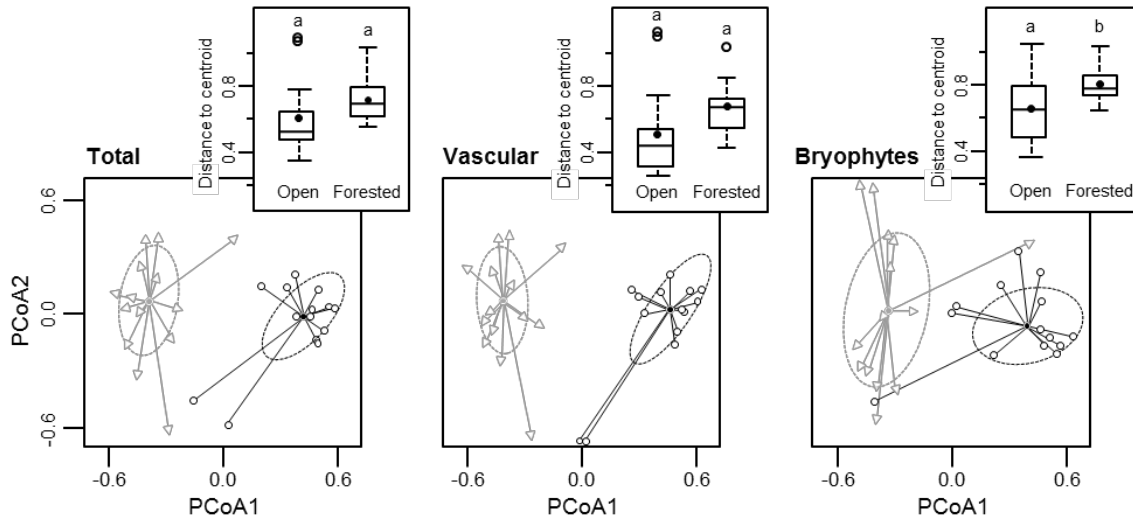


Fig. 2.5 Influence of habitat type (open = black circles; forested = grey triangles) on beta diversity of total, vascular and bryophyte species at the regional scale in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Beta diversity was measured as the distance of sites to their group centroid, here represented on the first two axes of a PCoA and using boxplots of the sites-to-centroid distance. Provided are mean distance to centroid (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different letters indicate a significant difference ($p \leq 0.05$) determined by t-tests. Circles are ellipses of standard deviation

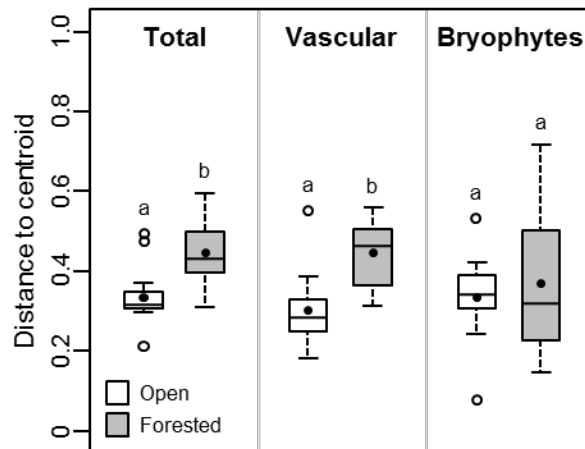


Fig. 2.6 Influence of habitat type on beta diversity of total, vascular and bryophyte species at the local scale in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Beta diversity was measured as the average distance of sites to their group centroid, here represented using boxplots of the sites-to-centroid distance. Provided are mean distance to centroid (black dot), median (line), 25-75% quartiles (boxes) and ranges (whiskers). Different letters indicate a significant difference ($p \leq 0.05$) determined by linear mixed-effect models

Relationship between Tree Stand Characteristics and Diversity

Mean tree stand age was 64 years (SE = 20 years), with the oldest stand estimated to be 106 years old. Canopy openness was 20% on average (SE = 17%), and average basal area was 14 m² (SE = 5 m²). Total species richness was only positively related to tree basal area ($t_{(10)} = 2.354$; $p = 0.04$), meaning that the number of species increased with tree biomass. No other significant relation was found between richness or beta diversity and tree stand characteristics (Appendix VI).

Discussion

In this study, we predicted that tree encroachment in temperate *Sphagnum*-dominated bogs isolated in an agricultural landscape would engender floral differentiation (increase of beta diversity) within peatlands (local scale) following enrichment by non-peatland species, whereas we expected homogenization between peatlands (regional scale) due to the spread of generalist forest species across sites. As expected, forested habitats had greater species richness than open habitats, mostly related to enrichment by facultative and non-peatland species as well as by mid- and shade-tolerant vascular plants. At the local scale, this species enrichment was, as predicted, associated with floral differentiation, because beta diversity was higher in forested than in open habitats. On the other hand, and contrary to our prediction, tree encroachment did not foster homogenization at a regional scale. Bryophyte beta diversity at this scale was even higher among forested habitats than open habitats. Finally, and also contrary to expectation, tree stand characteristics had no influence on forested quadrat richness or beta diversity, with the exception of tree basal area, which was positively correlated to species richness.

Tree Encroachment and Species Richness

The comparison of species richness between open and forested habitats suggests that tree encroachment fosters plant species richness in bogs. This finding concurs with that of previous studies conducted in peatlands (e.g., Pellerin et al. 2009; Woziwoda and Kopeć 2014; Dyderski et al. 2015), but contrasts with studies on grasslands, in which woody encroachment mostly induces species impoverishment (Price and Morgan 2008; Ratajczak et al. 2012; Guido et al. 2017). Grasslands represent one of the richest habitats on earth (Wilson et al. 2012), and most species composing their extremely rich graminoid communities have high light requirements and are therefore often excluded following tree encroachment (Lett and Knapp 2003). Contrary to grasslands, *Sphagnum*-dominated bogs are species-poor ecosystems (Wheeler 1993; Vitt et al. 1995; Warner and Asada 2006), due to high abiotic stress such as high water table as well as low mineral and nutrient content (Wheeler 1993; Zoltai and Vitt 1995). Trees likely lessen these strong environmental filters, and foster the establishment of terrestrial species while engendering the loss of light-demanding and waterlogging-tolerant typical bog species. In this regard, it has been shown that tree encroachment in drained peatlands often accelerates soil dehydration through interception of precipitation and increased evapotranspiration (Frankl and Schmeidl 2000; Sarkkola et al. 2010; Holmgren et al. 2015). It may also increase soil nutrient availability by litter fall, and reduce solar radiation at the soil level (Limpens et al. 2003; Wertebach et al. 2014; Paradis and Rochefort 2017; Ratcliffe et al. 2017). All these environmental changes have been shown to be detrimental to *Sphagnum* growth (Laine et al. 1995; Ohlson et al. 2001; Limpens et al. 2003), but to have positive effects on tree seedling establishment and growth (Ohlson et al. 2001; Eppinga et al. 2009;

Holmgren et al. 2015), which could further facilitate a persistent shift towards forested communities (Heijmans et al. 2013).

According to our results, the increased richness following tree encroachment was associated with the increase of facultative and non-peatland species richness, mostly for vascular plants but also for bryophytes, while it either did not affect (vascular plants) or lowered (bryophytes) the richness of peatland preferential species (see Fig. 2.3). Furthermore, the enrichment of vascular species was linked to an increase of mid-tolerant and shade-tolerant ones, despite a concomitant decrease of shade-intolerant species (see Fig. 2.4). This loss of peatland endemics and heliophilic plants was also observed in previous studies (e.g., Gunnarsson et al. 2002; Pellerin et al. 2009; Kapfer et al. 2011; Pasquet et al. 2015). For example, in one bog of the same study area, but characterized by *Betula populifolia* instead of coniferous encroachment, Pasquet et al. (2015) demonstrated that non-peatland species were 15 and five times more abundant in old (≥ 30 years) and new bog woodlands than in open *Sphagnum*-dominated habitats, respectively. As well, in a *Sphagnum*-dominated bog in southern Sweden, all of the ten species negatively impacted by the increase in trees and dwarf shrubs over 54 years were bog species, whereas forest species increased in frequency (Kapfer et al. 2011). Of the species that experienced a shift of their optimum value, 67% simultaneously shifted towards lower light values, which represents an increase in shade-tolerant species. This species turnover likely indicates that flora of peatlands subjected to tree encroachment tend to become more similar to upland ecosystems, which could induce regional floral homogenization. Although this phenomenon has frequently been mentioned (e.g., Laine et al. 1995; Calmé et al. 2002; Lachance et al. 2005; Pasquet et al. 2015), it remains to be documented.

Tree encroachment and beta diversity

As with species richness, beta diversity at the local scale (within peatlands) was higher in forested than in open habitats and was still mostly associated with vascular species (see Fig. 2.6). At the regional scale, we found no evidence of reduced beta-diversity (see Fig. 2.5). Bryophyte beta diversity was even higher for forested than for open habitats, suggesting a differentiation of bryophyte communities from one bog to another with tree encroachment.

Species turnover and changes in species richness are the two main mechanisms inducing changes in beta diversity (Olden and Poff 2003; Legendre 2014). In our study, both mechanisms are likely involved, as species richness was higher in forested than in open habitats and because there was an important turnover from preferential to facultative and non-peatland species following tree encroachment, as well as from shade-intolerant to shade-tolerant species. Tree encroachment likely induced more variable environmental conditions within the open *Sphagnum*-dominated bogs, which have in turn fostered species richness and turnover. In our case, light availability and microhabitat diversity were certainly more variable in forest than in open habitats. In fact, the tree canopy is unlikely to develop uniformly, which has allowed the co-occurrence of light-demanding bog species and shade-tolerant forest species in forested habitats (see Fig. 2.4). Furthermore, the presence of trees in peatlands likely created new niches via stump bases, the aerial part of root systems or decaying woody debris, as such microhabitats have indeed been associated with species richness in swamps (Pollock et al. 1998; Flinn et al. 2008). As well, the fact that woody debris increases with the volume of living trees in a stand (Siitonen et al. 2000) could explain the positive relationship obtained between species richness and basal area. Actually, most of the bryophyte species

observed only on forested sites (e.g., *Brachythecium plumosum*, *Hypnum pallescens*, *Plagiothecium laetum*, *Tetraphis pellucida*) are known to be associated with decaying wood debris, stumps or forest litter (Faubert 2013, 2014). Although microhabitat variability is clearly evident in open bogs with the development of hummocks and hollows microtopography, *Sphagnum* communities are usually quite similar among bogs at a scale larger than the hummock-hollow gradient (Poulin et al. 2002; Vitt 2006). This was the case in our study sites, where open quadrats were usually dominated by the same four species (*Sphagnum capillifolium*, *S. fuscum*, *S. rubellum* or *S. magellanicum*). Although both phenomena are likely involved in the differentiation observed at both spatial scales, we believe that light variability was mostly responsible for the differentiation of vascular plants at the local scale, and that microhabitat variability mostly induced the differentiation of bryophytes at the regional scale.

The absence of biotic homogenization at the regional scale may be related, in part, to a time lag between ecosystem changes and plant community response (e.g., Lindborg and Eriksson 2004; Helm et al. 2006; Savage and Vellend 2015). In fact, although tree encroachment began, on average, 60 years ago in the studied peatlands, the high tree canopy established more recently on most sites (about 20 years ago according to aerial photographs). It is to be noted that saplings have to reach a minimum height (i.e., taller than surrounding shrubs) before being detectable on aerial photographs (Cameron et al. 2000), which explains the discrepancy between tree stand age estimated by photointerpretation and that estimated by growth rings counting. The recent establishment of trees might explain the absence of a significant relationship between stand age and either species richness or beta diversity, at both local and regional scales. In fact, tree growth in peatlands that are not intentionally drained for forestry

purposes is slow and very variable in area, due, among other factors, to the high water table and poor soil aeration (Lieffers and Rothwell 1986; Macdonald and Lieffers 1990). Consequently, tree encroachment may not have been impacting bogs for long enough for the changes in their magnitude to be observable, a phenomenon referred to as "extinction debt" (Tilman et al. 1994).

Conclusion

In conclusion, our study showed that tree encroachment may induce important changes in richness and diversity in temperate bogs isolated in an agricultural landscape. Most of the observed changes were associated with an increase in facultative and non-peatland shade-tolerant species in forested habitats, at the expense of peatland shade-intolerant species. This species shift could result in increased similarity between bogs and upland vegetation, and therefore decrease regional diversity. The observed compositional change could also have major impacts on the diversity of other trophic groups as *Sphagnum*-dominated bogs provide refuge for a variety of endemic birds, invertebrates and protists (Warner and Asada 2006). This is especially true for bogs of temperate regions, where plant and bird assemblages contrast more with the surrounding landscape than bogs of boreal regions (Moore 2002; Calmé et al. 2002). In this sense, our work highlights the importance of establishing conservation buffer zones in peatlands isolated in an anthropized matrix when designing reserves. These buffers should benefit from clear legislation aiming at reducing drainage or land conversion, which in turn affect the water balance of bogs. This is particularly important as tree encroachment is increasing worldwide, and because tree growth could generate a

feedback loop leading to further tree encroachment (Frankl and Schmeidl 2000; Eppinga et al. 2009; Ireland and Booth 2012), inducing a persistent alternative stable state.

References

- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245–253.
- Anderson MJ, Walsh DCI (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83:557–574.
- Bart D, Davenport T, Yantes A (2016) Environmental predictors of woody plant encroachment in calcareous fens are modified by biotic and abiotic land-use legacies. *Journal of Applied Ecology* 53:541–549.
- Beauvais M-P, Pellerin S, Lavoie C (2016) Beta diversity declines while native plant species richness triples over 35 years in a suburban protected area. *Biological Conservation* 195:73–81.
- Berendse F, Van Breemen N, Rydin H, et al (2001) Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Global Change Biology* 7:591–598.
- Berg EE, Hillman KM, Dial R, DeRuwe A (2009) Recent woody invasion of wetlands on the Kenai Peninsula Lowlands, south-central Alaska: a major regime shift after 18 000 years

of wet *Sphagnum*–sedge peat recruitment. Canadian Journal of Forest Research 39:2033–2046.

Bowman DMJS, Riley JE, Boggs GS, et al (2008) Do feral buffalo (*Bubalus bubalis*) explain the increase of woody cover in savannas of Kakadu National Park, Australia? Journal of Biogeography 35:1976–1988.

Brice M-H, Pellerin S, Poulin M (2016) Environmental filtering and spatial processes in urban riparian forests. Journal of Vegetation Science 27:1023–1035

Brice M-H, Pellerin S, Poulin M (2017) Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? Diversity and Distributions 23:828–840.

Broman KW, Broman AT (2017) broman: Karl Broman’s R Code. R package version 0.67-4. Available at <https://CRAN.r-project.org/package=broman>.

Brouillet L, Coursol F, Meades SJ, et al (2017) VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. Available at <http://data.canadensys.net/vascan/>. Accessed 28 Mar 2017

Bruce KA, Cameron GN, Harcombe PA (1995) Initiation of a new woodland type on the Texas coastal prairie by the Chinese Tallow Tree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.). Bulletin of the Torrey Botanical Club 122:215–225.

Calmé S, Desrochers A, Savard J-PL (2002) Regional significance of peatlands for avifaunal diversity in southern Québec. Biological Conservation 107:273–281.

Clark DL, Wilson MV (2001) Fire, mowing, and hand-removal of woody species in restoring a native wetland prairie in the Willamette valley of Oregon. Wetlands 21:135–144.

- Dyderski MK, Gdula AK, Jagodziński AM (2015) Encroachment of woody species on a drained transitional peat bog in 'Mszar Bogdaniec' nature reserve (Western Poland). *Folia Forestalia Polonica* 57:160–172.
- Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, et al (2011) Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis: Synthesizing shrub encroachment effects. *Ecology Letters* 14:709–722.
- Eldridge DJ, Soliveres S (2014) Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62(7):594-608.
- Environment Canada (2011) Canadian Climate Normals 1981-2010. Available at http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/index_e.html. Accessed 12 Oct 2017
- Eppinga MB, Rietkerk M, Wassen MJ, Ruiten PCD (2009) Linking habitat modification to catastrophic shifts and vegetation patterns in bogs. *Plant Ecology* 200:53–68.
- Faubert J (2012) Flore des bryophytes du Québec-Labrador : Volume 1, Anthocérotes et hépatiques. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec.
- Faubert J (2013) Flore des bryophytes du Québec-Labrador : Volume 2, Mousses, première partie. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec.
- Faubert J (2014) Flore des bryophytes du Québec-Labrador : Volume 3, Mousses, seconde partie. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec.

- Flinn KM, Lechowicz MJ, Waterway MJ (2008) Plant species diversity and composition of wetlands within an upland forest. *American Journal of Botany* 95:1216–1224.
- Frankl R, Schmeidl H (2000) Vegetation change in a South German raised bog: Ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms? *Flora* 195:267–276.
- Galatowitsch SM, Anderson NO, Ascher PD (1999) Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands* 19:733–755.
- Garneau M (2001) Statut trophique des taxons préférentiels et des taxons fréquents mais non préférentiels des tourbières naturelles du Québec-Labrador. In: Payette S and Rochefort L (eds) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Université Laval, Québec, pp 523–532
- Guido A, Salengue E, Dresseno A (2017) Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest-grassland mosaics. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:52–55.
- Gunnarsson U, Malmer N, Rydin H (2002) Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated mire ecosystems? A 40-year study. *Ecography* 25:685–704.
- Heijmans MMPD, van der Knaap YAM, Holmgren M, Limpens J (2013) Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events. *Global Change Biology* 19:2240–2250.

- Helm A, Hanski I, Pärtel M (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9:72–77.
- Holmgren M, Lin C-Y, Murillo JE, et al (2015) Positive shrub–tree interactions facilitate woody encroachment in boreal peatlands. *Journal of Ecology* 103:58–66.
- Ingerpuu N, Vellak K, Kukk T, Pärtel M (2001) Bryophyte and vascular plant species richness in boreo-nemoral moist forests and mires. *Biodiversity & Conservation* 10:2153–2166.
- Ireland AW, Booth RK (2012) Upland deforestation triggered an ecosystem state-shift in a kettle peatland. *Journal of Ecology* 100:586–596.
- Kapfer J, Grytnes J-A, Gunnarsson U, Birks HJB (2011) Fine-scale changes in vegetation composition in a boreal mire over 50 years. *Journal of Ecology* 99:1179–1189.
- Lachance D, Lavoie C, Desrochers A (2005) The impact of peatland afforestation on plant and bird diversity in southeastern Québec. *Écoscience* 12:161–171.
- Laine J, Vasander H, Laiho R (1995) Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. *Journal of Applied Ecology* 32:785–802.
- Lapointe M (2014) *Plantes de milieux humides et de bord de mer du Québec et des Maritimes*. Michel Quintin, Montréal, Québec
- Lee A, Fujita H, Kobayashi H (2017) Effects of drainage on open-water mire pools: open water shrinkage and vegetation change of pool plant communities. *Wetlands* 37:741–751.

- Legendre P, De Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16:951–963.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23:1324–1334.
- Lemmon PE (1956) A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314–320.
- Lenth RV (2016) Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software* 69:1–33.
- Lett MS, Knapp AK (2003) Consequences of shrub expansion in mesic grassland: Resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14:487–496.
- Lieffers VJ, Rothwell RL (1986) Effects of depth of water table and substrate temperature on root and top growth of *Picea mariana* and *Larix laricina* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 16:1201–1206.
- Limpens J, Berendse F, Klees H (2003) N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *The New Phytologist* 157:339–347.
- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85:1840–1845.

- Macdonald SE, Lieffers VJ (1990) Photosynthesis, water relations, and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 20:995–1000.
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14:450–453.
- Middleton BA, Holsten B, van Diggelen R (2006) Biodiversity management of fens and fen meadows by grazing, cutting and burning. *Applied Vegetation Science* 9:307–316.
- Moore PD (2002) The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation* 29:3–20.
- New England Wild Flower Society. 2017. Go Botany. Available at <https://gobotany.newenglandwild.org/>. Accessed 29 Sep 2017
- Ohlson M, Økland RH, Nordbakken J-F, Dahlberg B (2001) Fatal interactions between Scots Pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos* 94:425–432.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2017) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-6. Available at <https://CRAN.rproject.org/package=vegan>.
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162:442–460.
- Osland MJ, Enwright N, Day RH, Doyle TW (2013) Winter climate change and coastal wetland foundation species: salt marshes vs. mangrove forests in the southeastern United States. *Global Change Biology* 19:1482–1494.

- Paradis É, Rochefort L (2017) Management of the margins in cutover bogs: ecological conditions and effects of afforestation. *Wetlands Ecology and Management* 25:177–190.
- Pasquet S, Pellerin S, Poulin M (2015) Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 18:220–229.
- Pellerin S, Lavoie C (2003a) Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. *Journal of Ecology* 91:1008–1021.
- Pellerin S, Lavoie C (2003b) Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: A paleoecological study. *Écoscience* 10(2):247-257.
- Pellerin S, Mercure M, Desaulniers AS, Lavoie C (2009) Changes in plant communities over three decades on two disturbed bogs in southeastern Québec. *Applied Vegetation Science* 12:107–118.
- Pellerin S, Lavoie M, Boucheny A, Larocque M, Garneau M (2016) Recent vegetation dynamics and hydrological changes in bogs located in an agricultural landscape. *Wetlands* 36:159–168.
- Peringer A, Rosenthal G (2011) Establishment patterns in a secondary tree line ecotone. *Ecological Modelling* 222:3120–3131.
- Pickett STA (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE (ed) *Long-Term Studies in Ecology*. Springer, New York, pp 110–135
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA (1998) Plant species richness in riparian wetlands—a test of biodiversity theory. *Ecology* 79:94–105.

- Poulin M, Careau D, Rochefort L, Desrochers A (2002) From satellite imagery to peatland vegetation diversity: How reliable are habitat maps? *Conservation Ecology* 24(6):651-665.
- Poulin M, Pellerin S, Cimon-Morin J, et al (2016) Inefficacy of wetland legislation for conserving Quebec wetlands as revealed by mapping of recent disturbances. *Wetlands Ecology and Management* 24:651–665.
- Price JN, Morgan JW (2008) Woody plant encroachment reduces species richness of herb-rich woodlands in southern Australia. *Austral Ecology* 33:278–289.
- Qian H, Guo Q (2010) Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions* 16:119–125.
- R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ratajczak Z, Nippert JB, Collins SL (2012) Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93:697–703.
- Ratcliffe JL, Creevy A, Andersen R, et al (2017) Ecological and environmental transition across the forested-to-open bog ecotone in a west Siberian peatland. *Science of the Total Environment* 607–608:816–828.

- Ricklefs RE, Guo Q, Qian H (2007) Growth form and distribution of introduced plants in their native and non-native ranges in Eastern Asia and North America. *Diversity & Distributions* 14:381–386.
- Saintilan N, Rogers K (2015) Woody plant encroachment of grasslands: a comparison of terrestrial and wetland settings. *New Phytologist* 205:1062–1070.
- Santamaría L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23:137–154.
- Sarkkola S, Hökkä H, Koivusalo H, et al (2010) Role of tree stand evapotranspiration in maintaining satisfactory drainage conditions in drained peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 40:1485–1496.
- Savage J, Vellend M (2015) Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography* 38:546–555.
- Shirley LJ, Battaglia LL (2006) Assessing vegetation change in coastal landscapes of the northern Gulf of Mexico. *Wetlands* 26:1057–1070.
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128:211–225.
- Statistics Canada (2010) St-Laurent Lowlands ecoregion. Available at <http://www.statcan.gc.ca/pub/16-002-x/2010002/tbl/11285/tbl001-eng.htm>. Accessed 20 Sep 2017

- Talbot J, Richard PJH, Roulet NT, Booth RK (2010) Assessing long-term hydrological and ecological responses to drainage in a raised bog using paleoecology and a hydrosequence. *Journal of Vegetation Science* 21:143–156.
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65–66.
- Tousignant M-Ê, Pellerin S, Brisson J (2010) The relative impact of human disturbances on the vegetation of a large wetland complex. *Wetlands* 30:333–344.
- USDA and NRCS (2018) The PLANTS Database. Available at <https://www.plants.usda.gov>. Accessed 23 Mar 2018
- Van Auken OW (2000) Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197–215.
- Vitt DH, Li Y, Belland RJ (1995) Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental Western Canada. *The Bryologist* 98:218–227.
- Vitt DH (2006) Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. In: Wieder RK, Vitt DH (eds) *Boreal Peatland Ecosystems*. Springer, Berlin, pp 9–24.
- Warner BG, Asada T (2006) Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences* 68:240–253.
- Warren RJ, Rossell IM, Moorhead KK, Dan Pittillo J (2007) The influence of woody encroachment upon herbaceous vegetation in a southern Appalachian wetland complex. *The American Midland Naturalist* 157:39–51.

- Wertebach T-M, Hölzel N, Kleinebecker T (2014) Birch encroachment affects the base cation chemistry in a restored bog. *Ecohydrology* 7:1163–1171.
- Wheeler BD (1993) Botanical diversity in British mires. *Biodiversity and Conservation* 2:490–512.
- Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M (2012) Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23:796–802.
- Woziwoda B, Kopeć D (2014) Afforestation or natural succession? Looking for the best way to manage abandoned cut-over peatlands for biodiversity conservation. *Ecological Engineering* 63:143–152.
- Zedler JB, Kercher S (2004) Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23:431–452.
- Zoltai SC, Vitt DH (1995) Canadian wetlands: Environmental gradients and classification. *Plant Ecology* 118:131–137.

Chapitre 3

Conclusion

L'objectif de ce projet de maîtrise était de déterminer les effets du phénomène de boisement récent sur la végétation des tourbières ombrotrophes des basses terres du Saint-Laurent. Dans la revue de littérature présentée au premier chapitre, nous avons vu que le boisement modifie drastiquement les conditions environnementales des bogs, et conséquemment leur composition en espèces. Toutefois, l'analyse des études sur ce sujet a permis de faire ressortir que l'impact de la prolifération des arbres en tourbière sur leur richesse et leur diversité est encore peu documenté. Ainsi, le deuxième chapitre de ce mémoire tente de répondre aux questions suivantes : 1) Quel est l'impact du boisement sur la richesse spécifique des tourbières ombrotrophes ? 2) Est-ce que le boisement entraîne une homogénéisation ou une différenciation biotique aux échelles régionale et locale ? 3) Quel est le rôle des caractéristiques des peuplements forestiers (surface terrière des arbres, ouverture de la canopée et âge des peuplements) sur la richesse et la diversité des tourbières boisées ?

L'étude présentée au chapitre 2 a montré que le boisement des tourbières ombrotrophes menait à des changements importants dans leur richesse et leur diversité. Plus précisément, un enrichissement en espèces a été observé, surtout en raison de l'implantation de plantes poussant facultativement en tourbières ou considérées comme non-tourbicoles, ainsi que d'espèces semi-tolérantes et tolérantes à l'ombre. De plus, suite à la prolifération des arbres, une différenciation biotique à l'échelle locale (au sein des tourbières) a été notée, représentée par une plus grande diversité bêta en tourbière boisée qu'en tourbière ouverte. Une

différenciation des communautés de bryophytes a aussi été observée à l'échelle régionale, c'est-à-dire que la composition en bryophytes était d'avantage variable entre les différentes tourbières boisées qu'entre celles n'ayant pas subi de boisement. Les caractéristiques des peuplements forestiers ne semblaient toutefois pas influencer l'ampleur de ces changements de richesse et de diversité bêta des milieux boisés, à l'exception de la surface terrière des arbres, qui était corrélée positivement à la richesse spécifique des tourbières boisées.

Bien que notre étude n'aie pas mis en évidence un phénomène d'homogénéisation biotique à aucune des deux échelles spatiales considérées, nos résultats pointent vers une apparition d'espèces forestières (espèces non tourbicoles et tolérantes à l'ombre) au détriment des espèces tourbicoles (espèces préférentielles et intolérantes à l'ombre), un résultat corroboré par d'autres études faites dans des environnements similaires (p. ex. Gunnarsson et al. 2002; Pellerin et al. 2009; Kapfer et al. 2011; Pasquet et al. 2015).

Les résultats présentés ici se basent sur une approche spatiale pour étudier des changements temporels (*space-for-time substitution* en anglais). Cette méthode est généralement valable pour faire ressortir des tendances générales (Pickett 1989), ce qui était le but recherché dans cette étude. Les estimations basées sur une approche spatiale peuvent toutefois être biaisées lorsque le phénomène étudié (le boisement, dans notre cas) est davantage variable dans l'espace que dans le temps (Blois et al. 2013). De plus, l'approche postule que les sites représentant les différents stades de succession ont des conditions initiales similaires (Pickett 1989), ce qui est difficile à confirmer sans données historiques. Toutefois, l'usage de photographies aériennes dans cette étude, en plus de la comparaison des mesures environnementales des sites appariés et de l'analyse visuelle des profils de sols devraient

contourner les principaux problèmes associés à cette approche. Évidemment, il est impossible de contrôler pour toutes les sources de variation, particulièrement celles locales et biologiques, et lorsque ces dernières sont les principales responsables de la variation, il est possible d'en tirer de fausses conclusions (Pickett 1989). Dans tous les cas, il est indéniable que des études basées sur un suivi temporel sont souhaitables pour venir confirmer les résultats présentés dans ce mémoire.

D'autre part, il est évident que dans l'aire d'étude, les tourbières sont soumises à d'importantes pressions anthropiques. Bien que des mesures aient été prises afin de contrôler l'effet potentiel de ces perturbations elles-mêmes sur la flore des sites étudiés (c.-à-d. l'usage d'un dispositif d'échantillonnage apparié, la mesure des variables environnementales et l'exclusion des sites avec des signes visibles de perturbations), il demeure difficile de départager les effets du boisement de ceux des perturbations anthropiques. Notamment, les perturbations climatiques, les drainages, les feux et la pollution atmosphérique, principales causes citées du boisement (Laine et al. 1995; Limpens et al. 2003; Pellerin et Lavoie 2003b; Breeuwer et al. 2010; Kapfer et al. 2011), ont toutes des effets indéniables sur la végétation. Toutefois, les mécanismes par lesquels le boisement modifie les tourbières sont assez bien connus (Frankl et Schmeidl 2000; Laiho et al. 2003; Goubet et al. 2004; Fay et Lavoie 2009; Cholet 2010; Wertebach et al. 2014; Ratcliffe et al. 2017), ce qui nous permet de supposer qu'il s'agit à tout le moins d'un des principaux facteurs responsables des changements observés dans la présente étude. En fait, le boisement étant le résultat de perturbations environnementales (drainage, feux, etc.), les modifications associées à la présence des arbres sont indirectement un effet des perturbations humaines sur les tourbières.

Néanmoins, quelles qu'en soient les causes, les résultats présentés dans ce mémoire semblent indiquer que les tourbières boisées perdent leur végétation unique au profit d'espèces communément trouvées dans les forêts avoisinantes. Cela laisse supposer une baisse de diversité gamma (c.-à-d. la diversité associée à un paysage dans son ensemble) et une homogénéisation de la flore tourbicole avec celle des forêts mésiques environnantes, un phénomène suggéré par plusieurs auteurs (e.g., Laine et al. 1995; Calmé et al. 2002; Lachance et al. 2005; Pasquet et al. 2015). Ces changements de composition floristique pourraient avoir un impact de taille sur la diversité des autres groupes trophiques qu'abritent les tourbières, notamment les nombreuses espèces d'oiseaux, d'invertébrés et de protistes qui y sont inféodées (Warner et Asada 2006). Cet impact sur la biodiversité serait d'autant plus important dans les tourbières des régions tempérées tel que les basses terres du Saint-Laurent (Lachance et al. 2005), où leur végétation et leur avifaune se démarquent particulièrement du reste du paysage, d'avantage que pour les tourbières des régions boréales (Moore 2002; Calmé et al. 2002). En ce sens, notre étude souligne l'importance de prévenir le boisement des tourbières ouvertes, et ce, même si de nombreuses études ont montré que le boisement des tourbières est un phénomène récurrent et non permanent dans l'histoire Holocène des tourbières ombrotrophes (Birks 1975; Bridge et al. 1990; Pilcher et al. 1995).

Contrairement à la vision générale voulant que les tourbières ombrotrophes soient des écosystèmes stables subissant peu de changements dans le temps (Klinger et Mankiewicz 1990), il est de plus en plus reconnu que ces dernières peuvent aussi bien exister à leur état ouvert qu'à l'état alternatif boisé (Frankl et Schmeidl 2000; Eppinga et al. 2009; Ratcliffe et al. 2017). De plus, il semble qu'il suffise d'un changement environnemental mineur (essentiellement climatique) pour faire passer la tourbière d'un état à l'autre, puisqu'ils sont

entretenus par des mécanismes rétroactifs qui leur sont propres (Eppinga et al. 2009). En effet, en conditions ouvertes, les tourbières ombrotrophes sont des écosystèmes résilients où le maintien d'un tapis de tourbe anoxique, acide et pauvre en nutriments est assuré par des boucles de rétroaction positive majoritairement imputables aux sphaignes, considérées comme étant des ingénieures écologiques (Jones et al. 1994; Van Breemen 1995; Klinger 1996). Le lent taux de décomposition des sphaignes permet l'accumulation d'un tapis de tourbe qui intercepte les éléments nutritifs, en plus d'acidifier les sols et de réduire le taux de minéralisation des nutriments (Hemond 1980; Van Breemen 1995; Verhoeven et Liefveld 1997; Soudzilovskaia et al. 2010). Ces conditions environnementales défavorisent la croissance des plantes vasculaires dans les tourbières ombrotrophes, tout en donnant un avantage compétitif aux sphaignes (Eppinga et al. 2009). La prolifération des arbres en tourbière, généralement à la suite d'un assèchement, brise cette stabilité en mettant en place de nouveaux mécanismes rétroactifs qui font basculer la tourbière ouverte à un état d'équilibre alternatif (Frankl et Schmeidl 2000; Eppinga et al. 2009; Ireland et Booth 2012). Notamment, les arbres interceptent les précipitations et haussent l'évapotranspiration, enrichissent les sols via leur litière et bloquent la lumière du soleil (Frankl et Schmeidl 2000; Cholet 2010; Sarkkola et al. 2010; Wertebach et al. 2014; Paradis et Rochefort 2017; Ratcliffe et al. 2017). L'ensemble de ces conditions environnementales contribue au déclin des sphaignes et des autres espèces tourbicoles, tout en favorisant de plus belle la croissance des arbres menant au changement drastique de l'écosystème. Plusieurs études paléoécologiques ont montré qu'il suffit de changements climatiques mineurs pour faire changer la tourbière ombrotrophe d'un état d'équilibre à un autre (Frenzel 1983; Bridge et al. 1990; Berg et al. 2009). Toutefois, dans le contexte actuel où les activités humaines contribuent, en plus du réchauffement climatique,

à assécher la tourbière et souvent à l'enrichir (par exemple, via la pollution atmosphérique azotée), il semble plausible que le boisement observé dans notre étude persiste dans le futur et soit difficilement réversible. En effet, dans les basses terres du Saint-Laurent, les pressions anthropiques telles que les drainages agricoles sont un des facteurs responsables du boisement récent des tourbières encore inexploitées de la région (p. ex. Pellerin et Lavoie 2003a; Pasquet et al. 2015; Pellerin et al. 2016).

Dans un tel contexte, il semble essentiel de prévenir le boisement, notamment en mettant en place des zones de protection au pourtour de celles-ci, puisqu'il est généralement complexe de tenter de le renverser, même si les résultats de certaines études semblent être encourageants. Par exemple, dans une tourbière drainée s'étant boisée, le blocage des canaux de drainage et la coupe de ligneux a permis de restaurer en grande partie les communautés végétales et myrmécologiques tourbicoles en seulement quelques années (Punttila et al. 2016). De façon similaire, un suivi sur dix années d'un bog et d'un fen remouillés et dont les arbres ont été coupés a permis de montrer un retour vers des communautés végétales de tourbières (Haapalehto et al. 2011).

Les principaux travaux du contrôle du boisement consistent à restaurer l'hydrologie du site boisé et à éliminer les arbres, soit par abattage, ébranchage ou cerclage (Cholet 2010). Toutefois, certaines espèces ne retournent pas spontanément suite à ces travaux de restauration, et une réintroduction d'espèces tourbicoles est parfois nécessaire, quoiqu'encore peu pratiquée (Andersen et al. 2017). La réintroduction de certaines espèces comme les polytriques, les linaigrettes, ou les éricacées a été montrée comme favorisant la survie et la réhabilitation d'un tapis de tourbe fonctionnel (Lavoie et al. 2003; Groeneveld et al. 2007;

Laberge et al. 2013). Par exemple, à la Grande-Plée-Bleue, une des dernières grandes tourbières non exploitées de notre aire d'étude, mais ayant subi de nombreux drainages qui ont mené au boisement de certaines de ses sections, des travaux de remouillage et de restauration ont été réalisés (Hugron et al. 2013). Plus précisément, le blocage des canaux de drainage a été effectué, de même que la coupe des arbres qui s'étaient établis à leurs abords, et il y a eu transplantation d'espèces herbacées et d'éricacées tourbicoles. Alors qu'un effet positif de ces mesures est déjà notable au niveau de l'hydrologie, des suivis à long terme de la chimie de l'eau et de la végétation permettront d'en évaluer le succès quant à la restauration de l'écosystème.

De telles initiatives de restauration seront certainement nécessaires dans les basses terres du Saint-Laurent, où 19% des milieux humides ont été détruits ou perturbés depuis les années 1970 (Poulin et al. 2016). De plus, puisque les tourbières ombrotrophes de cette région sont majoritairement situées sur des terres privées, essentiellement agricoles (Payette et Bouchard 2001), cela représente un défi de conservation de taille. Un travail important des ministères, des municipalités, des organismes environnementaux et autres sera essentiel si nous visons à préserver des tourbières ombrotrophes représentatives des basses terres du Saint-Laurent.

Références

- Andersen R, Farrell C, Graf M, et al (2017) An overview of the progress and challenges of peatland restoration in Western Europe. *Restoration Ecology* 25:271–282.
- Baiser B, Olden JD, Record S, et al (2012) Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:4772–4777.
- Beauvais M-P, Pellerin S, Lavoie C (2016) Beta diversity declines while native plant species richness triples over 35 years in a suburban protected area. *Biological Conservation* 195:73–81.
- Berg EE, Hillman KM, Dial R, DeRuwe A (2009) Recent woody invasion of wetlands on the Kenai Peninsula Lowlands, south-central Alaska: A major regime shift after 18 000 years of wet *Sphagnum*–sedge peat recruitment. *Canadian Journal of Forest Research* 39:2033–2046.
- Birks HH (1975) Studies in the vegetational history of Scotland IV. Pine stumps in Scottish blanket peats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:181–226.
- Blois JL, Williams JW, Fitzpatrick MC, et al (2013) Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110:9374–9379.

- Breeuwer A, Heijmans MMPD, Robroek BJM, Berendse F (2010) Field simulation of global change: Transplanting northern bog mesocosms southward. *Ecosystems* 13:712–726.
- Breeuwer A, Robroek BJM, Limpens J, et al (2009) Decreased summer water table depth affects peatland vegetation. *Basic and Applied Ecology* 10:330–339.
- Bridge MC, Haggart BA, Lowe JJ (1990) The history and palaeoclimatic significance of subfossil remains of *Pinus sylvestris* in blanket peats from Scotland. *Journal of Ecology* (Oxford) 78:77–99.
- Bühler C, Roth T (2011) Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland. *Diversity and Distributions* 17:1089–1098.
- Burns RM, Honkala BH (1990) *Silvics of North America: Volume 1. Conifers*. Forest Service United States Department of Agriculture, Washington, DC
- Calmé S, Desrochers A, Savard J-PL (2002) Regional significance of peatlands for avifaunal diversity in southern Québec. *Biological Conservation* 107:273–281.
- Chiarucci A, Enright NJ, Perry GLW, et al (2003) Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions* 9:283–295.
- Cholet J (2010) Quelle place pour les arbres en tourbière ? In *Pôle-relais Tourbières* (ed) Tourbières des montagnes françaises: nouveaux éléments de connaissance, de réflexion & de gestion. FCEN, Communauté de communes Frasne-Druegon, pp 128–149

- Cubizolle H, Thébaud G, Porteret J, Tourman A (2009) Les causes du développement de l'arbre sur les tourbières du Massif Central oriental (France) au cours du XXème siècle. *Écologie et protection des tourbières - Okologie und Schutz der Moore* 140–170.
- D'Odorico P, Okin GS, Bestelmeyer BT (2012) A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology* 5:520–530.
- Dyderski MK, Gdula AK, Jagodziński AM (2015) Encroachment of woody species on a drained transitional peat bog in 'Mszar Bogdaniec' nature reserve (Western Poland). *Folia Forestalia Polonica* 57:160–172.
- Earwood C (1997) Bog butter: A two thousand year history. *The Journal of Irish Archaeology* 8:25–42.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Wassen MJ, Ruiten PCD (2009) Linking habitat modification to catastrophic shifts and vegetation patterns in bogs. *Plant Ecology* 200:53–68.
- Fay E, Lavoie C (2009) The impact of birch seedlings on evapotranspiration from a mined peatland: an experimental study in southern Quebec, Canada. *Mires and Peat* 5:1–7.
- Frankl R, Schmeidl H (2000) Vegetation change in a South German raised bog: Ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms? *Flora* 195:267–276.
- Freléchoux F, Buttler A, Schweingruber FH, Gobat J-M (2000) Stand structure, invasion, and growth dynamics of bog pine (*Pinus uncinata* var. *rotundata*) in relation to peat cutting

- and drainage in the Jura Mountains, Switzerland. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1114–1126.
- Gorham E (1991) Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1:182–195.
- Goubet P, Thebaut G, Petel G (2004) Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour* 79:303–315.
- Groeneveld EVG, Massé A, Rochefort L (2007) *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. *Restoration Ecology* 15:709–719.
- Gunnarsson U, Malmer N, Rydin H (2002) Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated mire ecosystems? A 40-year study. *Ecography* 25:685–704.
- Haapalehto TO, Vasander H, Jauhiainen S, et al (2011) The effects of peatland restoration on water-table depth, elemental concentrations, and vegetation: 10 years of changes. *Restoration Ecology* 19:587–598.
- Hedwall P-O, Brunet J, Rydin H (2017) Peatland plant communities under global change: negative feedback loops counteract shifts in species composition. *Ecology* 98:150–161.
- Heijmans MMPD, van der Knaap YAM, Holmgren M, Limpens J (2013) Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events. *Global Change Biology* 19:2240–2250.
- Hemond HF (1980) Biogeochemistry of Thoreau's bog, Concord, Massachusetts. *Ecological Monographs* 50:507–526.

- Howie S, van Meerveld I (2011) The essential role of the lagg in raised bog function and restoration: A review. *Wetlands* 31:613–622.
- Hugron S, Landry J, Raymond S, Marcoux O (2013) Remouillage du secteur sud de la tourbière Grande-Plée-Bleue. Rapport d'activités 2010-2012. 31.
- Ingerpuu N, Vellak K, Kukk T, Pärtel M (2001) Bryophyte and vascular plant species richness in boreo-nemoral moist forests and mires. *Biodiversity & Conservation* 10:2153–2166.
- Ireland AW, Booth RK (2012) Upland deforestation triggered an ecosystem state-shift in a kettle peatland. *Journal of Ecology* 100:586–596.
- Jobin B, Beaulieu J, Grenier M, et al (2004) Les paysages agricoles du Québec méridional. *Naturaliste canadien* 128:92–98.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373–386.
- Joosten H, Clarke D (2002) Wise use of mires and peatlands: Background and principles including a framework for decision-making. International Mire Conservation Group, Saarijärven Offset Oy, Saarijärvi, Finland
- Kapfer J, Grytnes J-A, Gunnarsson U, Birks HJB (2011) Fine-scale changes in vegetation composition in a boreal mire over 50 years. *Journal of Ecology* 99:1179–1189.
- Klinger LF (1996) The myth of the classic hydrosere model of bog succession. *Arctic and Alpine Research* 28:1–9.

- Klinger LF, Mankiewicz PS (1990) Global patterns in community succession: 1. Bryophytes and forest decline. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 24:1–50.
- Kühn I, Klotz S (2006) Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127:292–300.
- Kuhry P (1997) The palaeoecology of a treed bog in western boreal Canada: a study based on microfossils, macrofossils and physico-chemical properties. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96:183–224.
- Laberge V, Rochefort L, Poulin M (2013) Ericaceae stabilize peat and foster *Sphagnum majus* establishment at pool margins in restored peatlands. *Aquatic Botany* 111:1–8.
- Lachance D, Lavoie C, Desrochers A (2005) The impact of peatland afforestation on plant and bird diversity in southeastern Québec. *Écoscience* 12:161–171.
- Laiho R, Vasander H, Penttilä T, Laine J (2003) Dynamics of plant-mediated organic matter and nutrient cycling following water-level drawdown in boreal peatlands. *Global Biogeochemical Cycles* 17:1053.
- Laine J, Vasander H, Laiho R (1995) Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. *Journal of Applied Ecology* 32:785–802.
- Lavoie C, Grosvernier P, Girard M, Marcoux K (2003) Spontaneous revegetation of mined peatlands: An useful restoration tool? *Wetlands Ecology and Management* 11:97–107.

- Lee A, Fujita H, Kobayashi H (2017) Effects of drainage on open-water mire pools: Open water shrinkage and vegetation change of pool plant communities. *Wetlands* 37:741–751.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23:1324–1334.
- Li D, Waller D (2015) Drivers of observed biotic homogenization in pine barrens of central Wisconsin. *Ecology* 96:1030–1041.
- Limpens J, Berendse F (2003) Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: The role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia* 135:339–345.
- Limpens J, Berendse F, Klees H (2003) N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *The New Phytologist* 157:339–347.
- Linderholm HW, Leine M (2004) An assessment of twentieth century tree-cover changes on a southern Swedish peatland combining dendrochronology and aerial photograph analysis. *Wetlands* 24:357.
- Littlewood N, Anderson P, Artz R, et al (2010) Peatland Biodiversity. IUCN UK Peatland Programme, Edinburgh
- Lobell JA, Patel SS (2010) Bog bodies rediscovered. *Archaeology* 63:22–29.

- Lososová Z, Chytrý M, Danihelka J, et al (2016) Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science*
- Lynnerup N (2015) Bog bodies. *The anatomical record* 298:1007–1012.
- Magurran AE (1988) Why diversity? In Magurran AE (ed) *Ecological diversity and its measurement*. Springer, Dordrecht, Netherlands, pp 1–5
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14:450–453.
- Minayeva TY, Sirin AA (2012) Peatland biodiversity and climate change. *Biology Bulletin Reviews* 2:164–175.
- Moore PD (1991) Ups and downs in peatland. *Nature* 353:299–300.
- Moore PD (2002) The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation* 29:3–20.
- Morris EK, Caruso T, Buscot F, et al (2014) Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution* 4:3514–3524.
- Noreika N, Pajunen T, Kotze DJ (2015) Urban mires as hotspots of epigeic arthropod diversity. *Biodiversity and Conservation* 24:2991–3007.
- Ohlson M, Økland RH, Nordbakken J-F, Dahlberg B (2001) Fatal Interactions between Scots Pine and Sphagnum Mosses in Bog Ecosystems. *Oikos* 94:425–432.

- Olden JD (2008) Biotic homogenization. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*.
- Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33:2027–2039.
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162:442–460.
- Olden JD, Rooney TP (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15:113–120.
- Paradis É, Rochefort L (2017) Management of the margins in cutover bogs: ecological conditions and effects of afforestation. *Wetlands Ecology and Management* 25:177–190.
- Pasquet S, Pellerin S, Poulin M (2015) Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 18:220–229.
- Payette S (2001) Les principaux types de tourbières. In Payette S and Rochefort L (eds) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Université Laval, Québec, Québec, Canada, pp 39–89
- Payette S, Bouchard A (2001) Le contexte physique et biogéographique. In Payette S and Rochefort L (eds) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Université Laval, Québec, Québec, Canada, pp 9–37
- Payne RJ, Creevy A, Malysheva E, et al (2016) Tree encroachment may lead to functionally-significant changes in peatland testate amoeba communities. *Soil Biology and Biochemistry* 98:18–21.

- Pellerin S, Lavoie C (2003a) Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. *Journal of Ecology* 91:1008–1021.
- Pellerin S, Lavoie C (2003b) Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: A paleoecological study. *Écoscience* 10:247–257.
- Pellerin S, Lavoie M, Boucheny A, et al (2016) Recent vegetation dynamics and hydrological changes in bogs located in an agricultural landscape. *Wetlands* 36:159–168.
- Pellerin S, Mercure M, Desaulniers AS, Lavoie C (2009) Changes in plant communities over three decades on two disturbed bogs in southeastern Québec. *Applied Vegetation Science* 12:107–118.
- Pellerin S, Poulin M (2013) Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable. 104p.
- Pickett STA (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE (ed) *Long-Term Studies in Ecology*. Springer, New York, pp 110–135
- Pilcher JR, Baillie MGL, Brown DM, et al (1995) Dendrochronology of subfossil pine in the North of Ireland. *Journal of Ecology* 83:665–671.
- Poulin M, Pellerin S, Cimon-Morin J, et al (2016) Inefficacy of wetland legislation for conserving Quebec wetlands as revealed by mapping of recent disturbances. *Wetlands Ecology and Management* 24:651–665.
- Price JN, Morgan JW (2008) Woody plant encroachment reduces species richness of herb-rich woodlands in southern Australia. *Austral Ecology* 33:278–289.

- Price JN, Morgan JW (2009) Multi-decadal increases in shrub abundance in non-riverine red gum (*Eucalyptus camaldulensis*) woodlands occur during a period of complex land-use history. *Australian journal of botany*
- Puhl LE, Perelman SB, Batista WB, et al (2014) Local and regional long-term diversity changes and biotic homogenization in two temperate grasslands. *Journal of Vegetation Science* 25:1278–1288.
- Punttila P, Autio O, Kotiaho JS, et al (2016) The effects of drainage and restoration of pine mires on habitat structure, vegetation and ants.
- Rahel FJ (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:291–315.
- Ratajczak Z, Nippert JB, Collins SL (2012) Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93:697–703.
- Ratcliffe JL, Creevy A, Andersen R, et al (2017) Ecological and environmental transition across the forested-to-open bog ecotone in a west Siberian peatland. *Science of The Total Environment* 607–608:816–828.
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* 18:787–798.

- Roques KG, O'Connor TG, Watkinson AR (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38:268–280.
- Roura-Pascual N, Pons P, Etienne M, Lambert B (2005) Transformation of a rural landscape in the eastern Pyrenees between 1953 and 2000. *Mountain Research and Development* 25:252–261.
- Sarkkola S, Hökkä H, Koivusalo H, et al (2010) Role of tree stand evapotranspiration in maintaining satisfactory drainage conditions in drained peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 40:1485–1496.
- Silvius M, Joosten H, Sofieke O (2008) Peatlands and people. In Parish F, Sirin A, Charman D, Joosten H, Minayeva T, Silvius M, Stringer L (eds) *Assessment on peatlands, biodiversity and climate change*. Global Environment Centre, Kuala Lumpur & Wetlands International, Wageningen, Netherlands, pp 99–117
- Smart SM, Thompson K, Marrs RH, et al (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2659–2665.
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31:67–80.

- Soudzilovskaia NA, Cornelissen JHC, During HJ, et al (2010) Similar cation exchange capacities among bryophyte species refute a presumed mechanism of peatland acidification. *Ecology* 91:2716–2726.
- Statistics Canada (2010) St-Laurent Lowlands ecoregion. Available at <http://www.statcan.gc.ca/pub/16-002-x/2010002/tbl/11285/tbl001-eng.htm>. Accessed 20 Sep 2017
- Taylor EB (2004) An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 61:68.
- Tuomisto H (2010) A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164:853–860.
- Turner RC (1995) Discoveries and excavations at Lindow Moss 1983-8. In Turner RC (ed) *Bog bodies: new discoveries and new perspectives*. London, Great Britain, pp 10-18
- Van Auken OW (2000) Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197–215.
- Van Auken OW (2009) Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90:2931–2942.
- Van Breemen N (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution* 10:270–275.

- Van Dam PJEM (2001) Sinking peat bogs: Environmental Change Holland, 1350-1550. *Environmental History* 6:32–45.
- Verhoeven JTA, Liefveld WM (1997) The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. *Acta Botanica Neerlandica* 46:117–130.
- Verry ES (1996) Hydrological processes of natural, northern forested wetlands. In Trettin CC, Jurgensen MF, Grigal DF, Gale MR, Jeglum JR (eds) *Northern Forested Wetlands Ecology and Management*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 163–188
- Vitt DH, Li Y, Belland RJ (1995) Patterns of bryophyte diversity in peatlands of Continental Western Canada. *The Bryologist* 98:218–227.
- Warner BG, Asada T (2006) Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences* 68:240–253.
- Warren RJ, Rossell IM, Moorhead KK, Dan Pittillo J (2007) The influence of woody encroachment upon herbaceous vegetation in a Southern Appalachian wetland complex. *The American Midland Naturalist* 157:39–51.
- Weltzin JF, Pastor J, Harth C, et al (2000) Response of bog and fen plant communities to warming and water-table manipulations. *Ecology* 81:3464–3478.
- Wertebach T-M, Hölzel N, Kleinebecker T (2014) Birch encroachment affects the base cation chemistry in a restored bog. *Ecohydrology* 7:1163–1171.
- Wheeler BD (1993) Botanical diversity in British mires. *Biodiversity & Conservation* 2:490–512.

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

Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21:213–251.

Yeloff D, Charman D, van Geel B, Mauquoy D (2007) Reconstruction of hydrology, vegetation and past climate change in bogs using fungal microfossils. Review of Palaeobotany and Palynology 146:102–145.

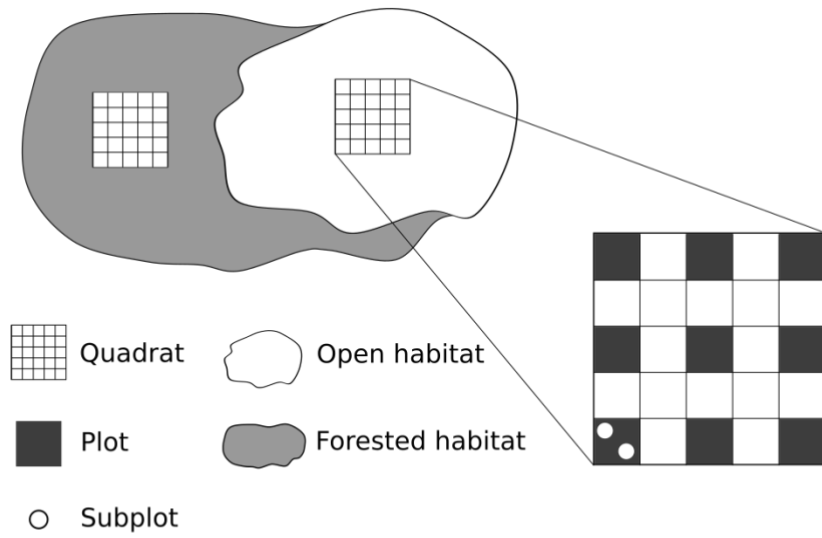
Zoltai SC, Vitt DH (1995) Canadian wetlands: Environmental gradients and classification. Plant Ecology 118:131–137.

Annexes

Appendix I Names and geographic coordinates of forested and open sampling plots in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). The estimated year of the beginning of tree encroachment is also indicated

Bogs	Habitat	Latitude	Longitude	Encroachment date
Boulogne	Forested	45.838456°	-72.703879°	1955
Boulogne	Open	45.839128°	-72.708066°	-
Camp Bouchard	Forested	45.715794°	-73.815939°	1950
Camp Bouchard	Open	45.706160°	-73.833408°	-
Sainte-Christine	Forested	45.591443°	-72.329097°	1910
Sainte-Christine	Open	45.602002°	-72.315107°	-
Chemin Petit Saint-Jean	Forested	46.678739°	-71.301394°	1965
Chemin Petit Saint-Jean	Open	46.679020°	-71.304240°	-
Farnham Est	Forested	45.253068°	-73.019734°	1965
Farnham Est	Open	45.260565°	-73.019608°	-
Lanoraie	Forested	45.989965°	-73.296376°	1950
Lanoraie	Open	45.988139°	-73.301372°	-
Mirabel	Forested	45.688387°	-74.048420°	1970
Mirabel	Open	45.684743°	-74.047058°	-
Saint-Nazaire-d'Acton	Forested	45.723088°	-72.678986°	1965
Saint-Nazaire-d'Acton	Open	45.717184°	-72.676098°	-
Notre-Dame-de-Lourdes	Forested	46.359749°	-71.792688°	1965
Notre-Dame-de-Lourdes	Open	46.361870°	-71.780941°	-
Route la Plaine	Forested	46.607894°	-71.650240°	1965
Route la Plaine	Open	46.606963°	-71.643995°	-
Red Mill	Forested	46.406832°	-72.509795°	1960
Red Mill	Open	46.421439°	-72.501456°	-
Sainte-Séraphine	Forested	45.907588°	-72.150219°	1970
Sainte-Séraphine	Open	45.899251°	-72.160693°	-
Saint-Lambert-de-Lauzon Est	Forested	46.586540°	-71.194424°	1920
Saint-Lambert-de-Lauzon Est	Open	46.590013°	-71.196966°	-
Saint-Lambert-de-Lauzon	Forested	46.573099°	-71.322444°	1920
Saint-Lambert-de-Lauzon	Open	46.570731°	-71.337040°	-

Appendix II Study design for assessing the impact of tree encroachment on richness and diversity of bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada)



Appendix III Plant species found in the 14 sampled bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Number of plots in which each species was observed in open and forested habitats is presented. Species are also sorted into three habitat preference groups: preferential, facultative and non-peatlands species, and three shade tolerance classes: tolerant, mid-tolerant and intolerant

Species	Open habitat	Forested habitat	Habitat preference	Shade tolerance
TREES				
<i>Abies balsamea</i>	0	7	Facultative	Tolerant
<i>Acer rubrum</i>	10	11	Facultative	Mid-tolerant
<i>Alnus incana</i> subsp. <i>rugosa</i>	0	1	Facultative	Intolerant
<i>Betula alleghaniensis</i>	0	1	Facultative	Mid-tolerant
<i>Betula papyrifera</i>	0	2	Facultative	Intolerant
<i>Betula populifolia</i>	5	9	Facultative	Intolerant
<i>Fagus grandifolia</i>	0	4	Non-peatland	Tolerant
<i>Larix laricina</i>	11	13	Facultative	Intolerant
<i>Picea mariana</i>	5	10	Facultative	Tolerant
<i>Picea rubens</i>	0	1	Facultative	Tolerant
<i>Pinus banksiana</i>	0	1	Facultative	Intolerant
<i>Pinus strobus</i>	0	6	Facultative	Mid-tolerant
<i>Prunus serotina</i>	0	2	Non-peatland	Intolerant
<i>Quercus rubra</i>	0	2	Non-peatland	Intolerant
<i>Thuja occidentalis</i>	0	1	Facultative	Mid-tolerant
<i>Tsuga canadensis</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
SHRUBS				
<i>Amelanchier</i> spp.	0	2	Facultative	Mid-tolerant
<i>Andromeda polifolia</i> var. <i>latifolia</i>	7	1	Preferential	Intolerant
<i>Aronia melanocarpa</i>	6	10	Preferential	Mid-tolerant
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	14	13	Preferential	Intolerant
<i>Corylus cornuta</i>	0	2	Non-peatland	Tolerant
<i>Frangula alnus</i>	0	3	Facultative	Mid-tolerant
<i>Gaylussacia baccata</i>	0	2	Facultative	Tolerant
<i>Ilex mucronata</i>	4	12	Preferential	Mid-tolerant
<i>Kalmia angustifolia</i>	14	14	Facultative	Intolerant
<i>Kalmia polifolia</i>	12	8	Preferential	Intolerant
<i>Myrica gale</i>	1	0	Facultative	Intolerant
<i>Rhododendron groenlandicum</i>	11	13	Preferential	Mid-tolerant

<i>Rhododendron canadense</i>	7	9	Facultative	Tolerant
<i>Rubus idaeus</i>	0	3	Non-peatland	Intolerant
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	2	Non-peatland	Mid-tolerant
<i>Spiraea tomentosa</i>	1	0	Facultative	Intolerant
<i>Vaccinium angustifolium</i>	6	11	Facultative	Intolerant
<i>Vaccinium corymbosum</i>	0	4	Preferential	Tolerant
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	7	13	Facultative	Mid-tolerant
<i>Viburnum nudum</i> var. <i>cassinoides</i>	1	10	Preferential	Tolerant
HERBS AND FORBS				
<i>Aralia nudicaulis</i>	0	3	Non-peatland	Tolerant
<i>Calamagrostis canadensis</i>	2	0	Facultative	Intolerant
<i>Calla palustris</i>	1	1	Facultative	Mid-tolerant
<i>Carex</i> spp.	1	0	Facultative	-
<i>Carex canescens</i>	1	1	Facultative	Mid-tolerant
<i>Carex echinata</i>	0	1	Preferential	Mid-tolerant
<i>Carex limosa</i>	2	0	Preferential	Intolerant
<i>Carex oligosperma</i>	8	3	Preferential	Intolerant
<i>Carex stricta</i>	0	1	Preferential	Mid-tolerant
<i>Carex trisperma</i>	7	9	Preferential	Tolerant
<i>Clintonia borealis</i>	0	2	Non-peatland	Tolerant
<i>Coptis trifolia</i>	0	7	Facultative	Tolerant
<i>Cornus canadensis</i>	0	2	Facultative	Tolerant
<i>Cypripedium acaule</i>	0	13	Preferential	Tolerant
<i>Drosera rotundifolia</i>	6	1	Preferential	Intolerant
<i>Dryopteris cristata</i>	0	2	Preferential	Tolerant
<i>Dryopteris intermedia</i>	1	5	Non-peatland	Tolerant
<i>Equisetum palustre</i>	1	0	Facultative	Intolerant
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2	0	Preferential	Intolerant
<i>Eriophorum vaginatum</i> subsp. <i>spissum</i>	10	2	Preferential	Intolerant
<i>Eriophorum virginicum</i>	2	2	Preferential	Intolerant
<i>Eriophorum viridicarinatum</i>	2	1	Preferential	Intolerant
<i>Gaultheria hispidula</i>	0	7	Facultative	Tolerant
<i>Gaultheria procumbens</i>	0	4	Facultative	Tolerant
<i>Iris versicolor</i>	2	0	Facultative	Intolerant
<i>Lycopodium annotinum</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
<i>Lysimachia borealis</i>	1	8	Non-peatland	Tolerant

<i>Lysimachia terrestris</i>	1	0	Facultative	Intolerant
<i>Maianthemum canadense</i>	0	7	Non-peatland	Tolerant
<i>Maianthemum trifolium</i>	1	5	Preferential	Intolerant
<i>Medeola virginiana</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
<i>Menyanthes trifoliata</i>	1	0	Preferential	Mid-tolerant
<i>Mitchella repens</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
<i>Monotropa uniflora</i>	0	3	Non-peatland	Tolerant
<i>Neottia cordata</i>	0	1	Facultative	Tolerant
<i>Oclemena nemoralis</i>	2	0	Preferential	Intolerant
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i>	0	3	Facultative	Tolerant
<i>Osmunda regalis</i>	1	0	Facultative	Tolerant
<i>Phegopteris connectilis</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
<i>Platanthera blephariglottis</i>	1	1	Preferential	Mid-tolerant
<i>Pogonia ophioglossoides</i>	3	1	Preferential	Intolerant
<i>Pteridium aquilinum</i>	0	1	Non-peatland	Mid-tolerant
<i>Rubus pubescens</i>	3	0	Facultative	Tolerant
<i>Rubus repens</i>	0	2	Facultative	Tolerant
<i>Rhynchospora alba</i>	0	2	Preferential	Intolerant
<i>Sarracenia purpurea</i>	9	0	Preferential	Intolerant
<i>Scheuchzeria palustris</i>	2	0	Preferential	Intolerant
<i>Symplocarpus foetidus</i>	0	1	Facultative	Mid-tolerant
<i>Trillium undulatum</i>	0	1	Non-peatland	Tolerant
<i>Vaccinium macrocarpon</i>	2	1	Preferential	Intolerant
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	12	6	Preferential	Intolerant
BRYOPHYTES				
<i>Aulacomnium palustre</i>	2	6	Facultative	-
<i>Bazzania trilobata</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Brachythecium plumosum</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0	4	Facultative	-
<i>Dicranum polysetum</i>	1	9	Non-peatland	-
<i>Dicranum undulatum</i>	0	2	Preferential	-
<i>Hypnum pallescens</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Leucobrym glaucum</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Lophozia</i> sp.	0	3	Non-peatland	-
<i>Leiomylia anomala</i>	1	0	Preferential	-
<i>Plagiothecium laetum</i>	0	1	Non-peatland	-

<i>Pleurozium schreberi</i>	1	1	Non-peatland	-
<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i>	0	1	Preferential	-
<i>Polytrichum strictum</i>	1	1	Preferential	-
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Sphagnum angustifolium</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum capillifolium</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum fallax</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	0	1	Preferential	-
<i>Sphagnum fuscum</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum girgensonii</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Sphagnum magellanicum</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum papillosum</i>	1	0	Preferential	-
<i>Sphagnum rubellum</i>	1	1	Preferential	-
<i>Sphagnum russowii</i>	0	1	Preferential	-
<i>Sphagnum squarosum</i>	0	1	Facultative	-
<i>Tetraphis pellucida</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Thuidium delicatulum</i>	0	1	Non-peatland	-
<i>Tomenthypnum nitens</i>	0	1	Preferential	-

Appendix IV Differences in preferential, facultative and non-peatland species between forested and open habitats in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Differences were tested with linear mixed-effect models for total, vascular and bryophyte species richness between habitat types, habitat preferences and their interaction (a) and for each level of the two factors, between habitat types and habitat preferences separately (b). Bold indicates significant differences ($p \leq 0.05$)

	Numerator d.f	Denominator d.f	F-value	p-value
a) Two factors and their interaction				
All species				
Habitat preference	2	65	64.06	< 0.001
Habitat type	1	65	16.86	< 0.001
Habitat type*Habitat preference	2	65	15.14	< 0.001
Vascular plants				
Habitat preference	2	65	49.42	< 0.001
Habitat type	1	65	16.83	0.001
Habitat type*Habitat preference	2	65	7.41	0.001
Bryophytes				
Habitat preference	2	65	103.48	< 0.001
Habitat type	1	65	2.49	0.1193
Habitat type* Habitat preference	2	65	29.54	< 0.001
b) Separate models for each factor level				
All species				
Open habitats: Effect of habitat preference	2	26	151.38	< 0.001
Forested habitats: Effect of habitat preference	2	26	8.56	0.001
Preferential species: Effect of habitat type	1	13	6.58	0.024
Facultative species: Effect of habitat type	1	13	25.14	< 0.001
Non-peatland species: Effect of habitat type	1	13	16.19	0.001
Vascular plants				
Open habitats: Effect of habitat preference	2	26	66.74	< 0.001
Forested habitats: Effect of habitat preference	2	26	14.70	< 0.001
Preferential species: Effect of habitat type	1	13	0.65	0.435
Facultative species: Effect of habitat type	1	13	18.96	< 0.001
Non-peatland species: Effect of habitat type	1	13	8.95	0.010
Bryophytes				
Open habitats: Effect of habitat preference	2	26	399.83	< 0.001
Forested habitats: Effect of habitat preference	2	26	18.08	< 0.001
Preferential species: Effect of habitat type	1	13	25.96	< 0.001
Facultative species: Effect of habitat type	1	13	6.91	0.021
Non-peatland species: Effect of habitat type	1	13	20.54	< 0.001

Appendix V Differences in shade-intolerant, mid-tolerant and shade-tolerant vascular species between forested and open habitats in bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Differences were tested with linear mixed-effect models for vascular species richness between habitat types, shade tolerances and their interaction (a) and for each level of the two factors, between habitat types and shade tolerances separately (b). Bold indicates significant differences ($p \leq 0.05$)

	Numerator d.f.	Denominator d.f.	F-value	p-value
a) Two factors and their interaction				
Shade tolerance	2	65	19.43	<0.001
Habitat type	1	65	20.30	<0.001
Habitat type*Shade tolerance	2	65	7.41	<0.001
b) Separate models for each factor level				
Open habitats: Effect of shade tolerance	2	26	82.44	<.001
Forested habitats: Effect of shade tolerance	2	26	4.68	0.0183
Intolerant species: Effect of habitat type	1	13	7.54	0.0166
Mid-tolerant species: Effect of habitat type	1	13	26.97	<0.001
Tolerant species: Effect of habitat type	1	13	25.60	<0.001

Appendix VI Multiple linear regression models for total species richness and beta diversity at the regional scale (i.e., at the quadrat level; $n = 14$) explained by tree stand characteristics in forested habitats of bogs characterized by recent tree encroachment, southern Québec (Canada). Bold indicates significant differences ($p \leq 0.05$)

Models	β	T-value	p-value
a) Model explaining species richness ($R^2_a = 0.28$, $F_{(3,10)} = 2.69$, $p = 0.103$)			
Age of encroachment	1.351	0.527	0.610
Canopy openness	-1.179	-0.452	0.661
Basal area	4.562	2.354	0.040
b) Model explaining distance from centroid ($R^2_a = 0.11$, $F_{(3,10)} = 1.51$, $p = 0.271$)			
Age of encroachment	-0.078	-1.615	0.137
Canopy openness	0.060	1.214	0.253
Basal area	0.067	1.843	0.095