

STÉPHANIE PELLERIN

**LA DYNAMIQUE RÉCENTE DES TOURBIÈRES DU
BAS-SAINT-LAURENT :
UNE ANALYSE HISTORIQUE ET PALÉOÉCOLOGIQUE**

Thèse
présentée
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de Philosophiæ Doctor (Ph.D.)

Département d'aménagement
FACULTÉ D'AMÉNAGEMENT, D'ARCHITECTURE ET DES ARTS VISUELS
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

JUIN 2003

Résumé

Dans cette thèse, la dynamique récente de plusieurs tourbières isolées dans une trame agricole a été reconstituée afin de déterminer quelles sont les causes des changements au sein de leur végétation. Dans un premier temps, un bilan spatio-temporel des activités anthropiques ayant perturbé les tourbières de la région de Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte, dans le Bas-Saint-Laurent, a été effectué. Les résultats de cette analyse ont montré qu'environ 60% de la superficie des tourbières a été perturbée par les activités anthropiques au cours du dernier siècle. La récolte de tourbe à des fins horticoles, la coupe forestière et l'agriculture sont les principales causes de dégradation des tourbières. Dans un deuxième temps, l'évolution récente des communautés végétales des fragments de tourbières a été étudiée à l'aide d'analyses macrofossiles et de photographies aériennes. Il a été démontré que certains fragments ouverts dominés par les sphaignes se sont récemment transformés en sites forestiers. Le feu et le drainage des terres agricoles périphériques pourraient être à l'origine de l'augmentation du couvert forestier dans les fragments tourbeux. Dans un troisième temps, les patrons de colonisation et d'expansion du pin gris dans les tourbières ont été analysés à l'aide d'analyse macrofossiles et dendrochronologiques. Il a été démontré que les pinèdes grises se sont établies dans les tourbières au cours des 80 dernières années, et principalement entre 1920 et 1945. Les feux et une période climatique plus sèche que la normale au début du 20^e siècle semblent avoir favorisé le phénomène. Finalement, la dynamique récente de l'ensemble des tourbières de la région choisie a été étudiée. À l'aide de techniques paléoécologiques et historiques, il a été démontré qu'une expansion du couvert forestier est survenue dans l'ensemble des tourbières à la suite de la colonisation du territoire par les agriculteurs. Une période climatique plus sèche au début du 20^e siècle, le drainage des tourbières dû aux activités humaines et les feux seraient les principales causes des changements qui sont survenus dans la structure végétale des tourbières. Globalement, la thèse montre que les tourbières isolées dans une trame agricole ne sont pas des écosystèmes résilients.

Abstract

In this thesis, the recent dynamics of several peatlands isolated within an agricultural landscape was reconstructed in order to determine which factors are responsible for changes in their vegetation. First of all, a general statement of human activities disturbing the peatlands located between the municipalities of Rivière-du-Loup and L'Isle-Verte (Bas-Saint-Laurent) is presented. In this region, 60% of the peatland area has been disturbed by human activities since 1929. Peat extraction for horticultural compost, logging and farming are the main human activities disturbing the peatlands. Secondly, the recent evolution of plant communities in peatland fragments was studied using paleoecological and aerial photograph analyses. In the study area, some treeless fragments dominated by *Sphagnum* species have recently been converted to forest stands. Fires and the isolation of the Bas-Saint-Laurent peatlands within an agricultural plain for more than 100 years may have facilitated the afforestation process. Thirdly, jack pine colonization and expansion in ombrotrophic peatlands was analyzed using macrofossil and dendrochronological analyses. During the last 80 years, and mainly between 1920 and 1945, several open peatlands dominated by *Sphagnum* species were invaded by jack pine following a fire event. Fires triggered pine establishment and a drier-than-average climatic period during the first part of the 20th century may have facilitated the phenomenon. Finally, the recent vegetation dynamics of all ombrotrophic peatlands of the region was studied through paleoecological (dendrochronology, plant macrofossil and pollen analyses) and historical (aerial photograph analyses) techniques. Plant macrofossil analyses show that prior to European colonization, peatlands were predominately open environments dominated by *Sphagnum* mosses. Several sites subsequently became forested with little or no *Sphagnum*. A dry climatic period during the first part of the 20th century, drainage resulting from human activities, and fire events seem to be the main causal factors of vegetation changes. Globally, the results indicate that peatlands isolated within an agricultural landscape are not resilient.

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée à la suite d'un passage accéléré de la maîtrise au doctorat. Le corps de la thèse comporte quatre chapitres, dont trois rédigés en anglais (Chapitre III, IV et V) et ayant la forme d'articles scientifiques. Le Chapitre II portant sur les pertes de milieux tourbeux encourues par les activités anthropiques dans la région de Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte depuis 1930 a été utilisé en partie pour la rédaction d'un article de vulgarisation publié dans le volume 127 de la revue *Naturaliste canadien* aux pages 18-23. Le Chapitre III portant sur la dynamique récente des fragments résiduels des tourbières exploitées à des fins horticoles a été publié dans le volume 78 de la revue *Canadian Journal of Botany*, aux pages 255-265. Le Chapitre IV portant sur l'expansion récente du pin gris dans les tourbières a été accepté pour publication dans la revue *Écoscience*. Finalement, le Chapitre V portant sur l'expansion récente du couvert forestier dans les tourbières du Bas-Saint-Laurent a été soumis pour publication à la revue *Journal of Ecology*. Mon directeur de recherche, le Dr Claude Lavoie, professeur au département d'aménagement, est co-auteur des Chapitres III, IV et V. Néanmoins, j'atteste être la principale responsable de l'élaboration des travaux de recherche, du traitement et de l'analyse des données et de la rédaction des manuscrits.

La stylistique de l'ensemble des articles, le nom des sites et leur abréviation ont été modifiés afin d'harmoniser l'ensemble du contenu de la thèse. Certaines erreurs s'étant glissées lors de la publication originale des articles ont été corrigées afin d'éliminer les incohérences. Afin de faciliter la lecture individuelle des différents chapitres, il a été décidé de conserver les articles dans leur intégralité. Il existe donc une certaine redondance, notamment dans les sections décrivant la méthodologie, entre les chapitres. D'autre part, les lecteurs trouveront une certaine similitude dans l'interprétation des résultats du Chapitre V et celles des chapitres précédents (Chapitres III et IV). Cette similitude découle du fait que plusieurs données des Chapitres III et IV ont été utilisées pour élaborer le Chapitre V.

Remerciements

La réalisation et l'aboutissement de cette thèse sont sans contredit le fruit de mes efforts, mais également du soutien de plusieurs personnes. J'aimerais donc remercier mon directeur de thèse, M. Claude Lavoie, pour le support pédagogique et technique qu'il a su m'apporter. Je le remercie pour la confiance qu'il a eue en moi tout au long de cette aventure. Mes remerciements vont également aux autres membres de mon comité de supervision soit MM. Yves Bégin, André Desrochers et Gérald Domon pour leurs précieux conseils et leur intérêt porté à mes recherches.

Je remercie particulièrement mes assistants de terrain : Julie Bussières, Caroline Huot, Daniel Lachance et Kathleen Marcoux. Vous avez agrémenté mes étés passés dans les tourbières. La qualité de mes données vient en grande partie de votre dévouement et de votre professionnalisme. Mes remerciements vont également à MM. Robert Gauthier et Claude Roy et à Mme Michelle Garneau de l'Herbier-Louis-Marie, de même qu'à M. Alayn Larouche de l'Université de Montréal et Mme Najat Bhiry du Centre d'étude nordique pour m'avoir aidé à identifier un nombre impressionnant de sphaignes, mousses, carex et autres végétaux. Je suis particulièrement reconnaissante envers Mme Annie Saint-Louis pour l'aide précieuse apportée dans mes analyses macrofossiles et envers M. Guy Létourneau, du Centre Saint-Laurent, pour son aide en matière de classification d'images aériennes. Mes sincères remerciements s'adressent aussi à M. David Foster pour avoir supervisé mon stage à l'Harvard Forest.

Je tiens à remercier tous les membres actuels et passés du Laboratoire d'écologie historique (LEH), du Groupe de recherche en écologie des tourbières (GRET) et du Centre de recherche en aménagement et développement (CRAD) pour leur support tant académique que technique et pour le cadre de recherche stimulant dans lequel vous m'avez permis de travailler. Parmi ceux-ci je tiens particulièrement à exprimer ma gratitude envers Marc Girard, Isabelle Simard et Louis Dieumegarde pour les services rendus et les nombreuses discussions.

J'adresse des remerciements particuliers à ma famille et à mes amis qui m'ont encouragée tout au long de mes études. Parmi eux je m'en voudrais de ne pas souligner l'aide précieuse de

mon conjoint. Outre moi-même, il est probablement la personne ayant lu le plus souvent mes manuscrits. Martin, sans toi ce doctorat n'aurait pas été le même.

Enfin cette recherche a été possible grâce au soutien financier du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada et du des Fonds pour la formations de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec.

Table des matières

RÉSUMÉ	II
ABSTRACT.....	III
AVANT-PROPOS	IV
REMERCIEMENTS	V
TABLE DES MATIÈRES	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	XII
LISTE DES FIGURES	XIII
LISTE DES ANNEXES	XV
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	XVI
CHAPITRE I.....	1
1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	2
1.1 Dynamique des écosystèmes.....	2
1.2 Perturbations : définitions et concepts	3
1.2.1 Résilience	4
1.2.2 Résistance.....	5
1.3 Les tourbières	6
1.4 Objectifs de la thèse	8
1.5 Hypothèses.....	9
1.6 Approche préconisée.....	9
1.7 Organisation de la thèse	10
1.8 Références.....	11
CHAPITRE II	22
2 L'ÉTAT DES TOURBIÈRES	23
2.1 Résumé	23
2.2 Introduction.....	23
2.3 Région d'étude	24
2.4 Méthodes	26
2.4.1 Identification des tourbières.....	26
2.4.2 Périmètre et superficie des tourbières	26

2.4.3	Perturbations anthropiques.....	27
2.5	Résultats.....	28
2.5.1	Superficie totale des tourbières.....	28
2.5.2	Perturbations anthropiques.....	28
2.6	Discussion.....	30
2.6.1	Superficie des tourbières	30
2.6.2	Impacts des perturbations anthropiques	30
2.6.2.1	Horticulture	30
2.6.2.2	Coupe forestière	31
2.6.2.3	Agriculture et autres perturbations.....	32
2.7	Conclusion.....	33
2.8	Références.....	33
CHAPITRE III		39
3	PEATLAND FRAGMENTS	40
3.1	Abstract	40
3.2	Résumé.....	40
3.3	Introduction.....	41
3.4	Methods.....	43
3.4.1	Study area and sampling sites	43
3.4.2	Description of sampling sites	44
3.4.3	Dendrochronological and macrofossil analyses.....	45
3.4.4	Aerial photograph analyses	45
3.5	Results	46
3.5.1	Floristic and physical characteristics	46
3.5.2	Dendrochronological analyses	48
3.5.3	Macrofossil analyses.....	49
3.5.4	Recent evolution of the vegetation structure of the Le Parc peatland	49
3.6	Discussion.....	53
3.7	Acknowledgements	55
3.8	References.....	55

CHAPITRE IV	60
4 RECENT EXPANSION OF JACK PINE.....	61
4.1 Abstract	61
4.2 Résumé.....	61
4.3 Introduction.....	62
4.4 Material and methods.....	63
4.4.1 Study area.....	63
4.4.2 Field sampling.....	65
4.4.3 Dendrochronological analyses	67
4.4.4 Plant macrofossil analyses	67
4.4.5 Recent fire and climate history.....	67
4.5 Results	68
4.5.1 Characteristics of jack pine stands.....	68
4.5.2 Age structure of jack pine stands	68
4.5.3 Plant macrofossil analyses	70
4.5.4 Climate history.....	74
4.6 Discussion.....	74
4.6.1 Jack pine stand characteristics and establishment.....	74
4.6.2 Causes of the recent jack pine expansion.....	75
4.6.2.1 Fire	75
4.6.2.2 Drainage.....	76
4.6.2.3 Climate	76
4.7 Conclusion.....	77
4.8 Acknowledgements	79
4.9 References.....	80
CHAPITRE V	88
5 RECENT DYNAMICS OF PEATLANDS	89
5.1 Abstract	89
5.2 RÉsumÉ	89
5.3 Introduction.....	90
5.4 Study area and sites.....	91

5.5	Methods.....	93
5.5.1	Field sampling.....	93
5.5.2	Dendrochronological, plant macrofossil and pollen analyses.....	95
5.5.3	Aerial photograph analyses	95
5.5.4	Fire dating and reconstruction of the climate record	96
5.6	Results	97
5.6.1	Pollen chronological marker	97
5.6.2	Recent vegetation history reconstructed using plant macrofossils	97
5.6.3	Recent vegetation history reconstructed using aerial photographs	98
5.6.4	Recent vegetation history reconstructed using tree rings	103
5.6.5	Drainage, fire and climate history.....	104
5.7	Discussion.....	105
5.7.1	Recent vegetation dynamics of peatlands	105
5.7.2	Causes of forest expansion.....	106
5.7.2.1	Drainage.....	107
5.7.2.2	Fire	107
5.7.2.3	Climate	108
5.7.2.4	Natural succession.....	110
5.8	Conclusion.....	110
5.9	Acknowledgements	111
5.10	References.....	112
CHAPITRE VI.....		121
6	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	122
6.1	Les principaux résultats de la recherche	122
6.2	Les tourbières isolées dans une trame agricole : des écosystèmes résilients?	124
6.3	Pourquoi les tourbières isolées dans une trame agricole ont-elles changées d'état d'équilibre?	125
6.4	Implications pour une meilleure gestion des tourbières	126
6.5	Perspectives	127
6.6	Références.....	128

ANNEXE 1	129
ANNEXE 2	136
ANNEXE 3	144

Liste des tableaux

Tableau 2.1 Surfaces tourbeuses de la région Rivière-du-Loup – L’Isle-Verte affectées par diverses activités anthropiques entre 1929 et 2000 et leur importance relative en pourcentage.	29
Table 3.1 Characteristics of sampling stations of the Cacouna, Le Parc and Coteau-du-Tuf peatlands.....	47
Table 4.1 Location of jack pine stands and year of the beginning of peat mining activities within each bog.	66
Table 4.2 Characteristics of jack pine stands.	68
Table 5.1 Area and peat thickness of the 16 studied peatlands.	94
Table 5.2 Forest cover (percentage and ha) at the 16 studied peatlands.....	101

Liste des figures

Figure 2.1 Localisation du secteur d'étude et répartition des tourbières.	25
Figure 2.2 Reconstitution historique de l'évolution de la superficie totale et des superficies non perturbées totales des tourbières situées entre Rivière-du-Loup et l'Isle-Verte.	28
Figure 3.1 Study area showing selected peatlands and sampling sites.	44
Figure 3.2 Spatial distribution of peat thickness and basal area of tree of the Le Parc bog fragment.	47
Figure 3.3 Age structure of jack pine and black spruce populations.	48
Figure 3.4 Macrofossil diagrams of surface peat layers.	50
Figure 3.5 Spatiotemporal evolution of the forest cover of the Le Parc bog fragment.	52
Figure 4.1 Study area and location of peatlands. Location of jack pine sampling stations and spatial distribution of anthropogenic disturbances in studied bogs.	64
Figure 4.2 Age structure of jack pine stands.	69
Figure 4.3 Macrofossil diagrams of surface peat layers.	71
Figure 4.4 Macrofossil diagram of Le Parc bog.	73
Figure 4.5 Reconstruction of the climatic anomalies between 1913 and 1995 at La Pocatière meteorological station.	74
Figure 4.6 Schematic representation of the usual post-fire evolution of <i>Sphagnum</i> -dominated peatlands according to various sources Schematic representation of the post-fire evolution that occurred during the 20th century in several <i>Sphagnum</i> -dominated peatlands as suggested by our data.	79
Figure 5.1 Study area and spatial distribution of the studied peatlands. Shape and relative area of the 16 studied peatlands, and location of the 19 sampling sites.	92
Figure 5.2 Diagrams of the percentage of <i>Ambrosia</i> , <i>Rumex</i> and <i>Poaceae</i> spp. pollen contained at different peat depths for three forested and four open peatlands.	97
Figure 5.3 Macrofossil diagrams of surface peat layers.	99
Figure 5.4 Spatiotemporal evolution of the forest cover of N4, PAR and SAO peatlands reconstructed using aerial photographs.	102
Figure 5.5 Evolution of the forest cover and of the potential influence of drainage ditches in the 16 peatlands.	103

Figure 5.6 Age structure of tree stands.	104
Figure 5.7 Reconstruction of the climatic anomalies between 1913 and 1995 at La Pocatière meteorological station.	105
Figure 6.1 Augmentation du couvert forestier et causes.....	126

Liste des annexes

Annexe 1 Pourcentage des points d'échantillonnage comportant une espèce donnée pour chacune des stations d'échantillonnage.	130
Annexe 2 Diagrammes complets de pourcentage pollinique.	137
Annexe 3 Évolution spatio-temporelle du couvert forestier dans les tourbières.	145

Liste des abréviations

- DBH : Diameter at breast height
- GIS : Geographic information system
- SIG : Système d'information géographique

TOURBIÈRES

- BDB : Bois-des-Bel
- CAC : Cacouna
- OUE : Ouellet
- PAR : Le Parc
- PLO : Plourde
- SAE : Saint-Arsène Est
- SAO : Saint-Arsène Ouest
- TUF : Coteau-du-Tuf

Chapitre I

Introduction générale

1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES

Les milieux naturels sont dynamiques. Leur composition et leur structure changent sur une variété d'échelles spatiales et temporelles. D'un point de vue temporel, leur dynamisme est assuré par les processus naturels liés à la naissance, le développement, la mort et le remplacement des individus et des espèces. Les perturbations naturelles, comme le feu, les épidémies d'insectes ou les chablis jouent également un rôle important dans la dynamique de nombreux écosystèmes (White 1979; White & Pickett 1985; Laska 2001). Par exemple, le feu est un agent perturbateur inhérent et fondamental au maintien des écosystèmes forestiers des régions boréales (Rowe & Scotter 1973; Heinselman 1981; Cayford & McRay 1983; Wein & MacLean 1983; Bergeron & Dubuc 1989). Les espèces arborescentes dominantes de ces forêts, comme le pin gris et l'épinette noire, sont bien adaptées à la régénération après feu en raison de leurs cônes sérotineux (pin gris) ou semi-sérotineux (épinette noire) qui s'ouvrent sous l'influence de la chaleur, permettant ainsi la dissémination de leurs graines.

Si les perturbations naturelles sont l'un des processus dominants dans la dynamique des écosystèmes, leur rôle est de plus en plus souvent altéré ou masqué par les perturbations d'origine anthropique (White & Mladenoff 1994; Abrams & Ruffner 1995; Foster *et al.* 1998; Fuller *et al.* 1998). Ces dernières diffèrent de plusieurs façons des perturbations naturelles. Par exemple, alors que les perturbations naturelles favorisent le maintien de l'hétérogénéité du paysage en raison de leur distribution et de leur avènement plus ou moins aléatoire, les activités humaines accentuent en général l'homogénéisation du territoire (Krummel *et al.* 1987; Turner & Ruscher 1988) puisqu'elles se répartissent selon une logique bien déterminée et sur une plus grande superficie (Mladenoff *et al.* 1993). D'autre part, puisque les perturbations anthropiques sont, surtout en Amérique du Nord, un phénomène nouveau dans l'histoire des écosystèmes et que les espèces ne sont pas adaptées à ce type de stress, elles entraînent fréquemment des changements majeurs et permanents au sein des systèmes naturels (Foster *et al.* 1997; Foster *et al.* 1998). Enfin, les activités humaines peuvent altérer les processus de perturbations naturelles, ce qui favorise le développement de nouvelles communautés biologiques (McCay 2000).

Au cours des dernières décennies, les impacts des perturbations anthropiques sur les écosystèmes ont fait l'objet de nombreuses recherches, principalement dans les milieux forestiers (*e.g.* White & Mladenoff 1994; Foster *et al.* 1998; Bürgi *et al.* 2000; McCay 2000), dans les prairies et savanes (*e.g.* Brown & Archer 1989; Bahre & Shelton 1993; Dutoit *et al.* 1999; Van Auken 2000; Coppedge *et al.* 2001; Roques *et al.* 2001) et dans les milieux humides (*e.g.* Jean & Bouchard 1991; Fojt & Harding 1995; Kazda 1995; Groot 1998; Bollens *et al.* 2001; Wahren *et al.* 2001). Les résultats de ces travaux ont révélé que l'homogénéisation de la végétation, la rupture de l'équilibre entre la végétation et les facteurs environnementaux et la formation de nouveaux assemblages floristiques dans les milieux forestiers de la Nouvelle-Angleterre (Foster *et al.* 1998), l'envahissement des arbustes dans les prairies nord-américaines (Bahre & Shelton 1993; Coppedge *et al.* 2001) ou la disparition d'espèces typiques des milieux humides (Fojt & Harding 1995; Bollens *et al.* 2001; Wahren *et al.* 2001) sont imputables, du moins en partie, à l'action humaine.

1.2 PERTURBATIONS : DÉFINITIONS ET CONCEPTS

Dans la littérature le terme « perturbation » est utilisé pour décrire une multitude de phénomènes, de sorte que sa définition varie fréquemment. Néanmoins il est possible de regrouper les différentes définitions en deux catégories. Dans un premier temps, le terme perturbation réfère au mécanisme ou processus entraînant la destruction partielle ou totale de la biomasse végétale (Grime 1977, 1979; Farrell 1991). Cette destruction doit être le fruit d'un agent externe à la communauté tel un pathogène, un feu, une avalanche ou le broutement par un herbivore. Dans un deuxième temps, le mot perturbation est utilisé pour décrire tout événement plus ou moins discret dans le temps modifiant l'écosystème, la structure de la communauté et des populations ou encore l'environnement physique (Cooper 1926; Watt 1947; Bazzaz 1983; White & Pickett 1985; Pickett *et al.* 1989) et altérant les taux de naissance et de décès des individus présents dans un lieu défini (Petraitis *et al.* 1989). Ces taux sont modifiés soit en attaquant de façon directe les individus (*e.g.* feu), soit en modifiant les ressources disponibles (*e.g.* sécheresse) ou encore les processus de compétition (*e.g.* invasion par des espèces exotiques). Dans cette définition, l'agent perturbateur est également externe au système étudié (Laska 2001). Dans cette thèse, le terme perturbation est employé selon la seconde définition.

La réponse des milieux naturels aux perturbations est complexe. Elle dépend non seulement de l'étendue, de l'intensité, de la durée et de la fréquence des perturbations (Coffin & Lauenroth 1988; Romme *et al.* 1998), mais également des attributs mêmes des espèces, tels leurs modes de dispersion et de reproduction (Noble & Slatyer 1980). Néanmoins trois types de réponse se produisent généralement. D'abord, la perturbation peut n'entraîner aucun changement à long terme, ou seulement des changements très mineurs. La régénération rapide (quelques décennies) de la flore des forêts boréales (Heinselman 1973; Frelich & Reich 1995) et des tourbières (Damman 1977; Jasieniuk & Johnson 1982; Foster & Glaser 1986; Kuhry 1994; Lavoie *et al.* 2001) à la suite d'un incendie est un exemple de ce type de réponse. Deuxièmement, la réponse à long terme de l'écosystème à une perturbation peut être importante, quoique graduelle. On peut dans ce cas penser à l'envahissement lent des prairies et des savanes par les arbustes suite au contrôle des feux ou à des changements climatiques (Bahre & Shelton 1993; Bowman *et al.* 2001). Finalement, des changements majeurs et abrupts peuvent survenir dans l'écosystème. La perte soudaine de transparence de l'eau et l'augmentation rapide de la biomasse végétale dans les lacs peu profonds causées par l'injection d'un surplus de substances nutritives (apports domestiques, agricoles, etc.) en est un exemple (Carpenter *et al.* 1999).

Afin de caractériser la stabilité ou l'instabilité d'un écosystème face à une perturbation, différents paramètres ont été développés. Parmi ceux-ci, la résilience et la résistance sont les plus fréquemment employés.

1.2.1 Résilience

La résilience est une propriété intrinsèque d'un écosystème. Elle est généralement définie comme étant la capacité d'un écosystème à demeurer en état d'équilibre en dépit des diverses perturbations (Holling 1973; Parent 1990). Elle réfère donc à la capacité d'adaptation d'un écosystème (Gunderson 2000; Carpenter *et al.* 2001). De façon plus spécifique, le terme résilience est employé dans la littérature de deux façons distinctes, chacune reflétant différents postulats d'équilibre et de dynamisme. Certains écologistes postulent qu'en général un écosystème se situe à ou près d'un point d'équilibre. Dans ce cas, la résilience correspond au temps requis pour que le système retourne à son équilibre original à la suite d'une perturbation

(DeAngelis 1980; Pimm 1984; Ives 1995; Mittelbach *et al.* 1995). Plus ce temps est court, plus l'écosystème est résilient (Gunderson 2000). D'autre part, plusieurs autres chercheurs reconnaissent l'existence de plusieurs points d'équilibre pour un même système. Dans ce cas, la résilience est mesurée comme étant l'ampleur ou la quantité de perturbations à laquelle un système peut faire face avant qu'il redéfinisse sa structure et sa composition et passe d'un point d'équilibre à un autre (Holling 1973; Walker 1981; Ludwig *et al.* 1997; Gunderson 2000). Selon cette définition, un écosystème est résilient lorsqu'il peut absorber plusieurs perturbations ou une perturbation de forte intensité sans pour autant changer d'état d'équilibre (Holling 1973).

L'existence d'un seul état d'équilibre est difficile à démontrer en nature (Sutherland 1990; Walker & Wilson 2002), tandis que de nombreuses études ont montré l'existence de plusieurs états d'équilibre dans divers écosystèmes (Walker *et al.* 1981; McClanahan 1995; Ludwig *et al.* 1997; Walker *et al.* 1997; Levin 1998; Scheffer *et al.* 2001). L'utilisation du temps de retour pour mesurer la résilience des écosystèmes est donc d'une utilité limitée (Nyström & Folke 2001).

1.2.2 Résistance

La résistance n'est pas une propriété intrinsèque d'un écosystème. Elle porte sur la relation entre l'écosystème et les facteurs externes. Elle mesure l'habilité d'un système à résister à une perturbation spécifique (Westman 1978; Connell & Sousa 1983; Sun & Liddle 1991; Tilman & Downing 1994; Cole 1995). Il s'agit donc d'une mesure de la sensibilité d'un système aux modifications de son environnement biotique et abiotique (Parent 1990). La résistance peut notamment être évaluée en mesurant les changements dans la composition des espèces à la suite d'une perturbation (Halpern 1988; Tilman & Downing 1994; De Grandpré & Bergeron 1997; Monz 2002). Un système est considéré résistant à une perturbation donnée lorsque cette dernière n'entraîne que des changements non significatifs au sein de sa composition (Sutherland 1981; 1990).

Les concepts de résilience et de résistance ont tous deux une composante temporelle. Leur estimation nécessite au moins deux mesures dans le temps : une mesure avant et une autre après la perturbation. L'évaluation de la résilience nécessite des mesures sur une longue

période de temps (Connell & Slatyer 1977; Cole 1995; Neubert & Caswell 1997), du moins assez longue pour permettre aux végétaux de se réinstaller et de croître (Connell & Slatyer 1977). Par contre, la résistance peut être évaluée sur une période de temps beaucoup plus courte. En effet, elle peut être estimée dès la fin de la perturbation (Cole 1995; De Grandpré & Bergeron 1997; Monz 2002).

Un des principaux obstacles à l'évaluation de la résilience et de la résistance d'un système, ou de façon plus générale de l'impact d'une perturbation sur un écosystème, est la nécessité d'avoir des données pré-perturbation. Si les informations post-perturbation peuvent être facilement récoltées, il en est autrement pour les données précédant la perturbation. Pour contourner ce problème, plusieurs subterfuges sont employés. Certains chercheurs vont créer de toute pièce la perturbation (Tilman & Downing 1994; Cole 1995; De Grandpré & Bergeron 1997; Monz 2002) ou comparer la végétation d'un site perturbé à celle d'un site similaire non perturbé (Mladenoff *et al.* 1993; Walker *et al.* 1999). D'autres écologistes vont utiliser les informations contenues dans des documents historiques, tels les photographies aériennes et les archives (Callaway & Davis 1993; Foster *et al.* 1999; McCay 2000; Diaz-Delgado *et al.* 2002). Les techniques paléoécologiques (analyses macrofossile et pollinique) peuvent également suppléer à ce manque d'information en permettant la reconstitution des habitats avant perturbation (Russell *et al.* 1993; Rosen & Dumayne-Peaty 2001). Ces reconstitutions sont particulièrement aisées dans les tourbières où la matière organique accumulée (la tourbe) constitue de véritables archives (pollen, macrofossiles végétaux et animaux) pour l'étude de la dynamique des écosystèmes à court, moyen ou long terme (Jacobson *et al.* 1991; Barber 1993).

1.3 LES TOURBIÈRES

Les tourbières comptent parmi les milieux humides les plus répandus au Canada et couvrent 170 millions d'hectares (Gorham 1990) soit environ 17% du territoire. Au Québec elles représentent entre 7 et 9% de la superficie de la province (Buteau 1988; Keys 1992). Contrairement à plusieurs pays européens, où la presque totalité des tourbières ont été perturbées par les activités humaines, la majorité des tourbières canadiennes et québécoises sont toujours à l'état naturel (Poulin & Pellerin 2001). Elles ont en effet échappé aux pressions

anthropiques en raison principalement de leur éloignement des zones habitées, la plupart étant situées dans les régions boréales difficiles d'accès. Toutefois, celles localisées dans la partie méridionale du pays sont de plus en plus sujettes à des activités d'exploitation, notamment en raison de l'expansion du tissu urbain, de l'agriculture, de la foresterie et de la production de terreaux horticoles. Au Québec l'industrie de la tourbe horticole est principalement concentrée dans les régions du Bas-Saint-Laurent, de la Côte-Nord et du Lac-Saint-Jean. Comme les activités industrielles se concentrent dans les régions où les tourbières sont accessibles mais où elles ne sont pas particulièrement abondantes, les pressions sur ce type d'écosystème sont énormes. Par exemple, dans la région du Bas-Saint-Laurent, il ne reste plus de grande tourbière (> 100 ha) intacte.

Les impacts des perturbations naturelles sur les écosystèmes tourbeux sont relativement bien connus. Par exemple, plusieurs études ont révélé que les feux ont très peu d'influence à long terme sur la végétation des tourbières ombrotrophes dominées par les sphaignes (Jasieniuk & Johnson 1982; Foster & Glaser 1986; Kuhry 1994; Robichaud 2000; Lavoie *et al.* 2001). La remise en circulation des nutriments suivant un feu favorise la prolifération de certaines espèces telles *Pohlia nutans* et *Polytrichum strictum* (Jasieniuk & Johnson 1982; Kuhry 1994; Lavoie *et al.* 2001). Néanmoins, ces changements ont une durée limitée puisque les colonies de sphaignes se réinstallent généralement en moins de 40 ans (Jasieniuk & Johnson 1982; Kuhry 1994). Les impacts directs des perturbations anthropiques sur les tourbières sont également relativement bien connus. Par exemple, l'extraction de la tourbe à des fins horticoles et la production forestière en milieux tourbeux éliminent le couvert végétal et modifient de façon considérable les paramètres hydrologiques et physico-chimiques de la tourbe (Prévost *et al.* 2001; Rochefort 2001).

D'un autre côté, les impacts des activités anthropiques sur la végétation des tourbières non exploitées de façon directe, mais situées tout près des sites en exploitation ou isolées au sein d'une matrice fortement perturbée (champs agricoles), sont beaucoup moins connus. En fait, seule l'étude de Poulin *et al.* (1999) s'est attardée à évaluer si la flore des fragments résiduels des tourbières exploitées à des fins horticoles diffère de celle des tourbières non exploitées. Cette étude a montré que les assemblages d'espèces végétales situés sur le pourtour des tourbières non exploitées sont différents de ceux situés dans les fragments résiduels entourant

les sites exploités. Les sphaignes sont aussi beaucoup moins abondantes dans les fragments résiduels qu'en périphérie des sites non exploités. Les impacts dérivés de l'action humaine dans les tourbières non exploitées de façon directe ne sont pas uniquement associés aux tourbières utilisées à des fins horticoles. Les tourbières isolées au sein d'un territoire modifié par l'humain (trame urbaine ou agricole) peuvent également subir les contrecoups des activités humaines. Par exemple, ces tourbières semblent beaucoup plus susceptibles à l'assèchement, ce qui peut favoriser la croissance du couvert forestier (Pakarinen 1994) et une réduction de la surface couverte par les sphaignes (Laine *et al.* 1995).

1.4 OBJECTIFS DE LA THÈSE

Les objectifs principaux de la thèse sont (i) de reconstituer la dynamique récente des tourbières isolées au sein d'un territoire aujourd'hui à vocation agricole (ii) de déterminer quels sont les facteurs anthropiques et/ou environnementaux responsables des changements récents observés au sein de leur structure et de leur composition, et (iii) d'évaluer la résilience des tourbières. Le terme résilience réfère à la seconde définition mentionnée précédemment selon laquelle un système est résilient s'il peut absorber une grande quantité de perturbations, ou une perturbation de forte intensité, avant de changer d'état d'équilibre. L'étude se concentre sur les tourbières, ou fragments de tourbières, non exploités de façon directe pour leur ressource, mais néanmoins potentiellement perturbées par les activités anthropiques environnantes.

L'atteinte des objectifs de la thèse permettra d'améliorer nos connaissances sur la dynamique actuelle des tourbières et d'émettre des propositions quant à leur gestion à long terme. La thèse permettra aussi de peaufiner le concept de résilience des écosystèmes. Ce dernier étant habituellement étudié à partir de modèles théoriques ou mathématiques, la thèse permettra de combler une certaine lacune en appliquant ce concept à un écosystème réel.

1.5 HYPOTHÈSES

La thèse comporte deux hypothèses générales.

1) *Les tourbières isolées dans une trame agricole ne sont pas des écosystèmes résilients.* En somme, la structure de végétation des tourbières (ouverte *versus* forestière) peut se modifier rapidement et significativement en réponse à une ou plusieurs perturbations. Cette hypothèse s'appuie sur une analyse préliminaire d'une série de photographies aériennes (1929-1995) des tourbières de la région du Bas-Saint-Laurent qui suggère une expansion manifeste du couvert forestier. La rapidité du phénomène porte à croire qu'une perturbation quelconque est à l'origine de celui-ci.

2) *Les changements d'état d'équilibre des tourbières résultent du fait qu'elles sont, depuis peu, soumises à un nouveau régime de perturbation au sein duquel des perturbations anthropiques et naturelles se produisent de façon plus ou moins simultanées.* Les écosystèmes, malgré leur caractère dynamique, sont généralement en mesure de maintenir un équilibre à l'intérieur de certaines limites temporelles. Cet équilibre peut être défini par un ensemble de variables, des processus ou une structure facilement observables et identifiables (Ashby 1969; Peterson *et al.* 1998). Dans les tourbières ombrotrophes du Bas-Saint-Laurent deux états d'équilibre, ouvert et forestier, sont facilement identifiables en fonction de leur structure et de leur composition. Les tourbières ouvertes sont caractérisées par l'absence ou la faible présence des espèces arborescentes et par la dominance des sphaignes dans la strate muscinale. D'autre part, les tourbières forestières se distinguent par la dominance des espèces arborescentes et par la quasi-absence des sphaignes au sol.

1.6 APPROCHE PRÉCONISÉE

Dans cette thèse une approche historique a été privilégiée. Une telle approche permet d'allonger la perspective temporelle des études écologiques et d'étudier des processus difficiles à circonscrire à court terme (Swetnam *et al.* 1999). De façon globale, l'écologie historique (ou l'approche historique en écologie) a comme objectif de comprendre la réponse des végétaux aux changements environnementaux et aux perturbations anthropiques et naturelles, réponse qui peut prendre un grand nombre d'années avant d'être manifeste

(Goldberg & Turner 1986; Christensen 1989; Kienast 1993; Foster 2000). Cette approche permet également d'évaluer quelle est l'étendue de la variabilité naturelle (avant l'arrivée de l'homme) et les différents états d'équilibre possibles pour un milieu donné (Swetnam *et al.* 1999). Méthodologiquement, l'écologie historique combine les informations contenues dans les archives naturelles (*e.g.* pollen et macrofossiles animaux et végétaux préservés dans les sédiments tourbeux et lacustres) avec celles contenues dans les archives documentaires (*e.g.* photographies aériennes, journaux, cadastres, anciens relevés de végétation).

1.7 ORGANISATION DE LA THÈSE

La corps de la thèse est constitué d'une série de chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques. Le Chapitre II présente un historique des perturbations anthropiques ayant affecté les tourbières situées dans la plaine agricole entre les municipalités de Rivière-du-Loup et de L'Isle-Verte (Bas-Saint-Laurent) au cours du 20^e siècle. Les impacts associés à chacun des types de perturbation (agriculture, coupe forestière, récolte de tourbe à des fins horticoles) sont aussi relatés. Ce chapitre tente principalement de répondre aux questions suivantes :

- Quelles sont les activités humaines ayant perturbé les tourbières depuis le début du 20^e siècle?
- Quelles sont les pertes de milieux tourbeux encourues par ces activités?

Dans le Chapitre III, la dynamique des communautés végétales des fragments résiduels des tourbières exploitées à des fins horticoles est reconstituée. Ce chapitre correspond globalement aux travaux de recherche exécutés avant le passage au doctorat. Il tente de répondre aux questions suivantes :

- Les fragments résiduels des tourbières exploitées maintiennent-ils leurs caractéristiques (structure et composition) sur une longue période de temps?
- Peuvent-ils servir de refuges pour les espèces inféodées aux tourbières?
- Constituent-ils une option en matière de conservation des tourbières?

Dans le Chapitre IV, l'historique de l'établissement des peuplements de pin gris dans les tourbières est étudié. Cette étude découle directement des travaux précédents qui semblaient montrer une expansion récente des peuplements de pin gris sur les sols organiques. La présence de ces peuplements dans les tourbières ombrotrophes du Québec est un phénomène inusité et il est possible qu'il soit associé, du moins en partie, à des perturbations de nature anthropique. De façon spécifique, ce chapitre veut répondre aux questions suivantes :

- Quand se sont établis les peuplements de pin gris dans les tourbières?
- Quel (s) facteur (s) a (ont) favorisé leur établissement et leur expansion?

Dans le chapitre V, en intégrant les données des trois chapitres précédents, l'histoire récente de la végétation de l'ensemble des tourbières de la zone d'étude a été reconstituée. Le but principal de cette reconstitution est de déterminer les causes des changements observés dans la structure végétale des tourbières. Les questions auxquelles ce chapitre veut répondre sont :

- Est-ce que l'augmentation du couvert forestier observé dans quelques fragments résiduels des tourbières exploitées est un phénomène généralisé dans les tourbières de la région à l'étude?
- Quelle est l'ampleur du phénomène?
- Quel (s) facteur (s) est (sont) responsable (s) de l'expansion du couvert forestier?

La thèse se termine par une conclusion générale (Chapitre VI) dans laquelle les principaux résultats de la recherche sont résumés et les deux hypothèses principales confirmées ou infirmées. Finalement, les répercussions de la thèse sur la gestion et la conservation des tourbières y sont aussi abordées.

1.8 RÉFÉRENCES

Abrams, M.D. & Ruffner, C.M. (1995) Physiographic analysis of witness-tree distribution (1765-1798) and present forest cover through north central Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Research*, **25**, 659-668.

- Ashby, M. (1969) *Introduction to plant ecology*. St.Martin's Press, Melbourne.
- Bahre, C.J. & Shelton, M.L. (1993) Historic vegetation change, mesquite increases, and climate in southeastern Arizona. *Journal of Biogeography*, **20**, 489-504.
- Barber, K.E. (1993) Peatland as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **2**, 474-489.
- Bazzaz, F.A. (1983) Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. *Disturbance and ecosystems: components of response* (eds H.A. Mooney & M. Godron), pp. 259-275. Springer-Verlag, New York.
- Bergeron, Y. & Dubuc, M. (1989) Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, **79**, 51-63.
- Bollens, U., Güsewell, S. & Klötzli, F. (2001) Vegetation changes in two Swiss fens affected by eutrophication and desiccation. *Botanica Helvetica*, **111**, 121-137.
- Bowman, D.M.J.S., Walsh, A. & Milne, D.J. (2001) Forest expansion and grassland contraction within a *Eucalyptus* savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. *Global Ecology & Biogeography*, **10**, 535-548.
- Brown, J.R. & Archer, S. (1989) Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia*, **80**, 19-26.
- Bürgi, M., Russell, E.W.B. & Motzkin, G. (2000) Effects of postsettlement human activities on forest composition in the north-eastern United States: a comparative approach. *Journal of Biogeography*, **27**, 1123-1138.
- Buteau, P. (1988) *Distribution des tourbières du Québec*. Service géologique de Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Québec.

- Callaway, R.M. & Davis, F.W. (1993) Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal central California. *Ecology*, **74**, 1567-1578.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M. & Abel, N. (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems*, **4**, 765-781.
- Carpenter, S.R., Ludwig, D. & Brock, W.A. (1999) Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecological Applications*, **9**, 751-771.
- Cayford, J.H. & McRae, D.J. (1983) The ecological role of fire in jack pine forests. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems* (eds R.W. Wein & D.A. MacLean), pp. 183-199. John Wiley & Sons, Chichester.
- Christensen, N.L. (1989) Landscape history and ecological change. *Journal of Forest History*, **33**, 116-124.
- Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. (1988) The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology*, **69**, 1609-1617.
- Cole, D.N. (1995) Experimental trampling of vegetation. II. Predictors of resistance and resilience. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 215-224.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Connell, J.H. & Sousa, W.P. (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist*, **121**, 789-824.
- Cooper, W.S. (1926) The fundamentals of vegetational change. *Ecology*, **7**, 391-413.
- Coppedge, B.R., Engle, D.M., Fuhlendorf, S.D., Masters, R.E. & Gregory, M.S. (2001) Landscape cover type and pattern dynamics in fragmented southern Great Plains grasslands, USA. *Landscape Ecology*, **16**, 677-690.

- Damman, A.W.H. (1977) Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, **35**, 137-151.
- DeAngelis, D.L. (1980) Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. *Ecology*, **61**, 764-771.
- De Grandpré, L. & Bergeron, Y. (1997) Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, **85**, 777-784.
- D'az-Delgado, R., Lloret, F., Pons, X. & Terradas, J. (2002) Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology*, **83**, 2293-2303.
- Dutoit, T., Roche, P. & Alard, D. (1999) Influence de perturbations anthropiques sur la composition et la diversité botanique des pelouses calcicoles de la vallée de la Seine en Haute-Normandie (France). *Canadian Journal of Botany*, **77**, 377-388.
- Farrell, T.M. (1991) Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, **61**, 95-113.
- Fojt, W. & Harding, M. (1995) Thirty years of change in the vegetation communities of three valley mires in Suffolk, England. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 561-577.
- Foster, D.R. (2000) Using history to interpret current environmental conditions and future trends: an example from the US Long Term Ecological Research (LTER) program. *PAGES Newsletter*, **8**, 23-25.
- Foster, D.R., Aber, J.D., Melillo, J.M., Bowden, R.D. & Bazzaz, F.A. (1997) Forest response to disturbance and anthropogenic stress. *BioScience*, **47**, 437-445.
- Foster, D.R., Fluet, M. & Boose, E.R. (1999) Human or natural disturbance: landscape-scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico. *Ecological Applications*, **9**, 555-572.

- Foster, D.R. & Glaser, P.H. (1986) The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology*, **74**, 47-71.
- Foster, D.R., Motzkin, G. & Slater, B. (1998) Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in Central New England. *Ecosystems*, **1**, 96-119.
- Frelich, L.E. & Reich, P.B. (1973) Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs*, **65**, 325-346.
- Fuller, J.L., Foster, D.R., McLachlan, J.S. & Drake, N. (1998) Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems*, **1**, 76-95.
- Goldberg, D.E. & Turner, R.M. (1986) Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran desert. *Ecology*, **67**, 695-712.
- Gorham, E. (1990) Biotic impoverishment in northern peatlands. *The earth in transition. Patterns and processes of biotic impoverishment* (ed. G.M. Woodwell), pp. 65-98. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**, 1169-1194.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Chichester.
- Groot, A. (1998) Physical effects of site disturbance on peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*, **78**, 45-50.
- Gunderson, L.H. (2000) Ecological resilience – in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 425-439.

- Halpern, C.B. (1988) Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology*, **69**, 1703-1715.
- Heinselman, M.L. (1973) Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, **3**, 329-382.
- Heinselman, M.L. (1981) Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. *Fire regimes and ecosystem properties* (eds H.A. Mooney, T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan & W.A. Reiners), pp. 7-57. U.S. Department of Agriculture, Washington.
- Holling, C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 1-23.
- Ives, A.R. (1995) Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs*, **65**, 217-233.
- Jacobson G.L., Almquist-Jacobson, H. & Winne, J.C. (1991) Conservation of rare plant habitat: insights from the recent history of vegetation and fire at Crystal Fen, northern Maine, USA. *Biological Conservation*, **57**, 287-314.
- Jasieniuk, M.A. & Johnson, E.A. (1982) Peatland vegetation organization and dynamics in the western subarctic, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 2581-2593.
- Jean, M. & Bouchard, A. (1991) Temporal changes in wetland landscapes of a section of the St. Lawrence River, Canada. *Environmental Management*, **15**, 241-250.
- Kazda, M. (1995) Changes in alder fens following a decrease in the ground water table: results of a geographical information system application. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 100-110.
- Keys, D. (1992) *Canadian peat harvesting and the environment*. North American Wetlands Conservation Council (Canada), Ottawa.

- Kienast, F. (1993) Analysis of historic landscape patterns with a geographical information system – a methodological outline. *Landscape Ecology*, **8**, 103-118.
- Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., O'Neill, R.V. & Coleman, P.R. (1987) Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, **48**, 321-324.
- Kuhry, P. (1994) The role of fire in the development of *Sphagnum*-dominated peatlands in western boreal Canada. *Journal of Ecology*, **82**, 899-910.
- 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.
- Laska, G. (2001) The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology*, **157**, 77-99.
- Lavoie, C., Zimmermann, C. & Pellerin, S. (2001) Peatland restoration in southern Québec (Canada): a paleoecological perspective. *Écoscience*, **8**, 247-258.
- Levin, S.A. (1998) Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, **1**, 431-436.
- Ludwig, D., Walker, B. & Holling, C.S. (1997) Sustainability, stability and resilience. *Conservation Ecology*, **1**, URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art7>.
- McCay, D.H. (2000) Effects of chronic human activities on invasion of longleaf pine forests by sand pine. *Ecosystems*, **3**, 283-292.
- McClanahan, T.R. (1995) A coral reef ecosystem-fisheries model: impacts of fishing intensity and catch selection on reef structure and processes. *Ecological Modelling*, **80**, 1-19.
- Mittelbach, G.G., Turner, A.M., Hall, D.J., Rettig, J.E. (1995) Perturbation and resilience: a long-term, whole-lake study of predator extinction and reintroduction. *Ecology*, **76**, 2347-2360.

- Mladenoff, D.J., White, M.A., Pastor, J. & Crow, T.R. (1993) Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications*, **3**, 294-306.
- Monz, C.A. (2002) The response of two arctic tundra plant communities to human trampling disturbance. *Journal of Environmental Management*, **64**, 207-217.
- Neubert, M.G. & Caswell, H. (1997) Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology*, **78**, 653-665.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-21.
- Nyström, M. & Folke, C. (2001) Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, **4**, 406-417.
- Pakarinen, P. (1994) Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **20**, 173-183.
- Parent, S. (1990) *Dictionnaire des sciences de l'environnement*. Broquet, Ottawa.
- Peterson, G., Allen, C.R. & Holling, C.S. (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, **1**, 6-18.
- Petraitis, P.S., Latham, R.E. & Niesenbaum, R.A. (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*, **64**, 393-418.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**, 129-136.
- Pimm, S.L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**, 321-326.
- Poulin, M. & Pellerin, S. (2001) La conservation. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 505-518. Presses de l'Université Laval, Québec.

- Poulin, M., Rochefort, L. & Desrochers, A. (1999) Conservation of bog plant species assemblages: assessing the role of natural remnants in mined sites. *Applied Vegetation Science*, **2**, 169-180.
- Prévost, M., Plamondon, A. & Roy, V. (2001) La production forestière. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 423-447. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Robichaud, A. (2000) *Étude paléoécologique de la végétation ligneuse de la tourbière de Pointe-Escuminac, Nouveau-Brunswick*. Thèse Ph.D., Université Laval.
- Rochefort, L. (2001) Restauration écologique. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 449-504. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Romme, W.H., Everham, E.H., Frelich, L.E., Moritz, M.A. & Sparks, R.E. (1998) Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? *Ecosystems*, **1**, 524-534.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G. & Watkinson, A.R. (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.
- Rosen, D. & Dumayne-Peaty, L. (2001) Human impact on the vegetation of South Wales during late historical times: palynological and palaeoenvironmental results from Crymlyn Bog NNR, West Glamorgan, Wales, UK. *Holocene*, **11**, 11-23.
- Rowe, J.S. & Scotter, G.W. (1973) Fire in the boreal forest. *Quaternary Research*, **3**, 444-464.
- Russell, E.W.B., Davis, R.B., Anderson, R.S., Rhodes, T.E. & Anderson, D.S. (1993) Recent centuries of vegetational change in the glaciated north-eastern United States. *Journal of Ecology*, **81**, 647-664.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596.

- Sun, D. & Liddle, M.J. (1991) Field occurrence, recovery, and simulated trampling resistance and recovery of two grasses. *Biological Conservation*, **57**, 187-203.
- Sutherland, J.P. (1981) The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. *American Naturalist*, **118**, 499-519.
- Sutherland, J.P. (1990) Perturbations, resistance, and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. *American Naturalist*, **136**, 270-275.
- Swetnam, T.W., Allen, C.D. & Betancourt, J.L. (1999) Applied historical ecology: using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, **9**, 1189-1206.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**, 363-365.
- Turner, M.G. & Ruscher, C.L. (1988) Changes in landscape patterns in Georgia USA. *Landscape Ecology*, **1**, 241-252.
- Van Auken, O.W. (2000) Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 197-215.
- Wahren, C.-H.A., Williams, R.J. & Papst, W.A. (2001) Vegetation change and ecological processes in alpine and subalpine *Sphagnum* bogs of the Bogong High Plains, Victoria, Australia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **33**, 357-368.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, **2**, 95-113.
- Walker, B.H. (1981) Is succession a viable concept in African savanna ecosystems? *Forest succession: concepts and application* (eds D.C. West, H.H. Shugart & D.B. Botkin), pp. 431-447. Springer-Verlag, New York.

- Walker, B.H., Langridge, J.L. & McFarlane, F. (1997) Resilience of an Australian savanna grassland to selective and non-selective perturbations. *Australian Journal of Ecology*, **22**, 125-135.
- Walker, B.H., Ludwig, D., Holling, C.S. & Peterman, R.M. (1981) Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology*, **69**, 473-498.
- Walker, S. & Wilson, J.B. (2002) Tests for nonequilibrium, instability, and stabilizing processes in semiarid plant communities. *Ecology*, **83**, 809-822.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- Wein, R.W. & MacLean, D.A. (1983) An overview of fire in northern ecosystems. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems* (eds R.W. Wein & D.A. MacLean), pp. 1-18. John Wiley & Sons, New York.
- Westman, W.E. (1978) Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *BioScience*, **28**, 705-710.
- White, M.A. & Mladenoff, D.J. (1994) Old-growth forest landscape transitions from pre-European settlement to present. *Landscape Ecology*, **9**, 191-205.
- White, P.S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, **45**, 229-299.
- White, P.S. & Pickett, S.T.A. (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (eds S.T.A. Pickett & P.S. White), pp. 3-13. Academic Press, New York.

Chapitre II

Évolution spatio-temporelle de l'état des tourbières du Bas-Saint-Laurent¹

¹ Pellerin, S. (2003) Des tourbières et des hommes. L'utilisation des tourbières dans la région de Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte. *Naturaliste canadien*, **127**, 18-23.

2 L'ÉTAT DES TOURBIÈRES

2.1 RÉSUMÉ

Les tourbières de la région du Bas-Saint-Laurent, dans le Sud-Est du Québec, sont utilisées à diverses fins (agriculture, foresterie, horticulture) depuis le début des années 1930. Les données concernant leur exploitation, et surtout sur l'historique de l'utilisation des tourbières, sont quasi-inexistantes. Afin de déterminer quelles sont les principales activités humaines ayant perturbé les tourbières du Bas-Saint-Laurent, l'histoire de 21 tourbières situées dans la plaine agricole entre Rivière-du-Loup et L'Isle-Verte a été reconstituée à l'aide de 14 séries de photographies aériennes (1929-1995) et d'un système d'information géographique. Au cours du dernier siècle, environ 60% (957 ha) de la superficie initiale (1455 ha) des 21 tourbières a été perturbée par les activités anthropiques, principalement entre 1961 et 1973 (58% des pertes). La récolte de tourbe à des fins horticoles (50% des superficies perturbées), la coupe forestière (33%) et l'agriculture (13%) sont les principales causes de dégradation des tourbières de la région. Bien que les superficies perturbées soient importantes, seulement 12% de ces dernières le sont de façon définitive en raison essentiellement de la transformation des tourbières en champs agricoles. L'évolution rapide de la dégradation des écosystèmes tourbeux dans le Bas-Saint-Laurent met en relief l'urgence de développer des mécanismes de conservation de ce type d'écosystème.

2.2 INTRODUCTION

Au Canada, les tourbières couvrent environ 17% des terres (Gorham 1990), tandis qu'au Québec elles occuperaient entre 7 et 9% du territoire (Keys 1992; Buteau 1988). Contrairement à plusieurs pays européens, où la presque totalité des tourbières ont été perturbées par les activités humaines, la majorité des tourbières canadiennes sont toujours à l'état naturel (Poulin & Pellerin 2001). Elles ont en effet échappé aux pressions anthropiques en raison principalement de leur éloignement des zones habitées, la plupart étant situées dans les régions boréales difficiles d'accès. Toutefois, celles localisées dans la partie méridionale du pays sont de plus en plus sujettes à des activités d'exploitation, notamment en raison de

l'expansion du tissu urbain, de l'agriculture, de la foresterie et de la production de terreaux horticoles.

Dans la région du Bas-Saint-Laurent, dans le Sud-Est du Québec, les tourbières sont exploitées à des fins horticoles depuis le milieu des années 1930 (Fortin 1993a). Les données sur ce type d'exploitation sont nombreuses pour cette région (*e.g.* Robert 1965; Gagnon *et al.* 1981), notamment en ce qui a trait aux entreprises (début des activités d'exploitation, nombre d'employés), aux superficies exploitées et aux volumes de tourbe vendus. Toutefois, ces données sont très générales, et outre quelques exceptions (Desaulniers 2000; Girard *et al.* 2002), on ne donne pas d'information sur l'historique des activités d'exploitation pour un site précis. D'autre part, les données relatives aux autres types d'utilisation des tourbières (agriculture, foresterie) sont quasi-inexistantes.

Les activités anthropiques ont un impact majeur sur les communautés végétales des écosystèmes. Plusieurs études ont en effet montré que la composition spécifique actuelle d'écosystèmes en apparence naturels est en grande partie influencée par l'action de l'homme (*e.g.* Foster 1992; Bouchard & Domon 1997; Bürgi *et al.* 2000). Les communautés végétales des tourbières sont-elles influencées par les activités anthropiques? Fort probablement. Toutefois, pour répondre avec certitude à cette question, il est nécessaire, en première analyse, de connaître quelles sont les activités humaines qui perturbent les tourbières et quelle est leur importance relative. Dans ce premier chapitre, un bilan spatio-temporel des perturbations ayant affecté les tourbières du Bas-Saint-Laurent au cours de la période 1929-2000 sera tracé. Les objectifs spécifiques sont (i) de recenser le nombre de tourbières présentes dans la zone d'étude, (ii) de calculer leur superficie, (iii) d'identifier les différents types de perturbations anthropiques ayant affecté les tourbières, (iv) de déterminer les pertes de milieux tourbeux encourues par les activités humaines, et (v) de reconstituer l'évolution temporelle de l'état des tourbières au cours des 70 dernières années.

2.3 RÉGION D'ÉTUDE

La région d'étude, d'une superficie de 176 km², est localisée dans les Basses terres du Bas-Saint-Laurent (Québec), entre les municipalités de Rivière-du-Loup et de L'Isle-Verte, et entre le fleuve Saint-Laurent et la rivière Verte (Figure 2.1). Il s'agit d'une plaine agricole

étroite, d'au plus 12 km de largeur, au relief peu accidenté (altitude inférieure à 170 m) et constituée de grandes plaines limono-argileuses et de terrasses sableuses organisées en marches d'escalier parallèles au fleuve (Hétu 1998).

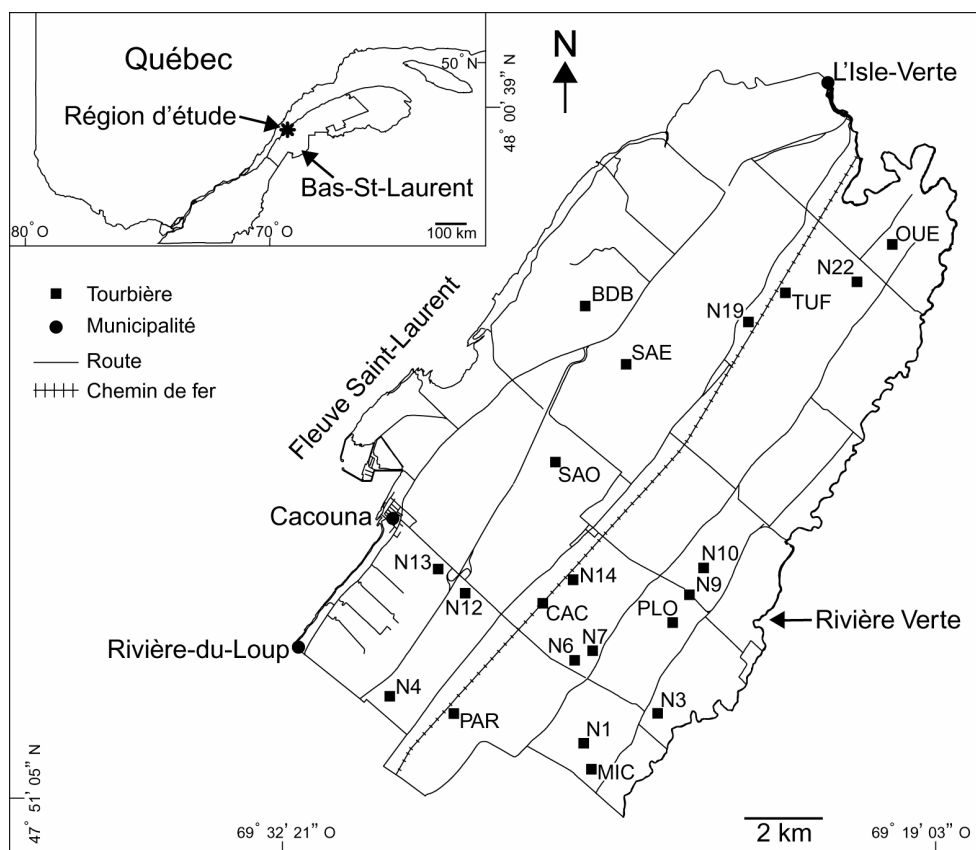


Figure 2.1 Localisation du secteur d'étude et répartition des tourbières.

Le couvert végétal appartient au domaine de l'érablière à bouleau jaune (Grondin 1996). Sur les stations xériques et mésiques, la végétation est composée de forêts d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), de bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) et de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). De nombreuses tourbières ombrotrophes se sont développées dans les dépressions mal drainées. Elles sont principalement colonisées par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), des éricacées arbustives et des sphaignes (Gauthier & Grandtner 1975).

Les premiers colons européens se sont établis dans la région vers 1680 près de Rivière-du-Loup (Morin 1993a). Le véritable début de l'occupation du territoire ne s'est

toutefois produit qu'au début des années 1800 (Morin 1993b). La région fut rapidement défrichée, de sorte que la quasi-totalité des Basses terres était utilisée à des fins agricoles vers 1870 (Fortin 1993b). Jusqu'à tout récemment, les tourbières étaient pratiquement les seuls écosystèmes de cette région non perturbés par les activités humaines (Fortin 1993c). Aujourd'hui, la plupart des tourbières sont exploitées à des fins horticoles ou ont été abandonnées après avoir été exploitées pendant plusieurs années (Desrochers *et al.* 1998; Lavoie & Saint-Louis 1999).

2.4 MÉTHODES

2.4.1 Identification des tourbières

Les tourbières situées dans la région d'étude ont été circonscrites à l'aide de 14 séries de photographies aériennes prises entre 1929 et 1995 (1929, 1948, 1961, 1963, 1970, 1973, 1974, 1978, 1979, 1983, 1986, 1990, 1991 et 1995), d'une carte des dépôts meubles (Lee 1962) et de l'*Atlas des tourbières du Québec méridional* (Buteau 1989). Au total 29 tourbières ont été recensées. Toutefois, huit sites tourbeux présents sur la carte géologique n'ont pu être identifiés de façon formelle sur les photographies aériennes et sur le terrain. Ainsi, 21 tourbières ont été retenues pour les analyses subséquentes (Figure 2.1). Elles ont toutes été visitées lors des étés 1998 et 1999 afin d'authentifier l'identification initiale. Cette visite a permis de confirmer pour les 21 sites la présence d'un dépôt de tourbe d'une épaisseur supérieure à 40 cm, soit l'épaisseur minimale au Canada pour qu'un dépôt organique puisse être qualifié de tourbière (Tarnocai 1980).

2.4.2 Périmètre et superficie des tourbières

Toutes les photographies aériennes (sauf celles de 1929 en raison de leur piètre état de conservation) ont d'abord été numérisées, géoréférencées et corrigées, afin de limiter les distorsions géométriques, à l'aide du logiciel Geographic Transformer (Blue Marble Geographics, États-Unis) puis insérées dans un SIG grâce au logiciel MapInfo Professional (MapInfo Corporation, États-Unis). Le périmètre des tourbières de 1948 à 1995 a été délimité directement dans le SIG à partir des 13 séries de photographies aériennes.

Le périmètre initial des tourbières (avant 1929) a été estimé à l'aide de la carte des dépôts meubles, des courbes des niveaux des cartes topographiques (1 : 20 000) couvrant la région d'étude (feuilles 21N 13-200-0202, 21N 14-200-0201 et 22C 03-200-0101 du Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec) et d'un examen visuel des terres adjacentes aux limites actuelles des tourbières (présence d'un sol noir indicateur d'un substrat organique résiduel). Le périmètre des tourbières visibles sur les photographies de 1929 a été reproduit de façon manuelle sur les photographies de 1948 puis vectorisé dans le SIG. La physionomie des tourbières de même que différents repères anthropiques (routes, canaux de drainage, bâtiments) ont été utilisés afin de minimiser les erreurs de retranscription. Le périmètre des tourbières pour l'année 2000 a été retranscrit sur les photographies de 1995 à la suite d'une visite sur le terrain puis vectorisé dans le SIG. Finalement, les superficies de chaque tourbière (à l'origine, pour chaque année avec photographies aériennes et pour 2000) ont été calculées grâce aux périmètres retranscrits dans le SIG.

2.4.3 Perturbations anthropiques

La reconstitution des perturbations anthropiques a été réalisée à l'aide des 14 séries de photographies aériennes et des informations recueillies sur le terrain (*e.g.* présence d'anciens parterres de coupe, présence d'infrastructures résidentielles). Sur les photographies, les signes de perturbation sont très diversifiés. À titre d'exemple, l'exploitation horticole est caractérisée par la présence de tranchées de minage où il y a absence de végétation et par un réseau de canaux de drainage, alors que la coupe forestière s'identifie par la disparition du couvert forestier entre deux photographies aériennes chronologiquement successives.

Les superficies perturbées ont été vectorisées dans le SIG puis subdivisées en fonction du type de perturbation. Huit types de perturbations ont été reconnus : l'horticulture (récolte de tourbe à des fins horticoles), la coupe forestière, l'agriculture, les routes, les canaux de drainage (canaux pour lesquels il a été impossible de déterminer à quelles fins ils ont été creusés), les infrastructures électriques, la construction résidentielle et les dépotoirs. Afin de n'octroyer qu'un seul type de perturbation à chaque secteur, l'utilisation finale du secteur perturbé a prévalu. Par exemple, un secteur perturbé par la coupe forestière en 1978, mais transformé en champs agricoles en 1979, sera classé dans la catégorie « Agriculture ».

2.5 RÉSULTATS

2.5.1 Superficie totale des tourbières

À l'origine, c'est-à-dire avant 1929, la superficie totale des 21 tourbières était de 1539 ha, ce qui représentait 9% du territoire à l'étude (Figure 2.2). En 2000, cette même superficie n'était plus que de 1352 ha, soit environ 8% de la superficie de la région. Il y a donc eu une perte nette de 187 ha d'écosystèmes tourbeux, ce qui représente 12% de la superficie initiale des tourbières.

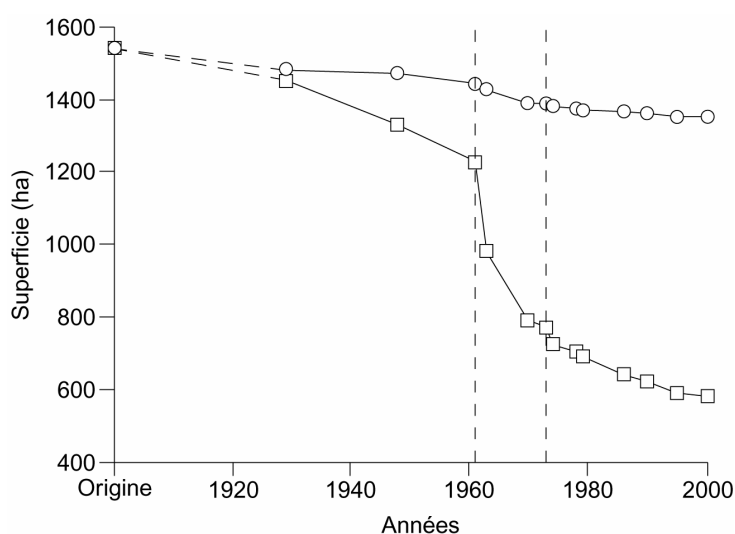


Figure 2.2 Reconstitution historique de l'évolution de la superficie totale (cercles) et des superficies non perturbées totales (carrés) des tourbières situées entre Rivière-du-Loup et l'Isle-Verte. Les lignes pointillées (verticales) subdivisent les trois périodes de différentes intensités de perturbation.

2.5.2 Perturbations anthropiques

Entre 1929 et 2000, 957 ha de milieux tourbeux, soit 62% de la superficie initiale des tourbières, ont été perturbés par les activités anthropiques (Tableau 2.1). La récolte de tourbe à des fins horticoles, la coupe forestière et l'agriculture sont les principales activités ayant affecté les tourbières. L'intensité des perturbations n'a pas été constante au cours des 70 années à l'étude (Figure 2.2). Avant 1961, les tourbières ont été perturbées à un rythme lent, soit environ 5 ha/an (superficie perturbée : 208 ha). Outre les activités liées à la production de terreaux horticoles par extraction manuelle de la tourbe, les autres activités anthropiques

étaient essentiellement localisées à la bordure des tourbières. La coupe forestière (36% des superficies perturbées), l'horticulture (34%) et l'agriculture (24%) étaient à cette époque les principaux agents perturbateurs. Au cours de la seconde période (1961-1973), les impacts reliés aux activités humaines ont été beaucoup plus importants. En effet, en seulement 13 ans, 557 ha ont été perturbés, ce qui représente environ 43 ha/an. La récolte de tourbe à des fins horticoles (63% des superficies perturbées) est de loin la principale activité ayant affecté les tourbières. La demande grandissante de terreaux organiques pour l'horticulture résidentielle au début des années 1970 (Gagnon *et al.* 1981), la mécanisation des activités d'exploitation et l'amélioration des techniques de drainage expliquent l'essor de cette activité à cette époque. Enfin, le rythme de perturbation a diminué à partir de 1974 (7 ha/an) puisque l'essentiel des tourbières propices pour l'horticulture étaient déjà en exploitation dès le milieu des années 1970. La coupe forestière (61% des superficies perturbées entre 1974 et 2000) a alors surpassé l'horticulture (28%) comme principale source de perturbation. Durant cette dernière période, les superficies tourbeuses perturbées sont devenues plus vastes que celles non perturbées.

Tableau 2.1 Surfaces tourbeuses de la région Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte affectées par diverses activités anthropiques entre 1929 et 2000 et leur importance relative en pourcentage.

Perturbations	Superficie (ha)	%
Horticulture	476,9	49,8
Coupe forestière	313,7	32,8
Agriculture	127,2	13,3
Routes	17,3	1,8
Canaux de drainage	17,0	1,7
Infrastructures électriques	3,4	0,4
Construction résidentielle	1,1	0,1
Dépotoir	0,7	0,1
Total	957,3	100

2.6 DISCUSSION

2.6.1 Superficie des tourbières

Les tourbières de la région de Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte ont été grandement perturbées par les activités anthropiques au cours des 70 dernières années. En effet, plus de 60% de la superficie initiale des tourbières a été endommagée à des degrés divers. Toutefois, seulement 12% des superficies perturbées le sont de façon définitive essentiellement par leur transformation en champs agricoles, ce qui est relativement peu comparé à d'autres régions du Québec. Par exemple, une étude réalisée dans la région de Montréal (Montréal, Laval et autres municipalités dans un rayon de 30 km) a montré qu'environ 30% (118 ha) de la superficie des tourbières ombrotrophes a subi des modifications permanentes entre 1966 et 1981, principalement en raison du développement des cultures maraîchères (Champagne & Melançon 1985). D'autre part, la superficie de deux tourbières (Small Tea Field et Large Tea Field), dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (sud-ouest du Québec), a diminué de plus de 60% (2400 ha) entre 1934 et 1985, essentiellement en raison de l'expansion des cultures céréalières (McKibbin & Stobbe 1936; Jean & Bouchard 1987).

2.6.2 Impacts des perturbations anthropiques

La récolte de tourbe à des fins horticoles (50% des superficies perturbées), la coupe forestière (33%) et l'agriculture (13%) sont les principales activités ayant affecté les tourbières de la région d'étude. Les impacts à court et long terme des activités anthropiques sur l'écosystème varient en fonction du type d'activité. Certaines ont des impacts irréversibles (agriculture), alors que d'autres ont des impacts moindres (coupe forestière). Les principales conséquences sur l'écosystème associées aux différentes utilisations des tourbières sont présentées dans les sections suivantes.

2.6.2.1 Horticulture

Les tourbières exploitées pour la production de terreaux horticoles subissent de profondes perturbations : le sol est drainé, la végétation vivante est éliminée puis un grand volume de tourbe est prélevé (Rocheffort & Bastien 1998). Les sites abandonnés après exploitation

conservent généralement un dépôt de tourbe plus ou moins épais. Ce dépôt résiduel est instable, exposé à l'érosion éolienne, dénué de fruits, de graines ou de rhizomes viables, et la nappe phréatique y est plus basse et ses fluctuations plus importantes que dans les tourbières non perturbées (Salonen 1987; Price 1996, 2001; Campbell *et al.* 2002). Néanmoins, la présence d'un dépôt tourbeux résiduel permet aux plantes de tourbières de recoloniser les sites, que ce soit par des processus naturels ou par la mise en place de projets de restauration.

Actuellement, dans la région à l'étude, environ 200 ha de tourbière ayant été exploités de façon manuelle (40% des superficies exploitées pour l'horticulture) et 30 ha exploités par aspiration mécanique sont laissés à l'abandon depuis plus de 30 ans (exploitation manuelle) ou depuis moins de 20 ans (exploitation mécanique). Une étude effectuée dans la tourbière de Cacouna (CAC; Figure 2.1) a montré que la quasi-totalité des secteurs exploités de façon manuelle ont été recolonisés de façon naturelle par des espèces tourbicoles, bien que seulement 10% de la superficie de ces mêmes secteurs soit recouverte de sphaignes, végétaux générateurs de tourbe (Girard *et al.* 2002). En contrepartie, la recolonisation végétale naturelle des tourbières aspirées est beaucoup plus lente et difficile (Lavoie & Rochefort 1996; Bérubé & Lavoie 2000). Ces sites sont généralement dépourvus de sphaignes, même plus ieurs années après l'arrêt des activités d'extraction. Ils sont également plus susceptibles à l'envahissement par des espèces que l'on ne trouve habituellement pas en abondance dans les tourbières, comme le bouleau gris (*Betula populifolia* Marsh.; Lavoie & Saint-Louis 1999). Néanmoins des mesures de restauration peuvent être mises sur pied afin d'accélérer le processus de recolonisation végétale, et plus particulièrement le rétablissement d'un couvert de sphaignes essentiel au retour des fonctions hydrologiques, biochimiques et écologiques propres aux écosystèmes tourbeux fonctionnels (Rochefort 2000, 2001).

2.6.2.2 *Coupe forestière*

La coupe forestière dans les tourbières de la région à l'étude est pratiquée en grande partie de façon artisanale. Cette pratique n'implique pas la création d'un réseau de drainage sophistiqué afin d'améliorer la croissance des arbres ou l'utilisation de machineries lourdes pour la coupe et la récolte de la matière ligneuse. Ainsi, les impacts environnementaux généralement associés à la sylviculture dans les tourbières, telles la création d'ornières due à

l'utilisation de machineries lourdes ou la dégradation de la qualité des eaux d'écoulement liée à l'augmentation des particules organiques en suspension suite au creusage des fossés (Prévost *et al.* 2001), sont rarement constatés dans les tourbières de la région Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte. Néanmoins, la récolte de la matière ligneuse peut causer certaines perturbations. La coupe des arbres provoque habituellement une remontée de la nappe phréatique en raison de la diminution de l'évapotranspiration associée à la présence des arbres (Prévost *et al.* 2001). Cette remontée entraîne généralement une expansion de la paludification (Paavilainen & Päivänen 1995) pouvant provoquer des changements dans la composition végétale des tourbières, même plusieurs années après la coupe (Chimner & Hart 1996). Dans le Bas-Saint-Laurent, certains arbres et arbustes tels le sapin baumier, le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) et le némopanthe mucroné (*Nemopanthus mucronatus* (L.) Loes.), ainsi que quelques mousses telles *Sphagnum riparium* Ångstr. et *Campylium* spp. sont plus fréquents dans les anciens parterres de coupe que dans les sites non affectés par la coupe forestière (D. Lachance & S. Pellerin, données non publiées).

2.6.2.3 Agriculture et autres perturbations

Dans la région à l'étude, il n'y a pas de culture réalisée directement sur tourbe. Les sites tourbeux destinés à être utilisés en agriculture sont drainés, puis le dépôt organique est supprimé afin d'exposer le sol minéral sur lequel les cultures ont lieu. La transformation d'une tourbière en champs agricoles est donc un phénomène irréversible, car aucun dépôt résiduel ne permettrait aux plantes des tourbières de recoloniser les sites à la fin de leur utilisation. Les tourbières sont aussi perturbées de façon indirecte par l'agriculture pratiquée en périphérie des tourbières. La plupart des tourbières sont en effet ceinturées ou traversées de canaux de drainage creusés par les agriculteurs. Le drainage des tourbières provoque généralement une augmentation du couvert forestier (Pakarinen 1994) et les surfaces couvertes par les arbustes et les sphaignes diminuent en réponse aux conditions plus sèches et à l'ombre créée par les arbres (Laine *et al.* 1995; Poulin *et al.* 1999). Les strates muscinale et arbustive sont remplacées peu à peu par un sous-bois forestier dominé principalement par la mousse *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (Laine & Vanha-Majamaa 1992; Laine *et al.* 1995).

Les constructions résidentielles et routières et la mise en place de certaines infrastructures électriques (poste d'énergie) et d'un dépotoir ont aussi un impact irréversible sur les tourbières en raison de la destruction complète du dépôt de tourbe. L'envergure de ces activités est toutefois assez limitée puisque moins de 30 ha ont été affectés par ces perturbations depuis 1929 dans le secteur à l'étude.

2.7 CONCLUSION

L'état des tourbières du Bas-Saint-Laurent s'est rapidement dégradé au cours du dernier siècle. L'extraction de la tourbe à des fins horticoles, la coupe forestière et l'agriculture sont les principales causes de perturbation des tourbières. Néanmoins, peu de sites dans la région d'étude ont été perturbés de façon définitive. De plus, la grande partie des sites perturbés sont potentiellement éligibles à la restauration. Il serait toutefois imprudent de se fier uniquement sur la restauration afin de maintenir les tourbières dans le paysage. En effet, celle-ci permet de rétablir un couvert végétal sur les sites perturbés, mais ne permet pas de reconstituer les archives naturelles que constituent les dépôts organiques. Il semble donc important de développer des mécanismes de conservation de ce type d'écosystème de façon à préserver quelques sites intacts pour les générations futures.

Cette étude a montré l'étendue des perturbations *in situ* ayant cours dans les tourbières, mais qu'en est-il des perturbations dérivées? Plusieurs études ont montré que la récolte de tourbe à des fins horticoles modifiait la composition végétale et animale des sites tourbeux avoisinant les zones d'exploitation (e.g. Poulin *et al.* 1999; Haddad & Desrochers 2000; Mazerolle *et al.* 2001). Les chapitres suivants de cette thèse s'attarderont sur l'impact des différentes perturbations, anthropiques et naturelles, sur la dynamique à long terme des tourbières et essentiellement sur l'évolution de leur composition végétale.

2.8 RÉFÉRENCES

Bérubé, M.-È. & Lavoie, C. (2000) The natural revegetation of a vacuum-mined peatland: Eight years of monitoring. *Canadian Field-Naturalist*, **114**, 279-286.

- Bouchard, A. & Domon, G. (1997) The transformations of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management. *Landscape and Urban Planning*, **37**, 99-107.
- Bürgi, M., Russell, E.W.B. & Motzkin, G. (2000) Effects of postsettlement human activities on forest composition in north-eastern United States: a comparative approach. *Journal of Biogeography*, **27**, 1123-1138.
- Buteau, P. (1988) *Distribution des tourbières du Québec*. Service géologique de Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Québec.
- Buteau, P. (1989) *Atlas des tourbières du Québec méridional*. Direction générale de l'exploration géologique et minérale, Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Québec.
- Campbell, D.R., Lavoie, C. & Rochefort, L. (2002) Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science*, **82**, 85-95.
- Champagne, J. & Melançon, M. (1985) *Milieux humides de la région de Montréal, 1966-1981*. Direction générale des terres, Environnement Canada, Ottawa.
- Chimner, R.A. & Hart, J.B. (1996) Hydrology and microtopography effects on northern white-cedar regeneration in Michigan's Upper Peninsula. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 389-393.
- Desaulniers, A.-S. (2000) *La fragmentation des tourbières : son impact sur l'évolution des communautés végétales*. Mémoire M. ATDR, Université Laval, Québec.
- Desrochers, A., Rochefort, L. & Savard, J.-P.L. (1998) Avian recolonization of eastern Canadian bogs after peat mining. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 989-997.
- Fortin, J.-C. (1993a) L'économie contemporaine : permanence et mutations. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 629-665. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.

- Fortin, J.-C. (1993b) La population du littoral et celle du plateau. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 349-383. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Fortin, J.-C. (1993c) Colonisation et commercialisation de l'agriculture. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 429-472. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Foster, D.R. (1992) Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753-772.
- Gagnon, G., Lévesque, C. & Daudelin, L. (1981) *Évaluation du marché québécois de la tourbe*. Bureau de recherche sur l'industrie de la tourbe dans l'est du Québec, Rivière-du-Loup.
- Gauthier, R. & Grandtner, M.M. (1975) Étude phytosociologique des tourbières du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Naturaliste Canadien*, **102**, 109-153.
- Girard, M., Lavoie, C. & Thériault, M. (2002) The regeneration of a highly disturbed ecosystem: a mined peatland in southern Québec. *Ecosystems*, **5**, 274-288.
- Gorham, E. (1990) Biotic impoverishment in northern peatlands. *The earth in transition. patterns and processes of biotic impoverishment* (ed G.M. Woodwell), pp. 65-98. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grondin, P. (1996) Domaine de l'érablière à bouleau jaune. *Manuel de foresterie* (eds J.A. Bérard & M. Côté), pp. 183-196. Presses de l'Université Laval & Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Québec.
- Haddad, S. & Desrochers, A. (2000) Artificial nest predation in bogs: does peat harvest increase risk? *Écoscience*, **7**, 32-37.
- Hétu, B. (1998) La déglaciation de la région de Rimouski, Bas-Saint-Laurent (Québec) : indices d'une récurrence glaciaire dans la mer de Goldthwait entre 12 400 et 12 000 BP. *Géographie physique et Quaternaire*, **52**, 1-23.

- Jean, M. & Bouchard, A. (1987) La végétation de deux tourbières de la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (Québec). *Canadian Journal of Botany*, **65**, 1969-1988.
- Keys, D. (1992) *Canadian peat harvesting and the environment*. North American Wetlands Conservation Council (Canada), Ottawa.
- Laine, J. & Vanha-Majamaa, I. (1992) Vegetation ecology along a trophic gradient on drained pine mires in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **29**, 213-233.
- 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. & Rochefort, L. (1996) The natural revegetation of a harvested peatland in southern Québec: a spatial and dendroecological analysis. *Écoscience*, **3**, 101-111.
- Lavoie, C. & Saint-Louis, A. (1999) The spread of gray birch (*Betula populifolia*) in eastern Quebec: Landscape and historical considerations. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 859-868.
- Lee, H.A. (1962) *Géologie de la région Rivière-du-Loup/Trois-Pistoles, Québec (dépôts meubles)*. Commission géologique du Canada, Ministère des mines et des relevés techniques, Ottawa.
- Mazerolle, M.J., Drolet, B. & Desrochers, A. (2001) Small-mammal responses to peat mining of southeastern Canadian bogs. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 296-302.
- McKibbin, R.R. & Stobbe, P.C. (1936) *Les sols organiques du sud-ouest du Québec*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Morin, Y. (1993a) La lente ouverture d'une région marginale, 1653-1790. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 99-132. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.

- Morin, Y. (1993b) Une nouvelle région de colonisation au Québec, 1790-1830. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 133-172. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Paavilainen, E. & Päivänen, J. (1995) *Peatland forestry: ecology and principles*. Springer-Verlag, Berlin.
- Pakarinen, P. (1994) Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **20**, 173-183.
- Poulin, M. & Pellerin, S. (2001) La conservation. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 505-518. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Poulin, M., Rochefort, L. & Desrochers, A. (1999) Conservation of bog plant species assemblages: assessing the role of natural remnants in mined sites. *Applied Vegetation Science*, **2**, 169-180.
- Prévost, M., Plamondon, A. & Roy, V. (2001) La production forestière. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 423-447. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Price, J.S. (1996) Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Québec. *Hydrological Processes*, **10**, 1263-1272.
- Price, J.S. (2001) L'hydrologie. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 141-158. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Robert, P.-E. (1965) *Les tourbières du Bas-Saint-Laurent*. Bureau d'aménagement de l'Est du Québec, Mont-Joli.
- Rochefort, L. (2000) *Sphagnum* – A keystone genus in habitat restoration. *Bryologist*, **103**, 503-508.

- Rochefort, L. (2001) Restauration écologique. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 449-504. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Rochefort, L. & Bastien, D.F. (1998) Réintroduction de sphaignes dans une tourbière exploitée : évaluation de divers moyens de protection contre la dessiccation. *Écoscience*, **5**, 117-127.
- Salonen, V. (1987). Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarctic Ecology*, **10**, 171-174.
- Tarnocai, C. (1980) Canadian wetland registry. *Workshop on Canadian wetlands* (eds C.D.A. Rubec & F.C. Pollet), pp. 9-39. Direction générale des terres, Environnement Canada, Ottawa.

Chapitre III

Peatland fragments of southeastern Québec: recent evolution of their vegetation structure²

² Pellerin, S. & Lavoie, C. (2000) Peatland fragments of southern Quebec: recent evolution of their vegetation structure. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 255-265.

3 PEATLAND FRAGMENTS

3.1 ABSTRACT

One of the main problems associated with small natural reserves is their progressive loss of ecological integrity due to the influence of surrounding human activities. In southeastern Québec (Bas-Saint-Laurent), peatlands are extensively mined to extract peat for the production of horticultural compost, and are isolated within agricultural lands. Government environmental agencies have proposed that peat industries set aside 5-10% of a bog's area as a natural refuge for peatland plants and animals. Do these fragments constitute reliable refuges? Do they maintain their ecological characteristics over a long period? We studied the recent evolution of plant communities in peatland fragments using paleoecological techniques and a geographical information system. In the study area, some treeless fragments dominated by *Sphagnum* species have recently (since 1940) converted to forest sites. Macrofossil and dendrochronological analyses suggest that peat mining activities were not the main factor responsible for the afforestation of peatland fragments. On the other hand, the isolation of the Bas-Saint-Laurent peatlands within an agricultural plain for more than 100 years may have facilitated the afforestation process (drainage activities). Furthermore, fires may have accelerated afforestation by facilitating the spread of seeds of tree species with serotinous cones. Because most peatlands of the Bas-Saint-Laurent region are still affected by drainage and fires, it is probable that several open bog fragments will not maintain their treeless vegetation structure over a long period. Consequently, peatland fragments should not be considered as a solution to bog conservation needs in Québec, at least not for plant and animal species of open bogs.

3.2 RÉSUMÉ

Un des principaux problèmes associés aux petites réserves naturelles est la perte progressive de leur intégrité écologique en raison de l'influence des activités anthropiques environnantes. Dans le sud-est du Québec (Bas-Saint-Laurent), bon nombre de tourbières sont exploitées à des fins horticoles et sont isolées au sein de terres agricoles. Les autorités gouvernementales suggèrent aux industriels de conserver de 5 à 10% de la surface d'une

tourbière à l'état naturel comme refuge pour les plantes et les animaux. Est-ce que ces fragments sont de véritables refuges? Maintiennent-ils leurs caractéristiques écologiques sur une longue période de temps? Nous avons étudié l'évolution récente des communautés végétales de fragments de tourbières en utilisant des techniques paléoécologiques et un système d'information géographique. Dans la région d'étude, un certain nombre de fragments ouverts (sans arbre), dominés par les sphaignes, se sont récemment (depuis 1940) transformés en sites forestiers. Les analyses macrofossiles et dendrochronologiques suggèrent que les activités d'extraction de la tourbe ne sont pas entièrement responsables de l'expansion du couvert forestier dans les fragments tourbeux. Par contre, il pourrait avoir été facilité par l'isolement des tourbières au sein d'une plaine agricole depuis plus de 100 ans (drainage). De plus, les feux ont pu accélérer le processus en facilitant la dissémination des graines d'espèces arborescentes avec cônes sérotineux. Puisque la plupart des tourbières du Bas-Saint-Laurent sont toujours affectées par le drainage et les feux, il est probable que plusieurs tourbières ouvertes deviennent forestières à plus ou moins brève échéance. En conséquence, les fragments tourbeux ne devraient pas être considérés comme une solution aux problèmes de conservation des tourbières au Québec, du moins pas pour les espèces colonisant des milieux ouverts.

3.3 INTRODUCTION

In many regions, the conservation of large natural areas is not possible because the ecosystems are already highly fragmented. In those cases, small natural reserves may be the only conservation alternative (Forman 1995; Shafer 1995; Turner & Corlett 1996). They are often the last refuges for many native species (Magsalay *et al.* 1995), and they add a touch of heterogeneity to regional landscapes (Saunders *et al.* 1991; Forman 1995; Shafer 1995; Virolainen *et al.* 1998; Honnay *et al.* 1999). Furthermore, they may be used as "stepping stones" for the dispersion of animals and plants between large natural patches, which is important in maintaining the metapopulation dynamic of many species (Gibbs 1993; Hanski 1998; Semlitsch & Bodie 1998).

One problem associated with small natural reserves is their progressive loss of ecological integrity as a result of surrounding human activities (Newmark 1995). For example, Drayton

& Primack (1996) demonstrated, by comparing old and recent vegetation census, that the isolation of a 400-ha woodland park by urban development in the Boston area (Massachusetts, USA) during a 100-year period contributed to the extinction of 155 vascular plant species, and to the introduction of 36 exotic species. In Singapore, a similar study conducted in a 4ha fragment of humid tropical forest has shown that more than 25% of native plant species have been lost during the 20th century (Turner *et al.* 1996). Reconstruction of the temporal dynamic of isolated fragments is complex because historical data are scarce or too recent to estimate the long-term effects of fragmentation on the integrity of ecosystems. Furthermore, these data can give an indication of decline or expansion of populations, but are of limited value for determining the causes of these changes. However, paleoecological techniques can be used to reconstruct the characteristics of natural environments before they were disturbed by humans (Birks 1996). These reconstructions are particularly easy in peatlands where the peat deposit contains reliable archives (pollen, plant and animal macrofossils), that are useful for studying ecosystem dynamics (Jacobson *et al.* 1991; Barber 1993, Bunting *et al.* 1998).

In southeastern Québec, peatlands are extensively mined to extract peat for the production of horticultural compost. Bogs are drained and peat is extracted over almost all of their area. In some regions (*e.g.* Bas-Saint-Laurent), only small fragments of unmined peatland remain. In other regions (*e.g.* Côte-Nord), undisturbed bogs are still widespread, but the peat industry is expanding. Government environmental agencies propose that peat industries set aside 5-10% of a bog's area as a natural refuge for plants and animals during mining activities, and to facilitate the natural regeneration of abandoned mined sites (Thibault 1998). Do these fragments constitute reliable refuges for bog plants and animals? Do they maintain their ecological characteristics over a long period? To address these questions, we studied the recent evolution of plant communities in some peatland fragments of the Bas-Saint-Laurent region using paleoecological techniques (macrofossil analysis, dendrochronology) and a GIS. In this region, some fragments have been isolated for more than 50 years; as such, they constitute ideal sites for evaluating the long-term consequences of such isolation. The main objectives of this study were to determine whether the evolution of plant communities in bog fragments is affected by surrounding human activities (peat mining, agriculture), and if these fragments act as refuges for peatland plants and animals. We hypothesized that peatland fragmentation and

peat mining activities rapidly (within a few decades) and strongly influence successional pathways of bog remnants.

3.4 METHODS

3.4.1 Study area and sampling sites

Ombrotrophic peatlands of the Bas-Saint-Laurent region are located in a narrow (< 12 km) agricultural plain bordering the south shore of the St. Lawrence River in southeastern Québec (Figure 3.1). The original forest cover of this plain was almost completely removed during the 19th centuries. Until recently, peatlands were one of the last natural areas in the region (Fortin 1993). Today, most of them are either being mined or were abandoned after decades of mining (Desrochers *et al.* 1998; Lavoie & Saint-Louis 1999; Chapter I, this thesis). Small unmined bog fragments are still present at most sites because of the low horticultural potential of the underlying peat. However, the vegetation of most of these fragments were, before peat mining, representative of the original bog as a whole (Poulin *et al.* 1999).

We selected three bogs representative of most of the mined sites in the region (Lavoie & Rochefort 1996): the Cacouna, Coteau-du-Tuf, and Le Parc peatlands (Figure 3.1). The total area of each of these bogs is less than 200 ha, and they were all mined using the same manual method (block-cutting of peat) between 1942-1975 (Cacouna), 1948-1975 (Coteau-du-Tuf), and 1962-1967 (Le Parc), respectively. Furthermore, all these bogs are adjacent to the same railroad track (built in 1876), and could have been affected by fire ignited by cinders from steam locomotive prior to about 1950 (Jacobson *et al.* 1991). To select sampling sites, we carefully examined 14 aerial photographs taken between 1929 and 1995. The sites were selected according to the recent evolution of their vegetation structure (open or forest vegetation). In the Cacouna bog, we chose a site that was afforested during the last 50 years (CAC1), and another one that stayed open during the same time period (CAC2). In the Coteau-du-Tuf bog, we selected a site (TUF) in the middle of a small fragment (2.5 ha) surrounded by mined sectors. The vegetation structure of this fragment has not changed much during the last 50 years, according to aerial photographs. A mosaic of open and forest patches characterizes the main undisturbed fragment of the Le Parc bog. We selected three sampling

sites in each of the open patches of the fragment (PAR1, PAR2, and PAR3), which were associated with three forest sampling sites located nearby (PAR4, PAR5, and PAR6).

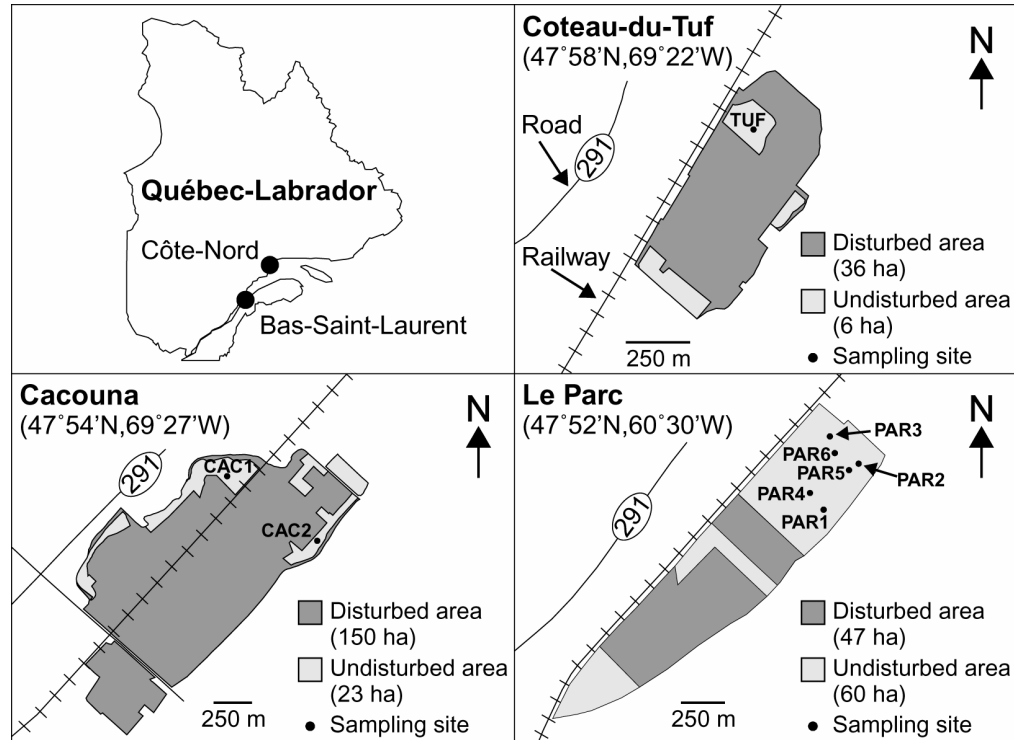


Figure 3.1 Study area showing selected peatlands and sampling sites.

3.4.2 Description of sampling sites

During the summer of 1998, the vascular and non-vascular (moss, *Sphagnum*, liverwort, lichen) flora of the nine sampling sites was described inside a 400-m² quadrat (20 x 20 m). The presence of all species covering a small point (diameter: 1 cm) at one meter intervals along 21 transects (20-m long, 1-m apart) was noted (Bonham 1989; Lavoie & Rochefort 1996). The richness and diversity of each site were calculated using the total number of species sampled and the Shannon diversity index (Magurran 1988). The thickness of the peat deposit was measured using an iron rod driven into the soil at 10 m intervals along three transects (20-m long, 10-m apart). A peat monolith (15 x 15-cm wide, 30 to 35-cm deep) was extracted at the center of the quadrat for plant macrofossil analysis. The quadrat was then subdivided into four equal parts; two of these parts were randomly selected for tree sampling. The DBH of all stems was measured, and the cross sections of a maximum of 50 tree trunks (randomly chosen;

minimal height: 1 m) were taken using an increment borer, as close as possible to the soil surface (collar).

To determine whether the vegetation mosaic found in the Le Parc fragment was influenced by peat thickness, we positioned 148 sampling stations along 18 transects, 30-m apart (oriented northwest to southeast) using a global positioning system receiver. Sampling stations were located every 50 m along each transect. For each station, the thickness of the peat deposit was measured using an iron rod driven into the soil. Basal area of trees was calculated using the number of stems selected with a prism (Bitterlich 1984). Maps of peat thickness and of tree basal area were created using Kriging's method of the SURFER software (Golden Software, USA).

3.4.3 Dendrochronological and macrofossil analyses

Tree cores were dried, finely sanded, and the tree rings were counted under a low-power (50×) binocular microscope. Only cores that reached or barely missed the pith were used. To conduct macrofossil analyses, subsamples of 100 cm³ were taken between 0-2, 2-4, 4-6, and 6-10 cm (depths below the soil surface), and subsequently by contiguous 5-cm thick slices along the peat section. Subsamples were washed through a series of sieves (2, 1, and 0.5 mm meshes), and the remaining fractions were air-dried to prevent fungal contamination. Macroscopic remains (vascular plants, mosses and charcoal pieces) were sorted under a low-power (50×) binocular microscope. When macrofossil remains of a particular taxon were too numerous to be easily counted ($N > 200$), 0.5 g of the subsample was extracted. Fossil pieces were then counted, and the total number of pieces was estimated from the total dry weight of the subsample (Lavoie & Payette 1995).

3.4.4 Aerial photograph analyses

The recent evolution of the Le Parc bog vegetation structure (open, forest) was classified using nine aerial photographs (1948, 1961, 1970, 1979, 1983, 1986, 1990, 1991, and 1995), and the EASI/PACE software (PCI Geomatics, Canada). Each aerial photograph was first digitized, registered in space and corrected to limit geometrical distortions. For the purpose of the classification, a supervised classification approach with a maximum likelihood classifier

was used (Campbell 1996). Two vegetation types that could be easily recognized on the photographs: forest (trees) and open (without trees) was utilized for the classification. For each photograph, the area covered by each vegetation type and the percentage of accurate pixel classification were obtained.

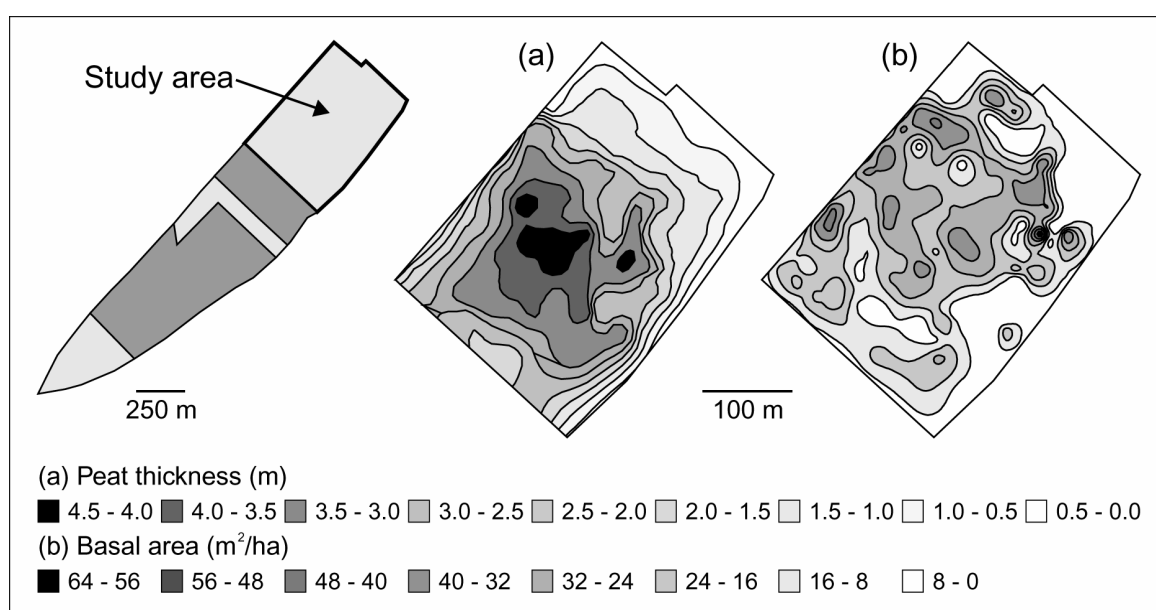
3.5 RESULTS

3.5.1 Floristic and physical characteristics

Open sites (CAC2, PAR1, PAR2, PAR3, TUF) have a basal area of trees much lower (Table 3.1) than that of forest sites (CAC1, PAR4, PAR5, PAR6). Forty-nine species of vascular and non-vascular plants were identified at the nine sampling sites. Six bog species (*Drosera rotundifolia* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Sphagnum angustifolium* (C. Jens.) C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., and *S. magellanicum* Brid.) were recorded only in open sites (Annexe 1). Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) was the main tree species of forest sites CAC1, PAR4, and PAR5. Black spruce dominated the forest cover of PAR6. Ericaceous shrubs (*Kalmia angustifolia* L., *Ledum groenlandicum* Oeder, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench) were abundant at all open sites. At forest sites, *Vaccinium angustifolium* Ait. was the most frequently sampled shrub species. *Sphagnum* species and *Pleurozium schreberi* dominated the moss cover of open and forest sites, respectively. Species richness was higher at the open (21-27) than at the forest (13-18) sites. More *Sphagnum* species were sampled at the open (4-5) than at the forest (0-1) sites. Shannon diversity index was also higher at the open (2.11-2.70) than at the forest (1.28-1.73) sites. The thickness of the peat deposit differed between sites (96-416 cm), but a thin or a thick peat deposit was not necessarily associated with an open site (Table 3.1). However, at the Le Parc bog, low basal area values for trees were located mainly at the edge of the fragment, *i.e.* where the peat deposit was thinner (Figure 3.2).

Table 3.1 Characteristics of sampling stations of the Cacouna, Le Parc and Coteau-du-Tuf peatlands.

Site	Total species	<i>Sphagnum</i> species	Shannon diversity index	Basal area (m ² /ha)	Mean peat thickness (cm ± SD; n = 9)
CAC1	17	1	1.73	79.5	207 ± 28
CAC2	25	4	2.20	1.7	416 ± 20
PAR1	24	5	2.11	0.5	375 ± 29
PAR2	22	5	2.70	0.6	135 ± 19
PAR3	21	5	2.40	1.9	96 ± 10
PAR4	13	1	1.71	29.0	378 ± 19
PAR5	18	1	1.71	29.1	176 ± 34
PAR6	15	0	1.28	35.4	170 ± 38
TUF	27	4	2.56	0.3	272 ± 23

**Figure 3.2** Spatial distribution of (a) peat thickness and (b) basal area of tree of the Le Parc bog fragment.

3.5.2 Dendrochronological analyses

The age structure of black spruce and jack pine populations were reconstructed only at sampling sites where at least ten individuals of the same species were sampled (Figure 3.3). At PAR4 and PAR5, the first jack pine individuals were established between 1940 and 1944. The establishment of black spruce at PAR3, PAR5, and PAR6 occurred after 1945. At CAC1, the first jack pines were established between 1925 and 1929. However, most individuals were established between 1945 and 1949.

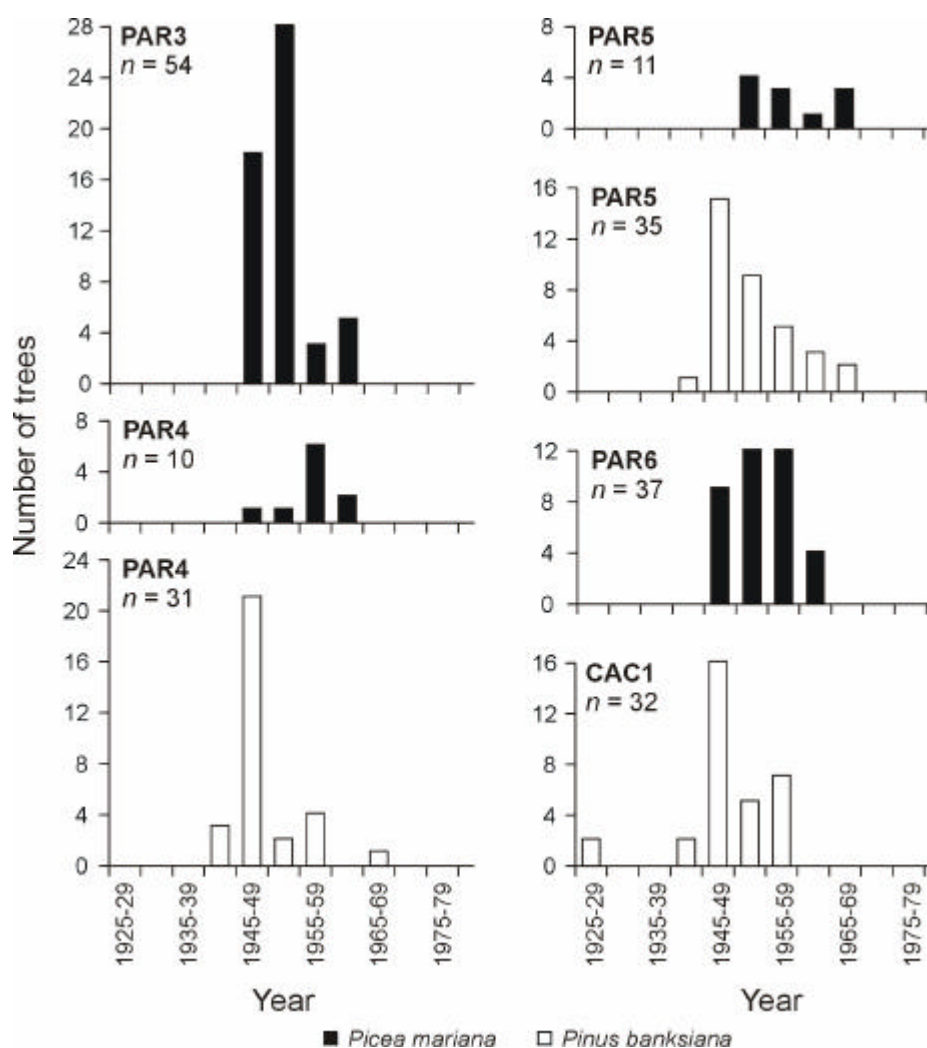


Figure 3.3 Age structure (5-year classes) of jack pine and black spruce populations.

3.5.3 Macrofossil analyses

Macrofossil analyses have shown three recent evolution patterns of vegetation in bog fragments, some of them apparently influenced by fire (Figure 3.4). At CAC1, PAR5, and PAR6, many more jack pine and black spruce macrofossils were present above the most recent charcoal layer than below. Furthermore, no *Sphagnum* remains were detected above this charcoal layer. The forest moss *Pleurozium schreberi* was also more abundant above the charcoal layer (PAR5 and PAR6). A similar phenomenon occurred at PAR4, but it was not possible to reconstruct the changes in the *Sphagnum* population because stems were too decomposed to be counted. At CAC2, the post-fire succession was different: *Sphagnum* remains were abundant on both sides of the charcoal layer, but black spruce remains almost completely disappeared above the charcoal layer, indicating the openness of the surrounding environment. Several dead tree stems have also been recovered at this site under the living *Sphagnum* mat. Finally, at TUF, PAR1, PAR2, and PAR3, the most recent fire did not have a major impact on the vegetation structure. Their structure remained open (< 200 macrofossils of tree species at each stratigraphical unit), and dominated by *Sphagnum* species. However, remains of ericaceous shrub species were more abundant in the post-fire environment.

3.5.4 Recent evolution of the vegetation structure of the Le Parc peatland

The accuracy of the aerial photograph classification covering the Le Parc fragment was over 90% in all cases except 1995 (74%). This photograph was not included in the analysis. The classification showed a gradual afforestation of the fragment after 1948 (Figure 3.5). In 1948, only 5% of the fragment was covered by a forest. More than 80% of the remnant had a forest vegetation structure in 1991. Consequently, 25 ha of open bog have been converted into forest bog since 1948, and mainly between 1948 and 1961.

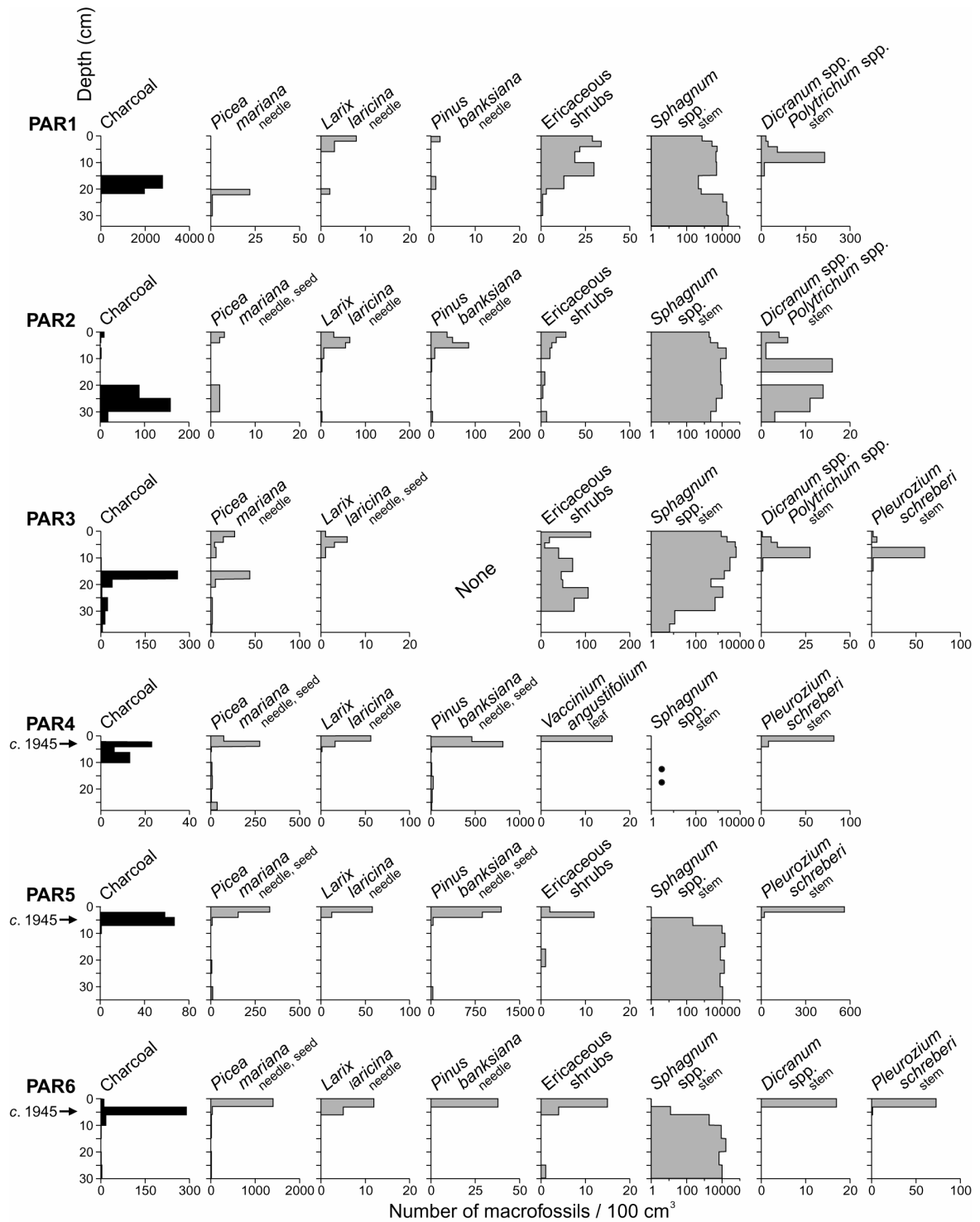


Figure 3.4 Macrofossil diagrams of surface peat layers (selected taxa). The scale varies according to species and sites; note the logarithmic scale for *Sphagnum* spp. (? , one piece only). Date of charcoal layer was estimated using tree population structures (see discussion for details).

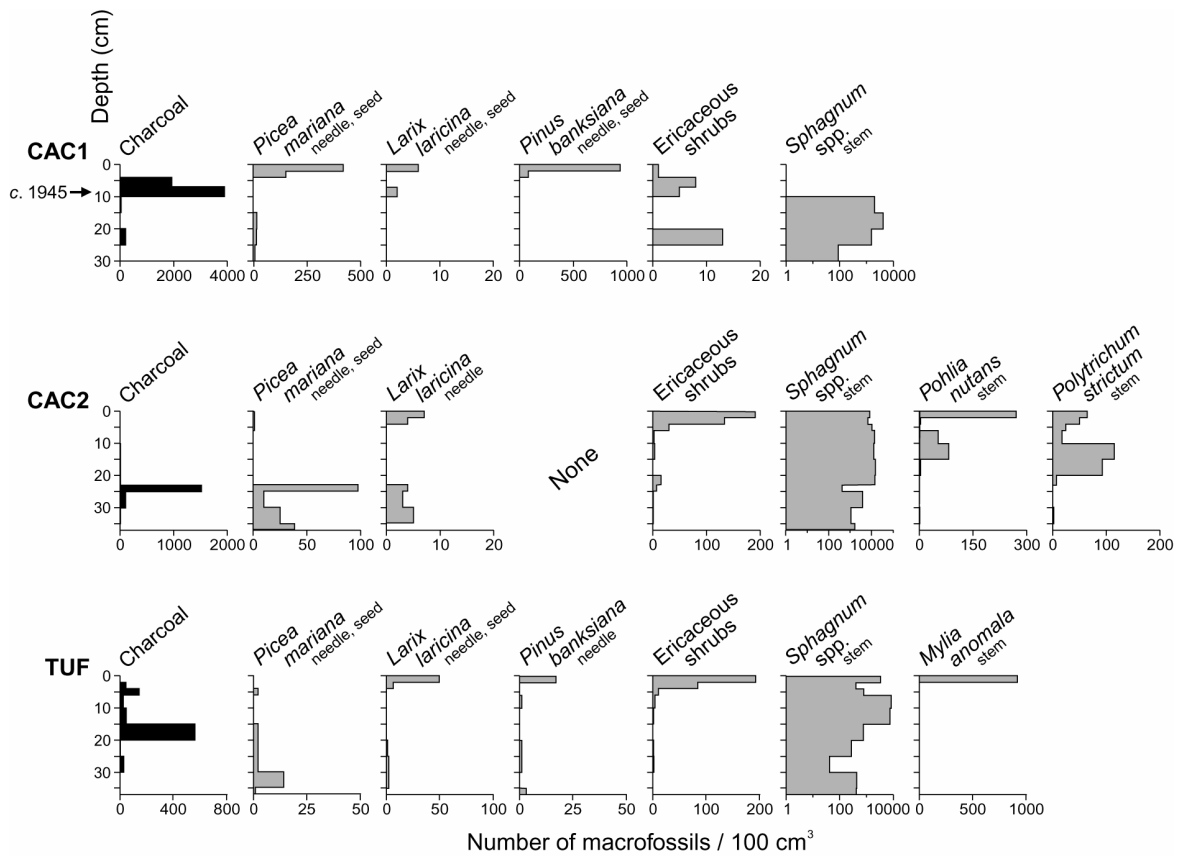


Figure 3.4 Concluded

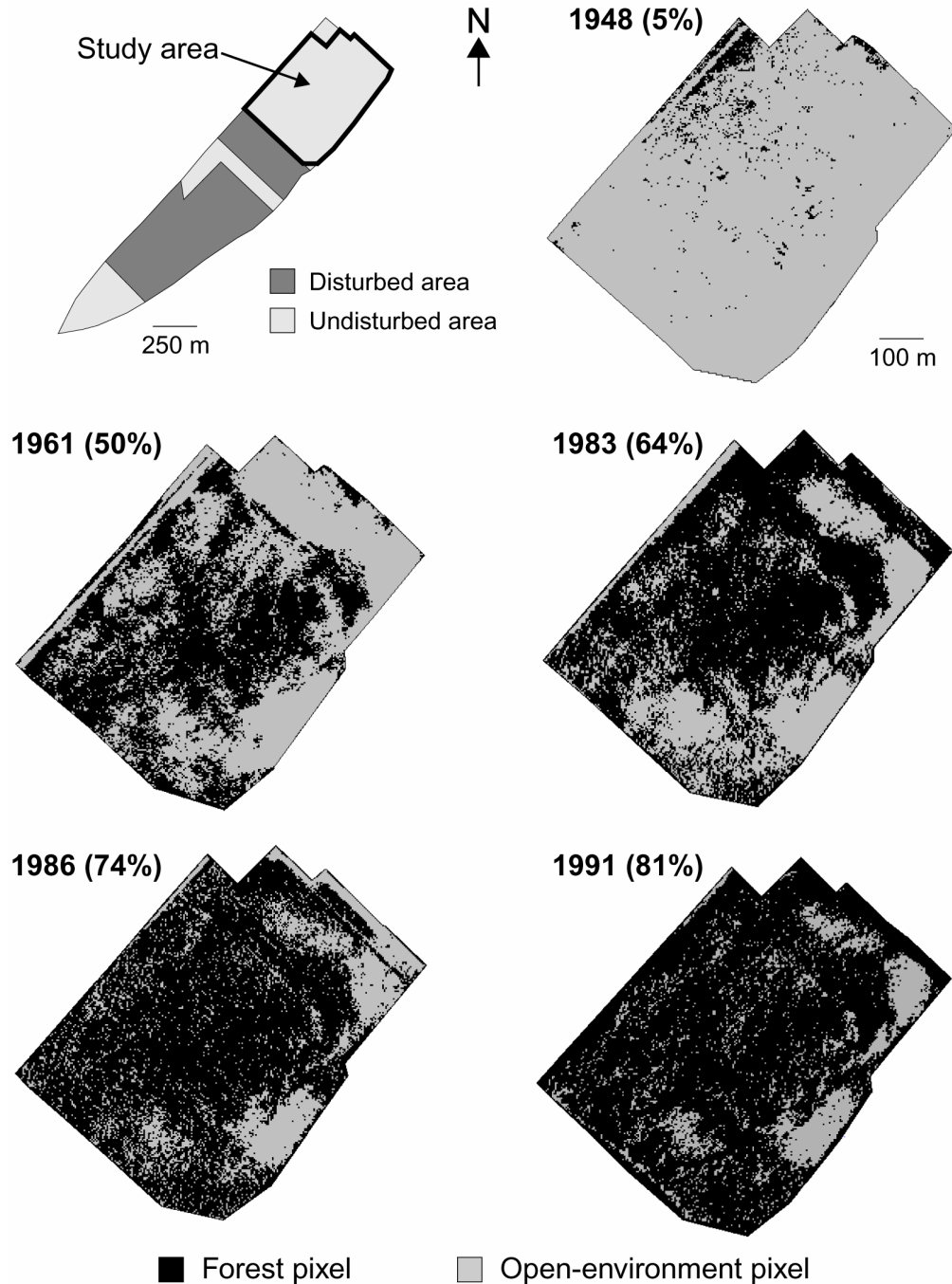


Figure 3.5 Spatiotemporal evolution of the forest cover of the Le Parc bog fragment. Except for 1948, only years in which an increase of forest cover $\geq 1\%$ between the year of aerial photograph and that of the previous photograph are shown. Percentage of forest pixels for each photograph is indicated.

3.6 DISCUSSION

Peatland fragments are dynamic ecosystems where vegetation communities are likely to change rapidly in a very short time period. In the Bas-Saint-Laurent region, many treeless fragments dominated by *Sphagnum* species have recently converted to forest sites with few *Sphagnum* species. This phenomenon occurred in the Cacouna and Le Parc peatlands, and seems widespread in the study area (S. Pellerin & C. Lavoie, unpublished data). Jack pine and black spruce are the main tree species contributing to the afforestation process. Macrofossil analyses have shown that these species, well adapted to post-fire regeneration, invaded the bogs following the most recent fire that burned these ecosystems. According to the population structure of trees (Desponts & Payette 1992; DesRochers & Gagnon 1997), these fires probably occurred in the 1940s in forest sampling sites (CAC1, PAR4, PAR5, PAR6).

Macrofossil and dendrochronological analyses suggest that peat mining activities were not the main factor responsible for the afforestation of peatland fragments. This is particularly obvious at the Le Parc bog where afforestation was initiated (1940-1944) well before the beginning of peat mining activities (1962). On the other hand, the isolation of the Bas-Saint-Laurent peatlands within an agricultural plain for more than 100 years may explain the afforestation process. Drainage of agricultural lands surrounding peatlands has probably had an impact on the water content of surface peat, especially at the edge of bogs where most fragments are located. A lowering of the water table increases the aeration of peat near the soil surface, which facilitates tree colonization (Boggie 1977; Pakarinen 1994; Laine *et al.* 1995a). Fires, possibly ignited by cinders from steam locomotives, may have accelerated the afforestation process by facilitating the spread of seeds of tree species with serotinous cones (black spruce, jack pine), populations of which are abundant in the Bas-Saint-Laurent peatlands (Gauthier & Grandtner 1975).

Not all fragments were converted into forest sites during recent decades. The small bog remnant of the Coteau-du-Tuf peatland remained open, although it is surrounded by drainage ditches and was disturbed by fire in the recent past. At CAC2, the site is more open today than it was before the most recent fire. Drainage and fire did not change the vegetation structure of the PAR1, PAR2, and PAR3 sampling sites. Why were these sites not recently invaded by

trees? Data collected in this study do not give any indication about factors preventing tree invasion, but it is possible that these sites were more humid than the others. A high peat water content facilitates post-fire *Sphagnum* regrowth, and significantly reduces the establishment and the growth of trees (Gauthier 1980; Gunnarsson & Rydin 1998). Further studies on hydrological characteristics of bog remnants and of unmined, control sites, are required to test this hypothesis.

Whatever the causes of the structural changes observed in bog remnants, our study shows that it is difficult to predict the evolution of their vegetation structure. Moreover, an open fragment may be rapidly converted into a forest bog without a *Sphagnum* cover. Open bogs are of particular interest for conservation because they are the first to be mined by the peat industry (higher peat quality, easier mining activities). For example, in the Rivière-du-Loup peatland (2 km south of Le Parc bog), only 23% of the 1000 ha of open bog remained unmined after only 60 years of peat mining activities (Desaulniers 2000). Open bogs have higher plant species diversity than forest bogs. They also have more typical-bog animal species and microhabitats favorable to insects than forest peatlands (Laine *et al.* 1995b; Calmé & Desrochers 1999; Lavoie 2001). Finally, they contain diaspores (*Sphagnum* stems) essential for mined bog restoration programs (Quinty & Rochefort 1997). Because most peatlands of the Bas-Saint-Laurent region are still affected by drainage and fires, it is probable that several open bog fragments will not maintain their treeless vegetation structure over a long period. Consequently, peatland fragments should not be considered as a solution to long-term conservation needs in southern Québec, at least not for plant and animal species of open bogs.

In the Bas-Saint-Laurent region where only small peatland fragments remain, bog remnants should nevertheless be conserved because they are the last examples of large ecosystems that were not disturbed in the recent past. However, in regions where the peat mining industry is expanding, the conservation of large natural sites would be preferable to scattered bog fragments (the current conservation measure). Large natural bogs are more likely to conserve their ecological integrity over a long period than bog remnants (Virolainen *et al.* 1998; Poulin *et al.* 1999). This implies that conservation programs should be planned with both a spatial and a temporal perspective in mind.

3.7 ACKNOWLEDGEMENTS

This research has been financially supported (grants to C. Lavoie) by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and by the Canadian peat moss industry (Association canadienne de mousse de tourbe Inc., Association des producteurs de tourbe du Québec Inc., Compagnie de tourbe Fafard Ltd., Fafard et frères Ltd., Groupe qualité Lamèque, La mousse acadienne, Premier Horticulture Ltd., Tourbières Berger Inc., Tourbières Lambert Inc., SunGro Horticulture Inc.). The Fonds pour la Formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR) and NSERC provided doctoral fellowships to S. Pellerin. We thank J. Bussi eres and K. Marcoux for field and laboratory assistance, M. Girard and J.-P. Lavall ee for their help with geographical information systems, N. Bhiry, R. Gauthier, A. Larouche and C. Roy for their help with macrofossil and moss identification, and A. Desrochers, M. Lavoie, and two anonymous reviewers for comments on an earlier draft.

3.8 REFERENCES

- Barber, K.E. (1993) Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **2**, 474-489.
- Birks, H.J.B. (1996) Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 89-98.
- Bitterlich, W. (1984) *The relascope idea: relative measurements in forestry*. Commonwealth Agricultural Bureau, Slough.
- Boggie, R. (1977) Water-table depth and oxygen content of deep peat in relation to root growth of *Pinus contorta*. *Plant and Soil*, **48**, 447-454.
- Bonham, C.D. (1989) *Measurements for terrestrial vegetation*. John Wiley & Sons, New York.
- Bunting, M.J., Morgan, C.R., Van Bakel, M. & Warner, B.G. (1998) Pre-European settlement conditions and human disturbance of a coniferous swamp in southern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, **76**, 1770-1779.

- Calmé, S. & Desrochers, A. (1999) Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia*, **118**, 361-370.
- Campbell, J.B. (1996) *Introduction to remote sensing*. 2nd ed. Taylor and Francis, London.
- Desaulniers, A.-S. (2000) *La fragmentation des tourbières : son impact sur l'évolution des communautés végétales*. M. ATDR thesis, Université Laval, Québec.
- Desponts, M. & Payette, S. (1992) Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, **70**, 1157-1167.
- DesRochers, A. & Gagnon, R. (1997) Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 1263-1267.
- Desrochers, A., Rochefort, L. & Savard, J.-P.L. (1998) Avian recolonization of eastern Canadian bogs after peat mining. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 989-997.
- Drayton, B. & Primack, R.B. (1996) Plant species lost in an isolated conservation area in metropolitan Boston from 1894 to 1993. *Conservation Biology*, **10**, 30-39
- Forman, R.T.T. (1995) *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fortin, J.-C. (1993) La population du littoral et celle du plateau. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 349-383. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Gauthier, R. (1980) *Les sphaignes et la végétation des tourbières du parc des Laurentides, Québec*. Ph.D. thesis, Université Laval.
- Gauthier, R. & Grandtner, M.M. (1975) Étude phytosociologique des tourbières du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Naturaliste canadien*, **102**, 109-153.
- Gibbs, J.P. (1993) Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland-associated animals. *Wetlands*, **13**, 25-31.

- Gunnarsson, U. & Rydin, H. (1998) Demography and recruitment of Scots pine on raised bogs in eastern Sweden and relationships to microhabitat differentiation. *Wetlands*, **18**, 133-141.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41-49.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999) Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, **87**, 73-84.
- Jacobson G.L., Almquist-Jacobson, H. & Winne, J.C. (1991) Conservation of rare plant habitat: insights from the recent history of vegetation and fire at Crystal Fen, northern Maine, USA. *Biological Conservation*, **57**, 287-314.
- Laine, J., Vasander, H. & Laiho, R. (1995a) Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 785-802.
- Laine, J., Vasander, H. & Sallantausta, T. (1995b) Ecological effects of peatland drainage for forestry. *Environmental Reviews*, **3**, 286-303.
- Lavoie, C. (2001) Les arthropodes. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 175-180. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Lavoie, C. & Payette, S. (1995) Analyse macrofossile d'une pale subarctique (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, **73**, 527-537.
- Lavoie, C. & Rochefort, L. (1996) The natural revegetation of a harvested peatland in southern Québec: a spatial and dendroecological analysis. *Écoscience*, **3**, 101-111.
- Lavoie, C. & Saint-Louis, A. (1999) The spread of gray birch (*Betula populifolia* Marsh.) in eastern Québec: landscape and historical considerations. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 859-868.

- Magsalay, P., Brooks, T., Dutson, G. & Timmins, R. (1995) Extinction and conservation on Cebu. *Nature*, **373**, 294.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Newmark, W.D. (1995) Extinction of mammal populations in Western North American national parks. *Conservation Biology*, **9**, 512-526.
- Pakarinen, P. (1994) Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **20**, 173-183.
- Poulin, M., Rochefort, L. & Desrochers, A. (1999) Conservation of bog plant species assemblages: assessing the role of natural remnants in mined sites. *Applied Vegetation Science*, **2**, 169-180.
- Quinty, F. & Rochefort, L. (1997) Plant reintroduction on a harvested peat bog. *Northern forested wetlands: ecology and management* (eds C.C. Trettin, M.F. Jurgensen, D.F. Grigal, M.R. Gale & J.K. Jeglum), pp. 133-145. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, **5**, 18-32.
- Semlitsch, R.D. & Bodie, J.R. (1998) Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation Biology*, **12**, 1129-1133.
- Shafer, C.L. (1995) Values and shortcomings of small reserves. *BioScience*, **45**, 80-88.
- Thibault, J.J. (1998) *Lignes directrices sur l'exploitation des tourbières au Nouveau-Brunswick*. Ministère des Ressources naturelles et de l'énergie du Nouveau-Brunswick, Division des ressources minières et de l'énergie, Fredericton.
- Turner, I.M., Chua, K.S., Ong, J.S.Y., Soong, B.C. & Tan, H.T.W. (1996) A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. *Conservation Biology*, **10**, 1229-1244.

- Turner, I.M. & Corlett, R.T. (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 330-333.
- Violainen, K.M., Suomi, T., Suhonen, J. & Kuitunen, M. (1998) Conservation of vascular plants in single large and several small mires: species richness, rarity and taxonomic diversity. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 700-707.

Chapitre IV

Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: a paleoecological study³

³ Pellerin, S. & Lavoie, C. (2003) Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: a paleoecological study. *Écoscience*, **10** (sous presse).

4 RECENT EXPANSION OF JACK PINE

4.1 ABSTRACT

Jack pine colonization and expansion in ombrotrophic peatlands of the Bas-Saint-Laurent region, southeastern Québec, was analyzed using macrofossil and dendrochronological analyses. During the last 80 years, and mainly between 1920 and 1945, several open peatlands dominated by *Sphagnum* species were invaded by jack pine following a fire event. This phenomenon appears to have no precedent over the last 8900 years, at least in one of the study sites. Fires triggered the expansion by eliminating the *Sphagnum* mat and spreading thousands of pine seeds released by a few individuals. While fires contributed to the expansion of pines in bogs, this phenomenon may have been facilitated by a drier-than-average climatic period during the first part of the 20th century. The fact that dense jack pine stands are now growing on thick organic deposits indicates that this species has a wider ecological tolerance than previously known, and/or that the Bas-Saint-Laurent bogs have recently undergone major ecological and hydrological changes favouring the growth of non-bog species.

4.2 RÉSUMÉ

Les patrons de colonisation et d'expansion du pin gris dans les tourbières du Bas-Saint-Laurent (sud-est du Québec) ont été analysés à l'aide d'analyses macrofossiles et dendrochronologiques. Au cours des 80 dernières années, et principalement entre 1920 et 1945, plusieurs tourbières ouvertes dominées par les sphaignes ont été envahies par le pin gris à la suite d'un feu. Ce phénomène semble être un événement sans précédent, du moins dans l'un des sites à l'étude, au cours des 8900 dernières années. Le feu a favorisé l'expansion du pin gris en éliminant le tapis de sphaignes et en permettant la dissémination des graines de pin. Une période climatique plus sèche que la normale au début du 20^e siècle a pu faciliter le phénomène. La présence de peuplements denses de pin gris sur dépôt organique épais indique que cette espèce peut coloniser un éventail plus large d'habitats potentiels ou encore que les tourbières du Bas-Saint-Laurent ont subi récemment d'importants changements écologiques et hydrologiques favorisant la croissance d'espèces que l'on ne trouve pas habituellement dans les tourbières.

4.3 INTRODUCTION

The distribution of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) in Canada roughly corresponds to the area occupied by the fire-prone boreal forest (Rudolph & Laidly 1990). Its range extends from Nova Scotia to Alberta, and north to the Mackenzie River valley in the Northwest Territories (Majcen *et al.* 1980; Farrar 1996). Jack pine is well adapted to post-fire regeneration because its serotinous cones enclose a large number of seeds, which are released after intense fire events (Beaufait 1960; Cayford *et al.* 1967; Rowe & Scotter 1973; Cayford & McRae 1983). Fire eliminates competitors and prepares a suitable seedbed by burning the organic soil layer and exposing mineral soil (Critchfield 1985; Thomas & Wein 1985; Chrosciewicz 1990). Jack pine is primarily found on podzolic soils (Cayford *et al.* 1967). It grows best on well-drained loamy sands, but it is also found on very dry sandy or gravelly soils (Kenkel 1986; Rudolph & Laidly 1990). This tree species grows poorly on waterlogged organic soils (Janssen 1967; Rudolph & Laidly 1990). However, recent vegetation surveys conducted in the Bas-Saint-Laurent region, southeastern Québec (Figure 4.1), have shown that dense jack pine stands (60 to 100% dominance) are widespread in ombrotrophic peatlands (S. Pellerin, D. Lachance & C. Lavoie, unpublished data).

The presence of dense jack pine stands in ombrotrophic peatlands appears to be unusual, at least in Québec. Few botanists have mentioned its occurrence in such ecosystems (Lafond & Ladouceur 1968; Gauthier & Grandtner 1975; Lallier 2000; Muller 2001). Furthermore, neither paleoecological analyses conducted in the present range of the species in Québec (Garneau 1987; Lavoie *et al.* 2001; Muller 2001), nor those conducted in its previous range (Larouche 1979; Lavoie *et al.* 1995; Lavoie & Richard 2000ab) have revealed a historical presence of jack pine stands in peatlands.

In this study, the historical pattern of jack pine colonization was analyzed in the peatlands of the Bas-Saint-Laurent region. Our objectives were to reconstruct the history of jack pine stands in peatlands, and determine which factors could have had favoured their establishment and expansion. To achieve our objectives, we studied nine jack pine stands in six peatlands using plant macrofossil and dendrochronological analyses. We hypothesized that: (i) the establishment of jack pine in the peatlands of the Bas-Saint-Laurent region is a recent phenomenon (less than 100 years); (ii) fire accelerated the jack pine invasion process; and (iii)

peat drainage induced by human activities facilitated the establishment and survival of jack pine.

4.4 MATERIAL AND METHODS

4.4.1 Study area

The study area is a narrow (12 km), low-altitude (< 170 m) strip of sand, silt and clay surficial marine deposits (Fulton 1995) located between the settlements of Rivière-du-Loup and L'Isle-Verte in the Bas-Saint-Laurent region, southeastern Québec, Canada (Figure 4.1a). It is an agricultural plain (245 km²) bordered on the northwest by the St. Lawrence River and on the southeast by the Rivière Verte. The region was deglaciated about 12 000 years BP, but was then submerged by the Goldthwait Sea (Dionne 1977). The vegetation cover was established about 9500 years BP, shortly after marine regression, and the modern vegetation developed after 8000 years BP (Richard *et al.* 1992). On mesic and xeric sites, modern vegetation is characterized by sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.) and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) forests (Grondin 1996). Jack pine typically occurs as isolated clumps on open rocky sites (Blouin 1970; Garneau 1984). Large ombrotrophic peatlands are common in wet depressions, and are dominated by black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), ericaceous shrubs and *Sphagnum* species (Gauthier & Grandtner, 1975).

The original forest cover of the study area was almost completely cleared during the 19th century. Until recently, peatlands were one of the last ecosystems undisturbed by human activities (Fortin 1993). Nevertheless, between 1930 and 2000, 62% of the total area covered by bogs (4829 ha) was reclaimed (S. Pellerin, unpublished data). Peat extraction for horticultural use (84% of the disturbed area), logging (9%) and farming (4%) were the main anthropogenic activities in these peatlands.

The regional climate is wet and continental. Data from the meteorological station of Saint-Arsène, located in the study area, indicate that the mean annual temperature is 3°C. January is the coldest month (mean temperature: -12°C) and July, the warmest month (mean

temperature: 18°C). The mean annual precipitation is 924 mm, 27% of which falls as snow (Environnement Canada 1993).

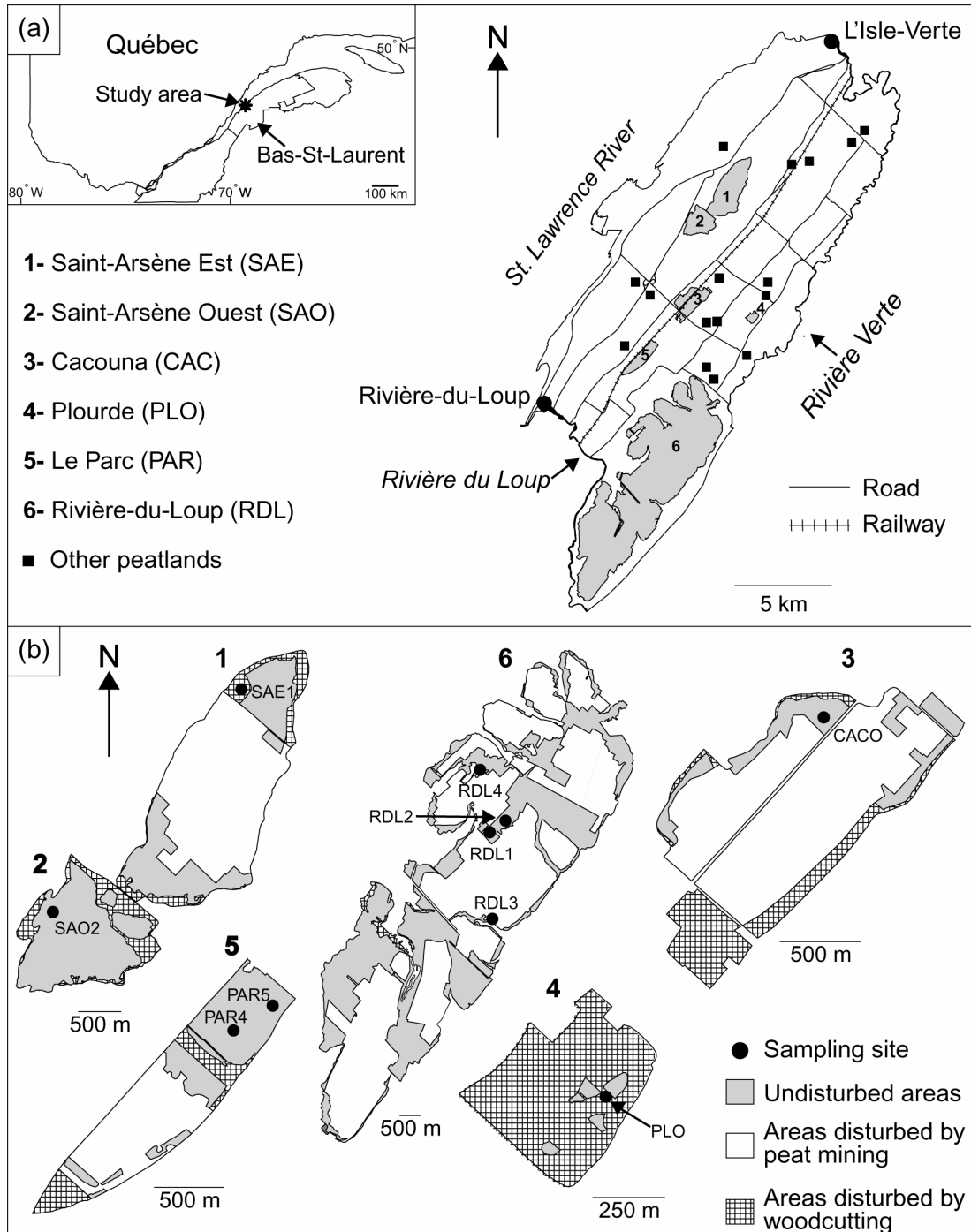


Figure 4.1 (a) Study area and location of peatlands. (b) Location of jack pine sampling stations and spatial distribution of anthropogenic disturbances in studied bogs.

4.4.2 Field sampling

To locate jack pine stands, we surveyed tree populations of all bogs ($N = 22$) of the study area (Figure 4.1a). The most recent (1995) aerial photograph (1: 15 000) covering each peatland was digitized, registered in space, and corrected to limit geometrical distortions using Geographic Transformer software (Blue Marble Geographics, USA). Corrected photographs were integrated in a GIS using MapInfo Professional software (MapInfo Corporation, USA). The area of each peatland was delineated, and a grid of sampling stations located 50 m apart was then superimposed on the peatland polygon. The latitude and longitude of each sampling station were obtained with the GIS. Stations were located in the field during the summer of 1999 using a global positioning system receiver. For each station, we visually described the vegetation (dominant tree species, vegetation structure, tree density), and noted if there was any woodcutting evidence or fire scars on the trees. For the large Rivière-du-Loup peatland (3375 ha), we used a detailed vegetation cover map (Gauthier 1967) to locate jack pine stands.

We identified twelve large jack pine stands within nine peatlands. Three stands were rejected for sampling because they were too severely damaged by forestry practices. Therefore, we sampled nine stands located within six different peatlands (Table 4.1 and Figure 4.1b). The total area of each peatland ranged from 23 to 3375 ha, but their undisturbed areas were much smaller, ranging from 1 to 1250 ha (Figure 4.1b). Le Parc bog (PAR) was mined for the production of horticultural peat between 1962 and 1967, Cacouna bog (CAC) from 1942 to 1975 and from 1983 to 1989, while the Rivière-du-Loup (RDL) and Saint-Arsène Est (SAE) sites have been mined since 1939 and 1959, respectively (Lavoie & Saint-Louis 1999). However, in the Rivière-du-Loup bog, only a small area located south of the RDL3 stand was mined before 1960. The mining activities near the three other stands began between 1961 and 1963 (Desaulniers 2000). Logging was the main activity damaging Plourde (PLO) and Saint-Arsène Ouest (SAO) bogs between 1932 and 1948, and between 1970 and 1986, respectively.

Table 4.1 Location of jack pine stands and year of the beginning of peat mining activities within each bog.

Site	Longitude (N)	Latitude (W)	Altitude (m)	Beginning of peat mining activities
RDL1	47° 49' 19"	69° 28' 34"	100	1939
RDL2	47° 49' 42"	69° 28' 12"	100	1939
RDL3	47° 48' 11"	69° 28' 38"	102	1939
RDL4	47° 50' 06"	69° 28' 41"	98	1939
PLO	47° 53' 14"	69° 24' 31"	140	-----
PAR4	47° 52' 21"	69° 28' 48"	72	1962
PAR5	47° 52' 25"	69° 28' 37"	72	1962
SAE1	47° 57' 22"	69° 25' 20"	50	1959
SAO1	47° 56' 02"	69° 27' 02"	54	-----
CAC1	47° 54' 16"	69° 27' 27"	82	1942

A 400-m² quadrat was delineated inside each jack pine stand (Le Parc bog was sampled in two different locations). We visually described the vegetation cover (tree species, presence of dead trees), counted every living jack pine individuals located inside the quadrat and measured their DBH. We cored a maximum of 50 stems (randomly chosen) as close as possible to the collar using an increment borer. DBH values were used to calculate the basal area occupied by jack pine.

At each sampling station, peat thickness was estimated using an iron rod driven into the soil every 10 m along three transects (20-m long, 10-m apart). A peat monolith (15 x 15-cm wide, 20 to 35-cm deep) was extracted at the center of each quadrat in order to reconstruct the recent history of jack pine stands using plant macrofossil analyses. Furthermore, to have a longer historical perspective on the presence of jack pine in peatlands, a peat core (394-cm long) was extracted from Le Parc bog (near PAR4 sampling station) using a side-wall peat corer (Jowsey 1966). Le Parc bog was selected because it supports the largest jack pine stand and has the thickest peat deposit.

4.4.3 Dendrochronological analyses

Tree cores were dried, finely sanded, and the tree rings were counted under a low-power (50x) binocular microscope. On the cores without pith, we estimated the distance separating the innermost ring to the pith by fitting a circular template on the innermost ring and determining the diameter of the circle that best fitted the curvature of that ring (Conkey *et al.* 1995). We then estimated the number of missing rings using an age-diameter relationship established with cores having pith. Only cores where the pith was present, or with less than five estimated missing rings, were used to construct the age structure of each stand.

4.4.4 Plant macrofossil analyses

Surface peat monoliths were subsampled (100 cm³) at levels 0-2, 2-4, 4-6 and 6-10 cm (depths below the soil surface), and subsequently by contiguous 5-cm thick slices along the peat section. Macrofossil analyses of the Le Parc peat core were conducted on 2-cm segments for the upper 20-cm section and then on 2.5-cm segments along the core. Subsamples were washed through a series of sieves (2, 1 and 0.5 mm meshes), and the remaining fractions were air-dried to prevent fungal contamination (Wohlfarth *et al.*, 1998). Macroscopic remains (vascular plant, moss, and charcoal pieces) were sorted under a low-power (50x) binocular microscope. When macrofossil remains of a particular taxon were too numerous to be easily counted ($N > 200$), 0.5 g of the subsample was extracted. Fossil pieces were then counted, and the total number of pieces was estimated from the total dry weight of the subsample (Lavoie & Payette 1995). Accelerator mass spectrometry dating was carried out on plant material extracted from subsamples 240-242.5 cm (fen-bog transition) and 390-394 cm (basal peat sample) of the Le Parc peat core.

4.4.5 Recent fire and climate history

No fire scar was found; recent fire events were detected by charcoal layers located less than 10 cm below the soil surface. Interviews were conducted with the owners of each site to estimate the year of the most recent fire event. In order to detect whether the climate could have had an influence on jack pine establishment in bogs, we carefully examined the climatic data available (1913-1995) from the La Pocatière meteorological station, located 60 km

southwest of the Rivière-du-Loup bog (Environnement Canada, unpublished data). Data from Saint-Arsène station were not used because the record was much shorter and incomplete. Only annual precipitation data are presented in this study.

4.5 RESULTS

4.5.1 Characteristics of jack pine stands

The basal area and the density of jack pine stems varied greatly among the stands (Table 4.2). The basal area ranged from 7.5 to 75.1 m²/ha and the pine density from 1125 to 3275 stems/ha. No jack pine seedling or sapling (a tree smaller than 1 m) was found. The mean thickness of the peat deposit differed greatly between sites (101-378 cm). Finally, there is no relationship between the peat deposit thickness and the basal area ($P = 0.294$) or the tree density ($P = 0.516$).

Table 4.2 Characteristics of jack pine stands.

Site	Mean peat thickness (cm \pm SD; $n = 9$)	Basal area (m ² /ha)	Density (stems/ha)
RDL1	179 \pm 20	33.5	2000
RDL2	242 \pm 28	25.3	1125
RDL3	101 \pm 33	47.5	1575
RDL4	272 \pm 19	26.0	3275
PLO	186 \pm 28	39.3	2350
PAR4	378 \pm 19	25.8	2300
PAR5	176 \pm 34	26.4	2350
SAE1	209 \pm 20	7.5	1450
SAO1	272 \pm 10	8.4	1450
CAC1	207 \pm 28	75.1	1825

4.5.2 Age structure of jack pine stands

All pine stands were less than 80 years old. At Rivière-du-Loup bog, the first jack pines established between 1921 and 1944 (Figure 4.2). At RDL3, more than 80% of individuals

appeared between 1945 and 1949. At PLO, the first pine established in 1924, followed by a massive recruitment six years later. At Le Parc bog, the first individuals established in 1943 and 1944. In both stands, a massive establishment occurred less than two years later. The SAE1 stand, where most of the trees established between 1967 and 1974, is the youngest stand. At SAO1, while the first tree established in 1943, most individuals established between 1945 and 1949. At CAC1, the first pine established in 1927, but most individuals established between 1945 and 1949.

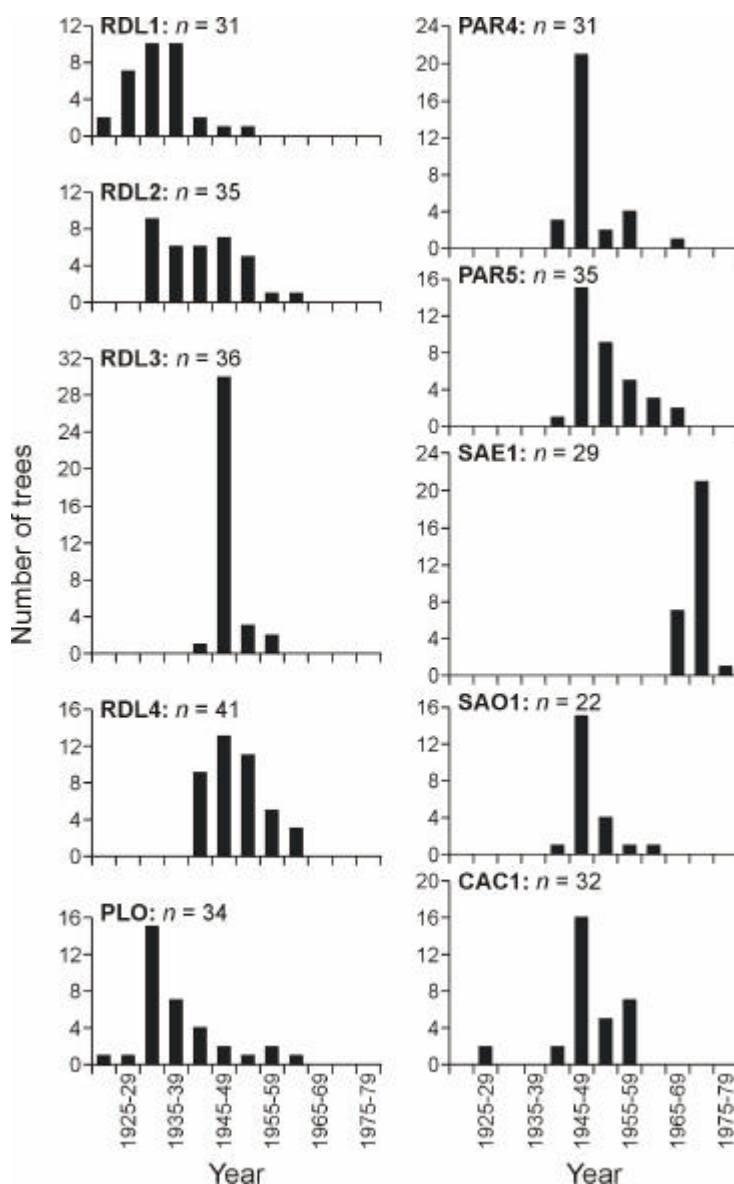


Figure 4.2 Age structure (5-year classes) of jack pine stands.

4.5.3 Plant macrofossil analyses

Plant macrofossil analyses showed that a similar pattern of vegetation change recently occurred at each study site (Figure 4.3). Black spruce and especially jack pine macrofossils are much more abundant above than below the most recent charcoal layer: 98.6% of pine macrofossils were recovered above the charcoal layer. At RDL2, RDL3, RDL4 and SAO1 we found charred needles of jack pine in the most recent charcoal layer, indicating that there was at least one jack pine at those sites when fire events occurred. The sites hold few or no *Sphagnum* remains above the most recent charcoal layer. The decrease of *Sphagnum* macrofossils was not detected at PAR4 because the organic material was too decomposed to allow *Sphagnum* stems to be counted. The forest mosses *Pleurozium schreberi* (RDL2, RDL4, PLO, PAR4, PAR5, SAO1), *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. (SAO1) and *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. (RDL1) were more abundant above than below the most recent charcoal layer. An increase in the number of macrofossils of ericaceous shrub species (especially *Kalmia angustifolia*, *Ledum groenlandicum*, *Rhododendron canadense* (L.) Torr., *Vaccinium angustifolium*) was also found in the post-fire environment at most sites. Leatherleaf (*Chamaedaphne calyculata*), a shade-intolerant species (Marie-Victorin 1995), disappeared in the upper layers of the peat deposits at RDL1, RDL3, PLO, SAE1 and SAO1. Interviews indicated that at PLO and SAO peatlands, the most recent fire occurred around 1930 and 1940, respectively. The cause of the fires was unknown for all but one of the study sites: at SAO it was accidentally ignited by man.

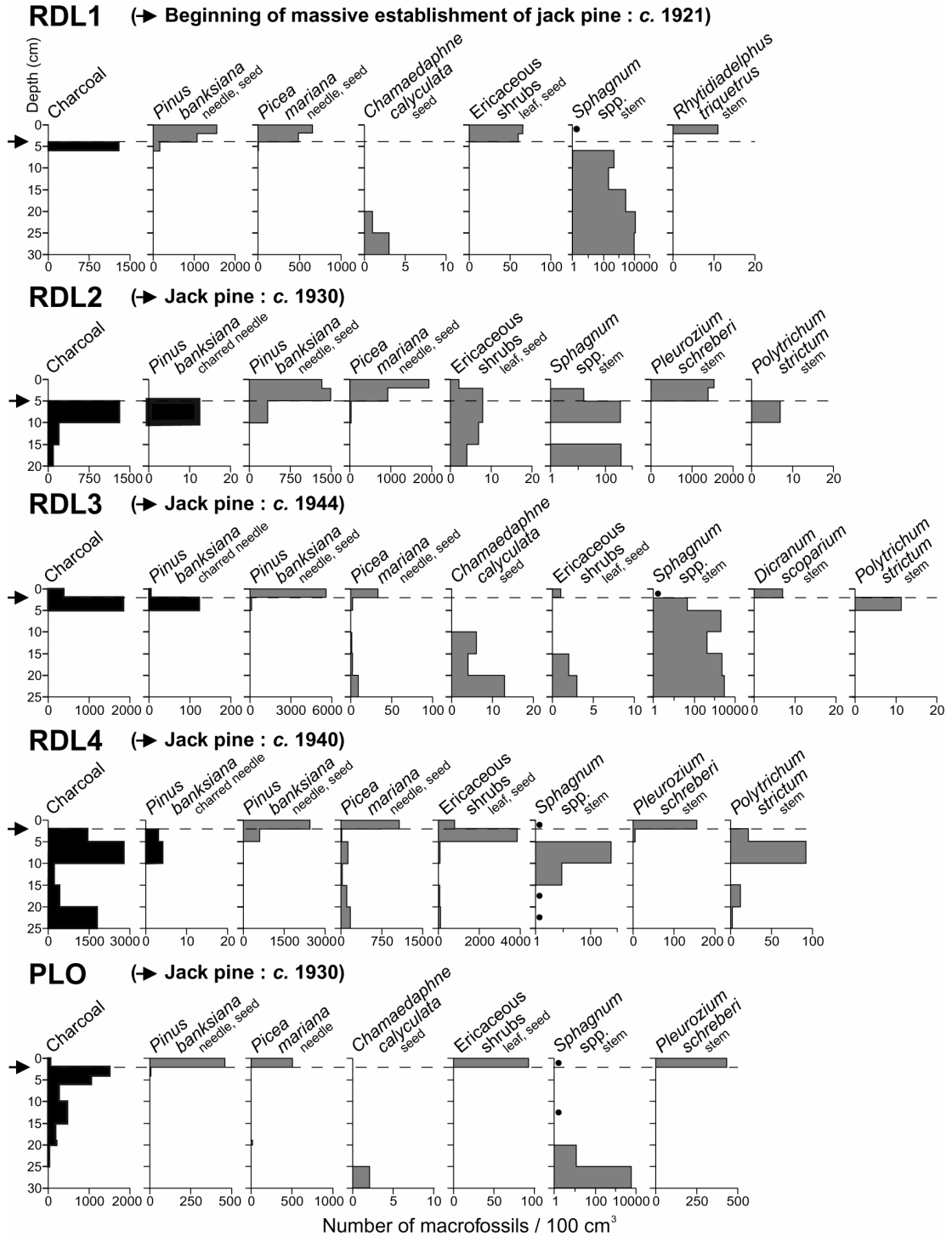


Figure 4.3 Macrofossil diagrams of surface peat layers (selected taxa). The scale varies according to species and sites; note the logarithmic scale for *Sphagnum* spp. (? , one piece only). Arrow and dotted line indicate the beginning of the massive establishment of jack pine during the 20th century.

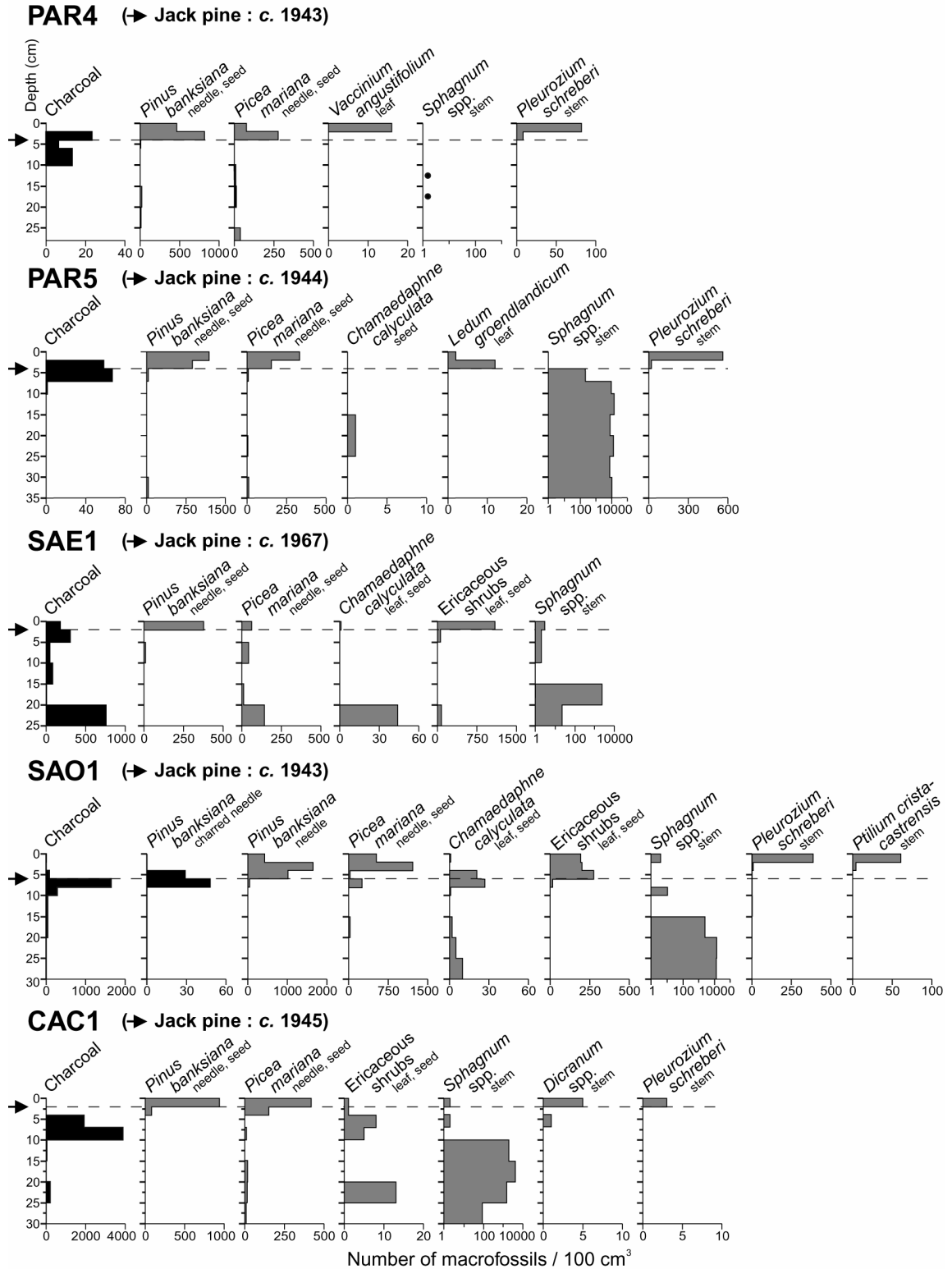


Figure 4.3 Concluded

Peat accumulation at Le Parc bog initiated *c.* 8890 years BP (Figure 4.4). Changes in the species composition in the peat profile indicate two main developmental stages. During the Stage I local conditions were minerotrophic, and the peat was mainly composed of remains of Cyperaceae, tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) and *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. At least three fire events occurred during this stage. Transition between Stage I and Stage II (6610 years BP) is characterized by an increase of *Sphagnum* remains and a decrease of Cyperaceae and tamarack macrofossils. Local conditions became ombrotrophic. Stage II was subdivided in three substages: Substage IIa, dominated by black spruce and *Sphagnum* remains, Substage IIb, characterized by the scarcity of black spruce remains, and Substage IIc, characterized by a major increase of jack pine, black spruce and *Pleurozium schreberi* remains, just above the most recent charcoal layer. Although occasionally present in some subsamples of macrofossil substages I, IIa and IIb, jack pine remains were very rare below the most recent charcoal layer.

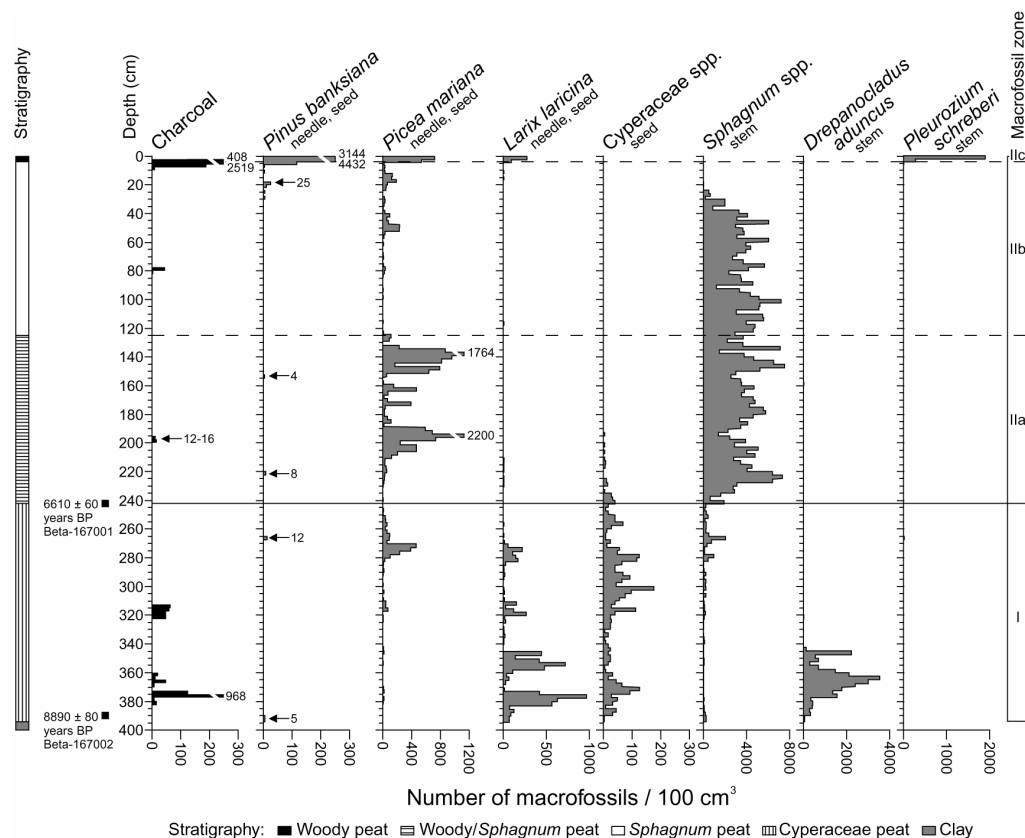


Figure 4.4 Macrofossil diagram (selected taxa) of Le Parc bog.

4.5.4 Climate history

While the climate of the La Pocatière area during the last 80 years was characterized by dry and wet periods, no long-term trend in the precipitation record was noticeable (Figure 45). Drier-than-average climatic periods were recorded from 1913 to 1935, in the 1960s and in the 1980s. Wetter periods occurred around 1940, at the beginning of the 1950s and during the 1970s. The establishment of jack pine at RDL1, RDL2, PLO and SAE1 occurred during drier climatic periods (1913-1935 and 1960-1970), while at RDL3, RDL4, PAR4, PAR5, SAO1 and CAC1, the establishment coincided with a wetter climatic period (beginning of 1940s).

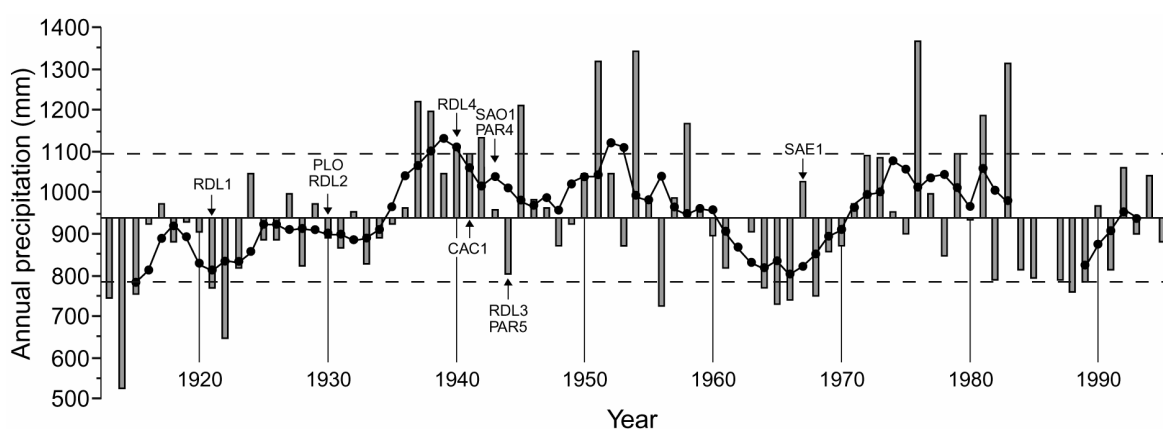


Figure 4.5 Reconstruction of the climatic anomalies between 1913 and 1995 at La Pocatière meteorological station. Horizontal line: mean value (1913-1995). Dotted lines: Standard deviation. Vertical bars: precipitation value. Solid line: five-year running mean. Missing value: 1986. The approximate year of establishment of each jack pine stands is indicated by arrows.

4.6 DISCUSSION

4.6.1 Jack pine stand characteristics and establishment

Compared to other jack pine populations located in the southern (Conkey *et al.* 1995), central (Béland & Bergeron 1993) and northern (Despots & Payette 1992) part of the species range in eastern North America, the jack pine stands of the Bas-Saint-Laurent peatlands are rather dense with a high basal area. The establishment of large jack pine stands in ombrotrophic peatlands of the Bas-Saint-Laurent region is a recent phenomenon initiated during the 20th century. Macrofossil and dendrochronological analyses showed that during the

last 80 years, and mainly between 1920 and 1945, open peatlands dominated by *Sphagnum* species were invaded by jack pine following the most recent fire event. A close examination of aerial photographs taken in 1929 supports this interpretation, since no evidence of a dense forest cover was detectable at the location of sampling stations. The presence of a dense jack pine stand appears to be a unique event in the c. 8900 year-long history of the Le Parc bog. However, the presence of charred pine needles in several surface peat monoliths indicates that some jack pine individuals were growing in the peatlands when these fires occurred, suggesting that the present-day population originated from seeds released by few individuals.

4.6.2 Causes of the recent jack pine expansion

4.6.2.1 Fire

Our macrofossil data indicate that jack pine invaded the bogs following the most recent fire that burned these ecosystems. Several studies have shown that fire has usually few long-term impacts on the vegetation and habitat structure of ombrotrophic peatlands (Damman 1977; Jasieniuk & Johnson 1982; Foster & Glaser 1986; Kuhry 1994; Lavoie *et al.* 2001). In Canada, the most important change reported in a bog after a fire event is a slight increase in the cover of some mosses (*e.g.* *Polytrichum strictum* Brit.) and ericaceous shrubs (Jasienuk & Johnson 1982; Foster & Glaser 1986; Khury 1994). Although fires are not essential to maintain a treeless environment in ombrotrophic peatlands (Klinger 1996), fires in bogs kill trees, which results in a higher water table favouring the growth of *Sphagnum* mosses (Damman 1977; Chambers 1997). Tree seedlings established in a *Sphagnum*-dominated environment have few chances to survive because they are rapidly overgrown by *Sphagnum* mosses (Gauthier 1980; Ohlson & Zackrisson 1992; Gunnarsson & Rydin 1998, Ohlson *et al.* 2001). Although fires have certainly accelerated the afforestation process in the Bas-Saint-Laurent peatlands by facilitating the spread of jack pine seeds and preparing a seedbed favourable for seed germination and seedling establishment, it is unlikely that fire alone can explain the recent jack pine expansion. For instance, in the Le Parc bog several fires were recorded during its 8900 year-long history, but none, except the most recent one, was followed by a massive establishment of jack pine.

4.6.2.2 Drainage

In Europe and North America, the recent afforestation of peatlands is often associated with human activities (Jacobson *et al.* 1991; Bunting *et al.* 1998; Frankl & Schmeidl 2000; Freléchoux *et al.* 2000). For example, Freléchoux *et al.* (2000) linked the recent development of pinewoods in a bog of the Jura Mountains (Switzerland) to drainage associated with the peat-cutting industry. Drainage lowers the water table which improves the aeration of the upper peat layers and increases soil temperature and nutrient availability (Hillman 1992; Pakarinen 1994; Silins & Rothwell 1999). Those changes in edaphic conditions facilitate the survival and the growth of trees in peatlands (Lees 1972; Lieffers & Rothwell 1986; Macdonald & Yin 1999).

Are the Bas-Saint-Laurent peatlands affected by drainage resulting from human activities? There is little doubt that their hydrology has been altered (Van Seters & Price 2001) since most bogs are either mined and dissected by drainage ditches. However, peat mining activities, which are responsible for the development of drainage ditch networks in most of the bogs studied, started after the beginning of the pine invasion at RDL1, RDL2, RDL4, PAR4 and PAR5. At CAC1, the establishment of the pine stand occurred at approximately the same time as the beginning of mining activities, but the drainage ditches present at that time were located far from the stand studied in this paper. Furthermore, the SAO and PLO sites have never been mined. In 1929 and 1948 (years corresponding to the oldest aerial photographs in the study area), all study sites were located 70 to 500 m from the closest drainage ditch. Since most of the drying effect associated with a drainage ditch occurs within 25-m (Hillman 1992; Rothwell *et al.* 1996; Prévost *et al.* 1997; Silins & Rothwell 1999), drainage ditches should have only had a minor impact on the hydrology of the study sites when jack pine established (before 1945 at all sites, except SAE1).

4.6.2.3 Climate

In Europe, Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) colonization in peatlands during the Holocene epoch was ascribed to warmer and/or drier climatic periods (Birks 1975; Pears 1975; Bridge *et al.* 1990; Gear & Huntley 1991; Pilcher *et al.* 1995). Dry climatic conditions lowered the

water table and enabled pine seedlings to colonize peat surfaces. Pine colonization usually stopped after bog-surface moisture increased (Chambers 1997).

The relationship between pine colonization and climate is unclear in the Bas-Saint-Laurent region. Some stands established during drier periods, while others established during wetter periods. However, it should be noted that eight of the nine pine stands established before 1945, thus during or just after a long climatic period (from *c.* 1913 to 1935) with precipitations lower than average. Furthermore, tree ring counts at ground level usually underestimate the year of establishment of tree stands due to missing or partially formed growth rings, and because the real tree collar is often buried in the peat or misidentified (DesRochers & Gagnon 1997; Parent *et al.* 2000). Consequently, it is likely that the establishment of the five pine stands estimated between 1940 and 1944 occurred earlier, *i.e.* during the 1913-1935 climatic period. Additional sampling of 254 trees at Le Parc bog (C. Lavoie, unpublished data) revealed that some jack pines are older (1925-1940: cored at breast height) than those sampled in PAR4 and PAR5 quadrats, supporting this assertion.

Although we have no historical data on the hydrology of the Bas-Saint-Laurent peatlands, it is possible that a long-term water input deficit (1913-1935) may have dried the peat surface, thereby simultaneously impeding post-fire re-establishment of a thick *Sphagnum* mat and favouring the survival of pine seedlings. While precipitation was only slightly lower than average during most of the 1913-1935 period, even a slight (a few centimetres) lowering of the water table can promote pine colonization in bogs (Frankl & Schmeidl 2000; Freléchoux *et al.* 2000). A very dry climatic period would be detrimental to pine survival and growth, because trees growing on organic soils have root systems that are mainly confined to the unsaturated surface peat layers (Lieffers & Rothwell 1987). A major lowering of the water table exposes trees, especially seedlings, to water stress (Dang & Lieffers 1989; Malmer *et al.* 1994; Gunnarsson & Rydin 1998) and negates any benefits generated by low ground water levels (Pepin *et al.* 2002).

4.7 CONCLUSION

The jack pine expansion in the ombrotrophic peatlands of the Bas-Saint-Laurent region is a recent (< 100 years) and possibly unique phenomenon for the last 8900 years. Fires triggered

the expansion by eliminating the *Sphagnum* mat and spreading thousands of pine seeds released by a few individuals. During the last two centuries, fire probably occurred more frequently in the Bas-Saint-Laurent peatlands than during the remainder of the Holocene epoch. Pollen and macrofossil analyses of 16 peatlands located in the study area indicate that at least one fire occurred at 12 sites since the beginning of European settlement (*ca* 1800), seven of which occurring after 1900 (Chapter V, this thesis). Fires ignited by humans burned three Bas-Saint-Laurent bogs since 1992 (S. Pellerin, unpublished data). Yet, frequent fires appear to be unusual, since fire intervals calculated for the Bas-Saint-Laurent peatlands range from 760 to 2500 years (Bois-des-Bel bog: Lavoie *et al.* 2001; Le Parc bog: this study). Therefore, we suggest that recent fires indicate an increasing human influence on peatland ecosystems, and have contributed to the emergence of large pine stands.

While fires contributed to the expansion of pines in bogs, this phenomenon may have been facilitated by a drier-than-average climatic period during the first part of the 20th century (Figure 4.6). This period might have been dry enough to inhibit *Sphagnum* growth and allow the establishment of dense jack pine stands after fire and yet not sufficiently dry to cause water stress on pine seedlings. Whereas other similar climatic periods may have occurred in the Bas-Saint-Laurent region during the Holocene, the rarity of fires would have prevented the establishment of pines. Furthermore, drainage induced by human activities during the last decades have probably further facilitated the growth of pines already established.

The fact that dense jack pine stands are now growing on thick organic deposits indicates that this species has a wider ecological tolerance than previously known, and/or that the Bas-Saint-Laurent peatlands have undergone major ecological and hydrological changes favouring the growth of non-bog species. Whatever the causes of the recent expansion of jack pine in the Bas-Saint-Laurent peatlands, this phenomenon is expected to cause profound changes in bog ecosystems, such as altering hydrological conditions and increasing the above-ground accumulation of litter (Ohlson *et al.* 2001).

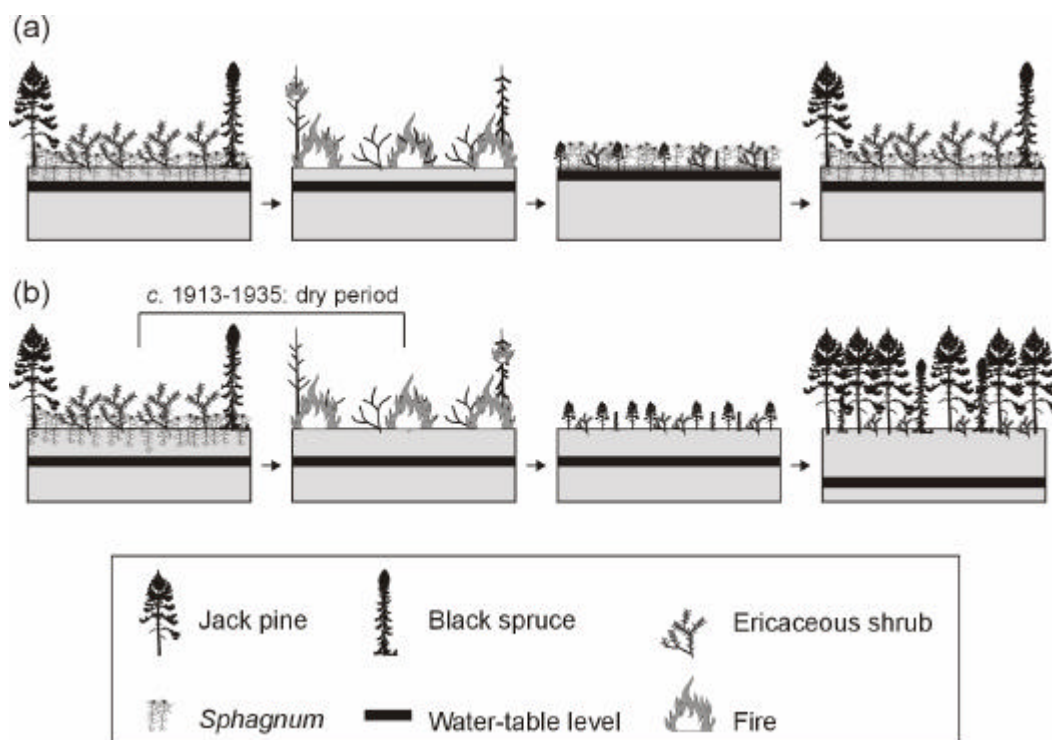


Figure 4.6 (a) Schematic representation of the usual post-fire evolution of *Sphagnum*-dominated peatlands according to various sources (see text for details). Fire spreads pine and spruce seeds, but high water-table level enables rapid post-fire regrowth of *Sphagnum* mosses that overgrow pine and spruce seedlings. (b) Schematic representation of the post-fire evolution that occurred during the 20th century in several *Sphagnum*-dominated peatlands as suggested by our data. Fire spreads pine and spruce seeds, but the low water-table level resulting from a dry climatic period does not favour the regrowth of *Sphagnum* mosses. The dryness of the peat surface contributes to the survival and the growth of the tree seedlings, which later form a dense jack pine stand with scattered spruce individuals.

4.8 ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financially supported (grants to C. Lavoie) by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The Fonds pour la Formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR) and NSERC provided doctoral fellowships to S. Pellerin. We are grateful to Premier Horticulture for allowing us to work in Rivière-du-Loup and Saint-Arsène peatlands. We thank M. Garneau and C. Roy for their help with macrofossil and moss identification, J. Bussi eres, N. Hamel, C. Huot, D. Lachance, K. Marcoux, A. Saint-Louis and C. Zimmermann for field and laboratory assistance, and D.

Arseneault, R. Anderson, C. Carcaillet, M. Lavoie, L. Sirois and an anonymous reviewer for comments on an earlier draft.

4.9 REFERENCES

Beaufait, W.R. (1960) Some effects of high temperatures on the cones and seeds of jack pine. *Forest Science*, **6**, 194-199.

Béland, M. & Bergeron, Y. (1993) Ecological factors affecting abundance of advanced growth in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forestry Chronicle*, **69**, 561-568.

Birks, H.H. (1975) Studies in the vegetational history of Scotland. IV. Pine stumps in Scottish blanket peats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **270**, 181-226.

Blouin, J.-L. (1970) Étude écologique et cartographique de la végétation du comté de Rivière-du-Loup. Ph.D. Thesis, Université Laval.

Bridge, M.C., Haggart, B.A. & Lowe, J.J. (1990) The history and palaeoclimatic significance of subfossil remains of *Pinus sylvestris* in blanket peats from Scotland. *Journal of Ecology*, **78**, 77-99.

Bunting, M.J., Morgan, C.R., Van Bakel, M. & Warner, B.G. (1998) Pre-European settlement conditions and human disturbance of a coniferous swamp in southern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, **76**, 1770-1779.

Cayford, J.H., Chrosciewicz, Z. & Sims, H.P. (1967) *A review of silviculture research in jack pine*. Department of Forestry and Rural Development, Ottawa.

Cayford, J.H. & McRae, D.J. (1983) The ecological role of fire in jack pine forests. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems* (eds R.W. Wein & D.A. MacLean), pp. 183-199. John Wiley and Sons, Chichester.

- Chambers, F.M. (1997) Bogs as treeless wastes: the myth and the implications for conservation. *Conserving Peatlands* (eds L. Parkyn, R.E. Stoneman & H.A.P. Ingram), pp. 168-175. CAB International, Oxon.
- Chrosciewicz, Z. (1990) Site conditions for jack pine seedling. *Forestry Chronicle*, **66**, 579-584.
- Conkey, L.E., Keifer, M. & Lloyd, A.H. (1995) Disjunct jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) structure and dynamics, Acadia National Park, Maine. *Écoscience*, **2**, 168-176.
- Critchfield, W.B. (1985) The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 749-772.
- Damman, A.W.H. (1977) Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, **35**, 137-151.
- Dang, Q.L. & Lieffers, V.J. (1989) Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 1885-1889.
- Desaulniers, A.-S. (2000) *La fragmentation des tourbières : son impact sur l'évolution des communautés végétales*. M. ATDR Thesis, Université Laval.
- Desponts, M. & Payette, S. (1992) Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, **70**, 1157-1167.
- DesRochers, A. & Gagnon, R. (1997) Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 1263-1267.
- Dionne, J.-C. (1977) La mer de Goldthwait au Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **31**, 61-80.
- Environnement Canada, (1993) *Normales climatiques au Canada*. Service de l'environnement atmosphérique, Environnement Canada, Ottawa.
- Farrar, J.L. (1996) *Les arbres du Canada*. Fides & Service canadien des forêts, Saint-Laurent.

- Fortin, J.-C. (1993) La population du littoral et celle du plateau. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 349-384. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Foster, D.R. & Glaser, P.H. (1986) The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology*, **74**, 47-71.
- 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, F.H. & 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.
- Fulton, R.J. (1995) *Surficial materials of Canada*. Map 1880A. Geological Survey of Canada, Ottawa.
- Garneau, M. (1984) *Cartographie et phyto-écologie du territoire côtier Cacouna – Isle-Verte*. M.Sc. Thesis, Université Laval.
- Garneau, M. (1987) Reconstitution paléoécologique d'une tourbière littorale de l'estuaire du Saint-Laurent: analyse macrofossile et sporopollinique. *Géographie physique et Quaternaire*, **41**, 109-125.
- Gauthier, R. (1967) *Étude écologique de cinq tourbières du Bas-Saint-Laurent*. M.Sc. Thesis, Université Laval.
- Gauthier, R. (1980) *Les sphaignes et la végétation des tourbières du parc des Laurentides, Québec*. Ph.D. Thesis, Université Laval.
- Gauthier, R. & Grandtner, M.M. (1975) Étude phytosociologique des tourbières du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Naturaliste canadien*, **102**, 109-153.

- Gear, A.J. & Huntley, B. (1991) Rapid changes in the range limits of Scots pine 4000 years ago. *Science*, **251**, 544-547.
- Grondin, P. (1996) Domaine de l'érablière à bouleau jaune. *Manuel de foresterie* (eds J.A. Bérard & M. Côté), pp. 183-196. Presses de l'Université Laval & Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Québec.
- Gunnarsson, U. & Rydin, H. (1998) Demography and recruitment of Scots pine on raised bogs in eastern Sweden and relationships to microhabitat differentiation. *Wetlands*, **18**, 133-141.
- Hillman, G.R. (1992) Some hydrological effects of peatland drainage in Alberta's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**, 1588-1596.
- Jacobson, G.L., Almquist-Jacobson, H. & Winne, J.C. (1991) Conservation of rare plant habitat: Insights from the recent history of vegetation and fire at Crystal Fen, northern Maine, USA. *Biological Conservation*, **57**, 287-314.
- Janssen, C.R. (1967) A floristic study of forests and bog vegetation, northwestern Minnesota. *Ecology*, **48**, 751-765.
- Jasieniuk, M.A. & Johnson, E.A. (1982) Peatland vegetation organization and dynamics in the western subarctic, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 2581-2593.
- Jowsey, P.C. (1966) An improved peat sampler. *New Phytologist*, **65**, 245-248.
- Kenkel, N.C. (1986) Structure and dynamics of jack pine stands near Elk Lake, Ontario: a multivariate approach. *Canadian Journal of Botany*, **64**, 486-497.
- Klinger, L.F. (1996) The myth of the classic hydrosere model of bog succession. *Arctic and Alpine Research*, **28**, 1-8.
- Kuhry, P. (1994) The role of fire in the development of *Sphagnum*-dominated peatlands in western boreal Canada. *Journal of Ecology*, **82**, 899-910.

- Lafond, A. & Ladouceur, G. (1968) *Régions forestières et sères physiographiques de l'Abitibi*. Service de la recherche forestière, Ministère des Terres et des Forêts, Québec.
- Lallier, P.-E. (2000) *Colonisation récente des tourbières par les conifères en Jamésie, Québec nordique*. M.Sc. Thesis, Université Laval.
- Larouche, A. (1979) *Histoire postglaciaire comparée de la végétation à Sainte-Foy et au mont des Éboulements, Québec, par l'analyse macrofossile et l'analyse pollinique*. M.Sc. Thesis, Université Laval.
- Lavoie, C. & Payette, S. (1995) Analyse macrofossile d'une palse subarctique (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, **73**, 527-537.
- Lavoie, C. & Saint-Louis, A. (1999) The spread of gray birch (*Betula populifolia*) in eastern Quebec: landscape and historical considerations. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 859-868.
- Lavoie, C., Zimmermann, C. & Pellerin, S. (2001) Peatland restoration in southern Québec (Canada): a paleoecological perspective. *Écoscience*, **8**, 247-258.
- Lavoie, M., Larouche, A.C. & Richard, P.J.H. (1995) Conditions du développement de la tourbière de Farnham, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **49**, 305-316.
- Lavoie, M. & Richard, P.J.H. (2000a) The role of climate on the developmental history of Frontenac Peatland, southern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 668-684.
- Lavoie, M. & Richard, P.J.H. (2000b) Paléoécologie de la tourbière du lac Malbaie, dans le massif des Laurentides (Québec) : évaluation du rôle du climat sur l'accumulation de la tourbe. *Géographie physique et Quaternaire*, **54**, 169-185.
- Lees, J.C. (1972) Soil aeration and Sitka spruce seedling growth in peat. *Journal of Ecology*, **60**, 343-349.

- Lieffers, V.J. & Rothwell, R.L. (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.
- Lieffers, V.J. & Rothwell, R.L. (1987) Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of the water table. *Canadian Journal of Botany*, **65**, 817-821.
- Macdonald, S.E. & Yin, F. (1999) Factors influencing size inequality in peatland black spruce and tamarack: evidence from post-drainage release growth. *Journal of Ecology*, **87**, 404-412.
- Majcen, Z., Gagnon, G. & Benzie, J. (1980) Boreal forest region. Boreal conifers, jack pine. *Forest cover types of the United States and Canada* (ed F.H. Eyre), pp. 8-9. Society of American Foresters, Washington.
- Malmer, N., Svensson, B.M. & Wallén, B. (1994) Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**, 483-496.
- Marie-Victorin, F. (1995) *Flore laurentienne*. 3rd ed. Presses de l'Université de Montréal, Montréal.
- Muller, S.D. (2001) *Conditions de l'accumulation du carbone dans une tourbière du Québec méridional : l'influence des facteurs autogènes et des contrôles allogènes*. Ph.D. Thesis, Université d'Aix-Marseille III & Université de Montréal, Montréal.
- Ohlson, M., Økland, R.H., Nordbakken, J.-F. & Dahlberg, B. (2001) Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos*, **94**, 425-432.
- Ohlson, M. & Zackrisson, O. (1992) Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**, 1869-1877.
- Pakarinen, P. (1994) Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **20**, 173-183.

- Parent, S., Morin, H. & Messier, C. (2000) Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies Balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 513-518.
- Pears, N.V. (1975) Tree stumps in the Scottish hill peats. *Scottish Forestry*, **29**, 255-259.
- Pepin, S., Plamondon, A.P. & Britel, A. (2002) Water relations of black spruce trees on a peatland during wet and dry years. *Wetlands*, **22**, 225-233.
- Pilcher, J.R., Baillie, M.G.L., Brown, D.M., McCormac, F.G., MacSweeney, P.B. & McLawrence, A.S. (1995) Dendrochronology of subfossil pine in the north of Ireland. *Journal of Ecology*, **83**, 665-671.
- Prévost, M., Belleau P. & Plamondon, A.P. (1997) Substrate conditions in a treed peatland: responses to drainage. *Écoscience*, **4**, 543-554.
- Richard, P.J.H., Larouche, A.C. & Lortie, G. (1992) Paléophytogéographie et paléoclimats postglaciaires dans l'ouest du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **46**, 151-172.
- Rothwell, R.L., Silins, U. & Hillman, G.R. (1996) The effects of drainage on substrate water content at several forested Alberta peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 53-62.
- Rowe, J.S. & Scotter, G.W. (1973) Fire in the boreal forest. *Quaternary Research*, **3**, 444-464.
- Rudolph, T.D. & P.R. Laidly (1990) *Pinus banksiana* Lamb. Jack Pine. *Silvics of North America I. Conifers* (eds R.M. Burns & B.H. Honkala), pp. 280-293. U.S. Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington.
- Silins, U. & Rothwell, R.L. (1999) Spatial patterns of aerobic limit depth and oxygen diffusion rate at two peatlands drained for forestry in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 53-61.

- Thomas, P.A. & Wein, R.W. (1985) The influence of shelter and the hypothetical effect of fire severity on the postfire establishment of conifers from seed. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 148-155.
- Van Seters, T.E. & Price, J.S. (2001) The impact of peat harvesting and natural regeneration on the water balance of an abandoned cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*, **15**, 233-248.
- Wohlfarth, B., Skog, G., Possnert, G. & Holmquist, B. (1998) Pitfalls in the AMS radiocarbon-dating of terrestrial macrofossils. *Journal of Quaternary Science*, **13**, 137-14

Chapitre V

Reconstructing the recent dynamics of peatlands using a multi-technique approach⁴

⁴ Pellerin, S. & Lavoie, C. (2003) Reconstructing the recent dynamics of peatlands using a multi-technique approach. Soumis pour évaluation à *Journal of Ecology*.

5 RECENT DYNAMICS OF PEATLANDS

5.1 ABSTRACT

The recent vegetation dynamics of 16 ombrotrophic peatland in southeastern Québec was studied through paleoecological (dendrochronology, plant macrofossil and pollen analyses) and historical (aerial photograph analyses) techniques. Plant macrofossil analyses show that prior to European colonization (c. 1800), peatlands were predominately open environments dominated by *Sphagnum* mosses. Many sites subsequently became forested with little or no *Sphagnum*. Aerial photograph analyses indicate that a widespread forest expansion phenomenon occurred in all peatlands between 1948 and 1995. The percentage of the total bog area occupied by forest increased from 22.5 to 56.5%, which represents an overall gain of 137 ha of forest habitat. A dry climatic period during the first part of the 20th century, drainage resulting from human activities, and fire events seem to be the main causal factors of vegetation changes. The forest expansion phenomenon is expected to cause profound changes in bog ecosystems, such as altering hydrological conditions and organic accumulation processes, and to be detrimental to regional biodiversity and the carbon balance. Overall, this study highlights the need to incorporate multiple approaches in reconstructing the vegetation dynamics of an ecosystem, and in determining causal factors of vegetation change.

5.2 RÉSUMÉ

La dynamique récente de 16 tourbières ombrotrophes du sud-est du Québec a été étudiée à l'aide de techniques paléoécologiques (dendrochronologie, analyses macrofossile et pollinique) et historiques (analyse de photographies aériennes). Selon les analyses macrofossiles, la végétation des tourbières avant la colonisation (c. 1800) était principalement composée de milieux ouverts dominés par les sphaignes. Le couvert végétal de plusieurs sites est par la suite devenu forestier avec peu ou pas de sphaignes. Les analyses de photographies aériennes ont révélé qu'un important phénomène d'afforestation s'est produit dans toutes les tourbières entre 1948 et 1995. La superficie totale occupée par le couvert forestier est passée de 22,5 à 56,5% ce qui représente un gain total de 137 ha d'habitat forestier. Une période climatique sèche au début du 20^e siècle, le drainage des tourbières dû aux activités humaines et

les feux semblent être les principales causes des changements dans la structure végétale des tourbières. Le phénomène d'afforestation risque de causer des changements importants dans les écosystèmes tourbeux, telle une modification des conditions hydrologiques et des processus d'accumulation de la matière organique. L'augmentation du couvert forestier dans les tourbières risque également d'avoir un impact négatif sur la biodiversité régionale et le cycle du carbone. Finalement, cette étude montre l'importance d'utiliser une panoplie de techniques afin de reconstituer la dynamique végétale d'un écosystème et surtout pour déterminer les causes des changements observés.

5.3 INTRODUCTION

The vegetation dynamics of peatlands, defined as changes in vegetation structure and species composition over time (Smith & Huston 1989), is slow when compared to forest ecosystems (Klinger 1996). The most obvious change observed in peatlands is the transition from the minerotrophic (vegetation dominated by sedges and brown mosses) to the ombrotrophic (vegetation dominated by *Sphagnum* species) stage, a transition occurring over a thousand years (Svensson 1988; Kuhry *et al.* 1993; Hu & Davis 1995; Hughes & Dumayne-Peaty 2002). Peatland dynamics is influenced by autogenic (*e.g.* peat accumulation processes) and allogenic (*e.g.* climate) factors (Payette 1988). Vegetation in ombrotrophic peatlands (bogs) is particularly sensitive to climate since bogs receive their water and nutrient supply from atmospheric precipitation. Several palaeoecological studies have reported vegetation modifications in response to climate change (Barber 1981; Winkler 1988; Mauquoy & Barber 1999a, 1999b; Ellis & Tallis 2000; Lavoie & Richard 2000). For example, the recurrent decline of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex. Russ. in several bogs of the British Isles, and its replacement by other *Sphagnum* species have been attributed to an increase in climatic and peatland surface wetness (Mauquoy & Barber 1999b; Ellis & Tallis 2000).

Worldwide, peatlands are subjected to expanding industrial (peat extraction, tree plantation) and agricultural activities, especially in Europe, in the northern United States and in southern Canada (Moore 2002). As a result, the recent vegetation dynamics of many peatlands is now influenced by anthropogenic activities, which may have an impact on bog species composition over very short time periods. For example, in a bog in northern England, a significant decrease

in true ombrotrophic species was observed within only 30 years, and was attributed to changes in land-use in the vicinity of the peatland, as well as the cessation of traditional land management, such as grazing and fire (Chapman & Rose 1991). In a bog in southern Germany, a major increase in the area dominated by *Pinus sylvestris* L. and *Betula pubescens* Ehrh. woodlands occurred between 1962 and 1992 in response to anthropogenic drainage (Frankl & Schmeidl 2000). This increase in forested area was associated with a decrease in the area dominated by *Sphagnum* species. Pine colonization and expansion during the last 200 years in a bog in the Jura Mountains (Switzerland) was also linked to drainage (Freléchoux *et al.* 2000).

In southeastern Québec, peatlands are often isolated within an agricultural landscape, and most are threatened by agriculture, forestry and peat mining activities. A recent study conducted in undisturbed remnants of mined bogs of the Bas-Saint-Laurent region (Figure 5.1a) showed that major forest expansion occurred during the last 50 years (Chapter III, this thesis). Is this phenomenon widespread in peatlands of the region? Which factor(s) is (are) responsible for the forest expansion? To answer these questions, the recent history of the vegetation structure of several bogs was reconstructed using a unique combination of paleoecological (dendrochronology, plant macrofossil and pollen analyses) and historical (aerial photograph analyses) techniques. Historical data were also integrated in a GIS. We hypothesized that fires and peat drainage resulting from human activities were the main factors responsible for vegetation changes.

5.4 STUDY AREA AND SITES

The study area (176 km²) is a narrow (< 12-km wide), low-altitude (< 170 m above sea level) agricultural plain located between the municipalities of Rivière-du-Loup and L'Isle-Verte in the Bas-Saint-Laurent region, southeastern Québec, Canada (Figure 5.1a). The region was deglaciated about 12 000 years BP, but was then submerged by the Goldthwait Sea (Dionne 1977). The vegetation cover was established about 9500 years BP, shortly after marine regression, and the modern vegetation developed around 8000 years BP (Richard *et al.* 1992). On mesic and xeric sites, vegetation is characterized by sugar maple (*Acer saccharum*

Marsh.), yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.) and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) forests (Grondin 1996). Ombrotrophic peatlands are common in wet depressions.

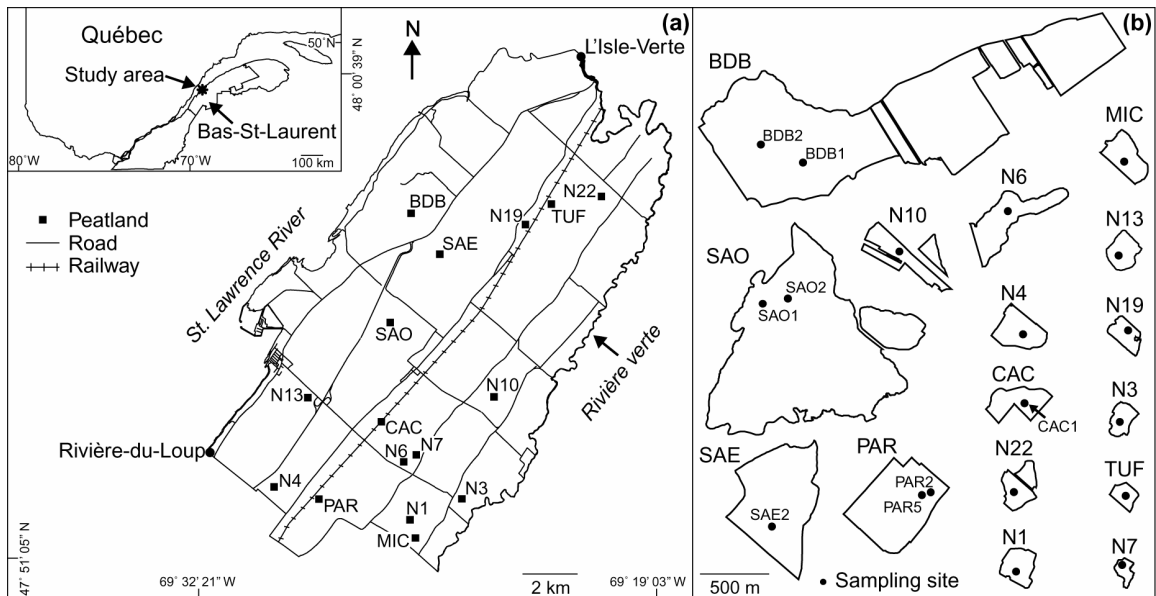


Figure 5.1 (a) Study area and spatial distribution of the studied peatlands. (b) Shape and relative area of the 16 studied peatlands, and location of the 19 sampling sites.

The colonization of the study area began around 1680 near Rivière-du-Loup (Morin 1993a), but only few settlers established before 1800 (Morin 1993b). The original forest cover was rapidly logged: by *c.* 1870, most of the land was used for agriculture (Fortin 1993a). Until recently, peatlands were one of the last ecosystems undisturbed by human activities (Fortin 1993b). Nevertheless, between 1929 and 2000, 62% of the total area covered by bogs (4829 ha) was disturbed, mainly by peat mining, logging and farming activities (Chapter II, this thesis).

Sixteen undisturbed bogs remnants ranging in size from 1.5 to 157.7 ha (Figure 5.1b, Table 5.1) were located within the study area. Six of them are remnants of bogs mined for the production of horticultural peat (BDB, CAC, MIC, PAR, SAE, TUF). A mosaic of open and forested patches characterizes the vegetation cover of the peatlands. Dominant tree species include black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K.Koch). Ericaceous shrubs (mainly *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Kalmia angustifolia* L., *Ledum groenlandicum* Oeder and *Vaccinium*

angustifolium Ait.) are widespread in all bogs. The ground layer of open patches is covered by *Sphagnum* mosses (mainly *S. capillifolium* (Ehrh.), *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid. and *S. rubellum* Wils.), whereas *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. dominates the ground layer of forested sites (Annexe 1).

5.5 METHODS

5.5.1 Field sampling

To select sampling sites, the vegetation cover of the 16 bogs was surveyed during summers of 1998 and 1999. The most recent (1995) aerial photograph (1:15 000) covering each bog was digitized, registered in space, and corrected to limit geometrical distortions using Geographic Transformer software (Blue Marble Geographics, USA). Corrected photographs were imported in a GIS, MapInfo Professional (MapInfo Corporation, USA). In the GIS, a grid of sampling stations located 50-m apart (bog area < 100 ha) or 100-m apart (bog area > 100 ha) was superimposed on each peatland. The latitude and longitude of each station ($N = 1005$) were obtained with the GIS, and then located in the field using a global positioning system receiver. For each station, we visually described the vegetation cover (dominant species, vegetation structure) and identified each tree stem selected with a prism (Bitterlich 1984). We also measured the thickness of the peat deposit using an iron rod driven into the soil (Table 5.1) and noted if there was any woodcutting evidence or fire scars on trees. For bogs smaller than 20 ha, one sampling site was located in the dominant vegetation type, whereas two sampling sites were selected for larger sites, *i.e.* one in an open environment and the other in a forested environment located nearby. SAE bog (36 ha) was sampled only once because its vegetation cover was homogeneous throughout. All sampling sites were located at a minimum of 20 m from any disturbance (drainage ditch, peat mining, woodcutting). A total of 19 sampling sites were selected (Figure 5.1b).

Table 5.1 Area and peat thickness of the 16 studied peatlands.

Sites	Area (ha)	Peat thickness (cm)		Sites	Area (ha)	Peat thickness (cm)	
		Mean	Min. – Max.			Mean	Min. – Max.
BDB	157.7	203	44 – 298	N10	10.5	101	23 – 231
CAC	5.7	212	100 – 260	N13	4.3	74	20 – 94
MIC	4.3	101	29 – 260	N19	3.5	97	56 – 121
N1	4.6	162	51 – 256	N22	5.1	210	120 – 261
N3	2.6	121	22 – 69	PAR	32.4	231	66 – 460
N4	7.4	126	34 – 198	SAE	35.7	93	34 – 205
N6	10.9	141	43 – 207	SAO	115.1	170	22 – 389
N7	1.5	125	24 – 172	TUF	2.4	205	131 – 262

Within each sampling site, a 400-m² quadrat (20 x 20 m) was delineated. All tree stems located inside the quadrat were identified and numbered. A cross section of a maximum of 75 stems (randomly selected) was taken using an increment borer as close as possible to the collar. In order to reconstruct the recent vegetation dynamics of all sites, a peat monolith (15 x 15-cm wide, 20 to 60-cm deep) was extracted at the centre of each quadrat for plant macrofossil analyses. Furthermore, one peat core covering the entire organic deposit was extracted from seven peatlands for pollen analyses using a side-wall peat corer (Jowsey 1966). Cores were only taken at small sites (< 11 ha) to maximize the local and extra-local (c. 500 m) pollen representation (Jacobson & Bradshaw 1981). Three cores (MIC, N7 and N19) were taken in a forested environment, and four cores (N3, N4, N6 and N22) in an open environment. Pollen analyses were used to determine which horizon in the peat deposit corresponded to the beginning of noticeable human activities (farming) in the study area (c. 1800). In pollen diagrams, this event is characterized by an increase in pollen percentages of ruderal or cultivated taxa such as *Ambrosia*, *Rumex* and *Poaceae* spp. (Foster *et al.* 1992; Russell *et al.* 1993). This increase was used as a chronological marker.

5.5.2 Dendrochronological, plant macrofossil and pollen analyses

Tree cores were dried, finely sanded, and the annual growth rings were counted under a low-power (50x) binocular microscope. Only cores that reached or barely missed the pith were used to construct the age structure of tree stands. For plant macrofossil analyses, subsamples of 100 cm³ were taken between 0-2, 2-4, 4-6 and 6-10 cm (depths below the soil surface), and subsequently by contiguous 5-cm thick slices along the peat monolith. Subsamples were washed through a series of sieves (2, 1 and 0.5 mm meshes), and the remaining fractions were air-dried to prevent fungal contamination (Wohlfarth *et al.* 1998). Macroscopic remains (vascular plants, mosses, liverworts and charcoal pieces) were sorted under a low-power (50x) binocular microscope. When macrofossil remains of a particular taxon were too numerous to be easily counted ($N > 200$), 0.5 g of the subsample was extracted. Fossil pieces were then counted, and the total number of pieces was estimated from the total dry weight of the subsample. For pollen analyses, cores were subsampled (1 cm³) at every 2.5 cm for the upper 50 cm of the core, and then at every 5 cm until the mineral deposit was reached. Subsamples were treated following the procedure of Faegri & Iversen (1989). At least 500 pollen grains of terrestrial vascular plants (pollen sum) were counted per sample using a light microscope (400x).

5.5.3 Aerial photograph analyses

The recent evolution of the forest cover of each bog was analysed using 13 series of aerial photographs taken in 1948, 1961, 1963, 1970, 1973, 1974, 1978, 1979, 1983, 1986, 1990, 1991 and 1995, and the EASI/PACE digital image processing software (PCI Geomatics, Canada). Each photograph was digitized, registered in space and corrected to limit geometrical distortions. A supervised classification approach with a maximum likelihood classifier was used (Campbell 1996). On aerial photographs the forested vegetation could easily be distinguished from open vegetation (with only small or no trees) and hence these two vegetation types were used to classify the photographs. Each photograph was classified separately to minimize between-image differences in brightness and contrast, and a mask for each bog was created to restrict the analysis to the area of interest. For each photograph, the area covered by each vegetation type and the percentage of accurate pixel classification was obtained.

No long-term record of water table level was available for any of the 16 sites studied. However, numerous drainage ditches have been dug in peatlands during the last 50 years. To reconstruct the potential impact of these ditches on the water level of each bog, we used the series of corrected aerial photographs (1948-1995) covering the study area. All corrected photographs were integrated into the GIS and every visible drainage ditch located inside or bordering the bogs was numerized. A grid of points located 30-m apart was then superimposed on each bog. Thirty points were randomly chosen, the distance separating each point to the nearest drainage ditch was measured, and the percentage of points located less than 45 m from a ditch was calculated. This value of 45 m was chosen because it is the maximum mid-point distance between two drainage ditches recommended by forest engineers in Québec's bogs. Below this distance, a drainage ditch has an impact on the water level of peaty soils important enough to improve tree growth (Prévost *et al.* 2001). This is a conservative value since most of the drying effect associated with a drainage ditch in bogs usually occurs within 25 m (Hillman 1992; Rothwell *et al.* 1996).

5.5.4 Fire dating and reconstruction of the climate record

No fire scar was found in any of the 16 bogs, but numerous charcoal layers were detected in the peat monoliths. Interviews were conducted with the landowners of each site to determine the year of the most recent fire event. When no information was available, the depth of the charcoal layer was compared to that of the pollen chronological marker (*c.* 1800), and the year of the fire event was estimated by linear interpolation. To detect whether climate could have had an influence on the recent evolution of bog vegetation structure, we carefully examined the climatic data available (1913-1995) from the La Pocatière meteorological station, located 60 km southwest of the study area (Environment Canada, unpublished data). Only annual precipitation data are presented in this study.

5.6 RESULTS

5.6.1 Pollen chronological marker

An abrupt increase in *Ambrosia*, *Rumex* and *Poaceae* spp. pollen percentages is noticeable in the upper part of each pollen diagram (Figure 5.2). This rise is located between 12.5 and 15 cm (depth below the surface) in cores extracted under forest cover (MIC, N7 and N19), and between 22.5 and 25 cm in three of the four cores extracted from open areas (N4, N6 and N22). The increase is located deeper (42.5 cm) in the N3 peat profile because the acrotelm (oxygenated upper layer of peat with living *Sphagnum* stems) was thicker at this site (30 cm at N3 *versus* 20 cm at N4, N6 and N22). Consequently, we used 15 cm as the maximum depth of the horizon corresponding to *c.* 1800 for all forest sites, 25 cm for all open sites with an acrotelm thinner than 30 cm, and 42.5 cm for all open sites with an acrotelm thicker than 30 cm.

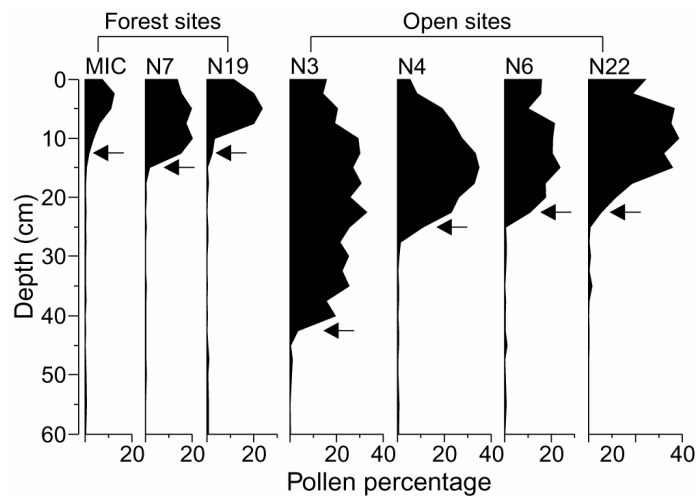


Figure 5.2 Diagrams of the percentage of *Ambrosia*, *Rumex* and *Poaceae* spp. pollen (all taxa considered) contained at different peat depths for three forested and four open peatlands (see Annexe 2 for whole diagrams). Diagrams are truncated at 60 cm (depth below the ground surface). Arrows indicate the beginning of noticeable farming activities in the study area (*c.* 1800).

5.6.2 Recent vegetation history reconstructed using plant macrofossils

Most sites (except BDB2, N13 and SAO2) have a macrofossil record extending back before the beginning of noticeable farming activities in the region (Figure 5.3). Plant macrofossil

analyses show that before *c.* 1800, all sites (except N6) were characterized by an open environment dominated by *Sphagnum* mosses. Nine of these sites subsequently became forested (BDB1, CAC1, MIC, N1, N7, N13, N19, PAR5, SAO1). The rise of black spruce, tamarack and/or jack pine macrofossils in the upper peat layers also coincided with the disappearance of *Sphagnum* remains at CAC1, N1, N7, PAR5 and SAO1. This phenomenon was not detectable within peat monoliths extracted from MIC, N13 and N19 sites, but the *Sphagnum* cover of these sites was consistently lower than 20% in 1998 and 1999 (Annexe 1). At CAC1, PAR5 and SAO1, the increase in tree remains (mainly jack pine) occurred just above the most recent charcoal layer. Remains of the forest moss *Pleurozium schreberi* became more abundant in the surface layer of all forest sites (except CAC1 and N13). Sites that are still characterized by an open vegetation structure have not recently undergone major vegetation changes. However, the remains of some mosses (*Polytrichum strictum* Brid. and *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.), liverwort (*Mylia anomala* (Hook.) S. Gray) and trees were more abundant in the upper peat layers. Finally, ericaceous shrubs remains increased in the upper peat layers of most sites.

5.6.3 Recent vegetation history reconstructed using aerial photographs

The chronological sequence of aerial photographs indicates that a widespread forest expansion phenomenon occurred in all peatlands between 1948 and 1995 (Table 5.2, Figure 5.4 and 5.5). During the 47-year period, the percentage of the total bog area occupied by forest increased from 22.5 to 56.5%, which represents an overall gain of 137 ha of forest habitat (Table 5.2). Forest expansion per site ranges from 5 to 83%. Black spruce (70% of the trees sampled with the prism), jack pine (14%) and tamarack (10%) accounted for most of the increase in the forest cover.

The forest expansion trend detected on aerial photographs differed between bogs (Figure 5.5; Annexe 3). At some sites, the forest expansion was gradual from 1948 (BDB, CAC, N3, N7, N19, N22, SAE, SAO), while at others, forest cover increase was initiated at the beginning of the 1960s (N13, TUF) or 1970s (N4, N10). Forest expansion at PAR occurred mainly between 1948 and 1961, and between 1979 and 1995, whereas a dense forest cover already characterized the vegetation cover at MIC and N1 in 1948.

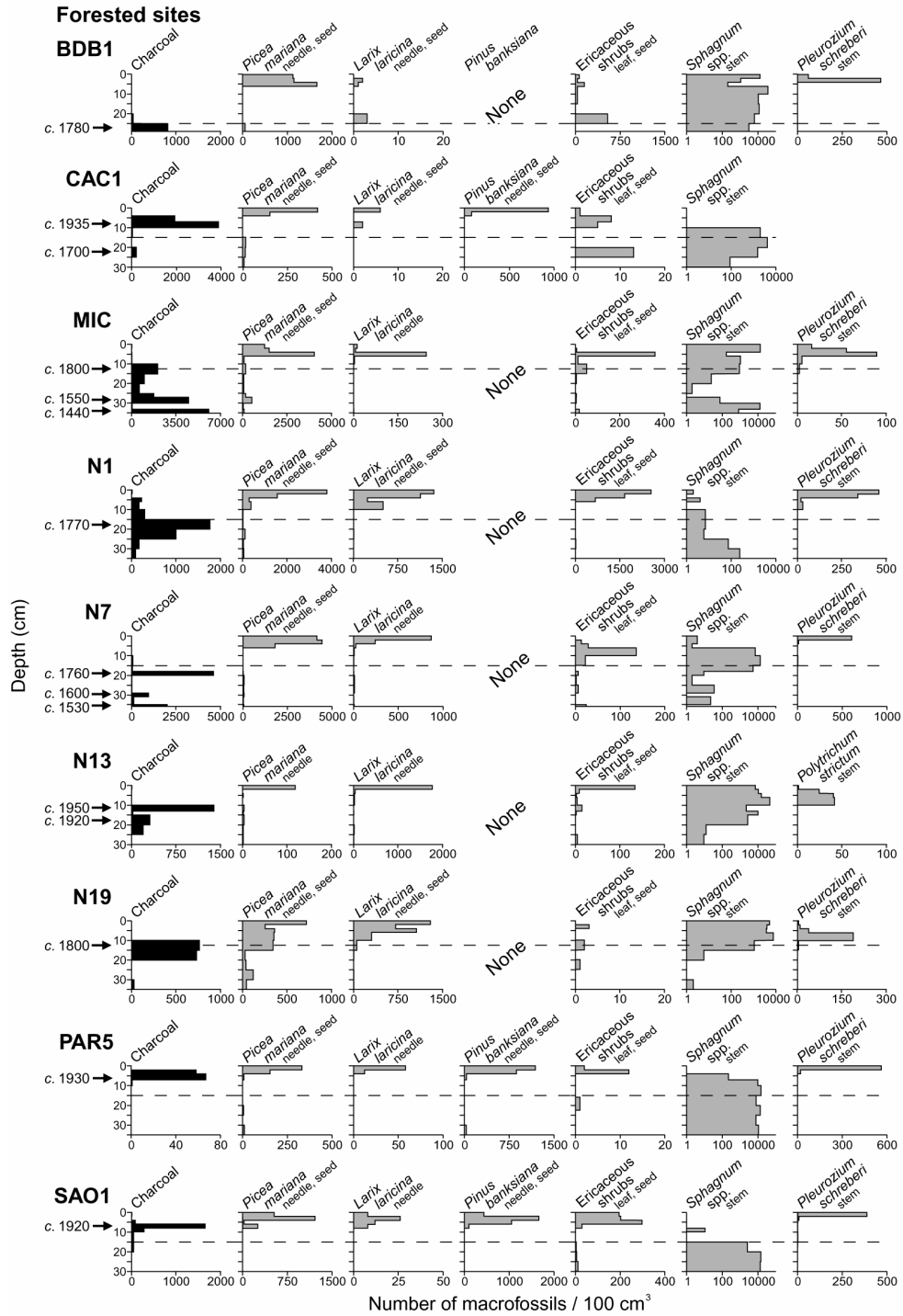


Figure 5.3 Macrofossil diagrams of surface peat layers (selected taxa). The scale varies according to species and sites; note the logarithmic scale for *Sphagnum* spp. Estimated dates of fire events (charcoal layers) are indicated. Dotted lines indicate the approximate position of the peat layers corresponding to the beginning of noticeable farming activities in the study area (c. 1800).

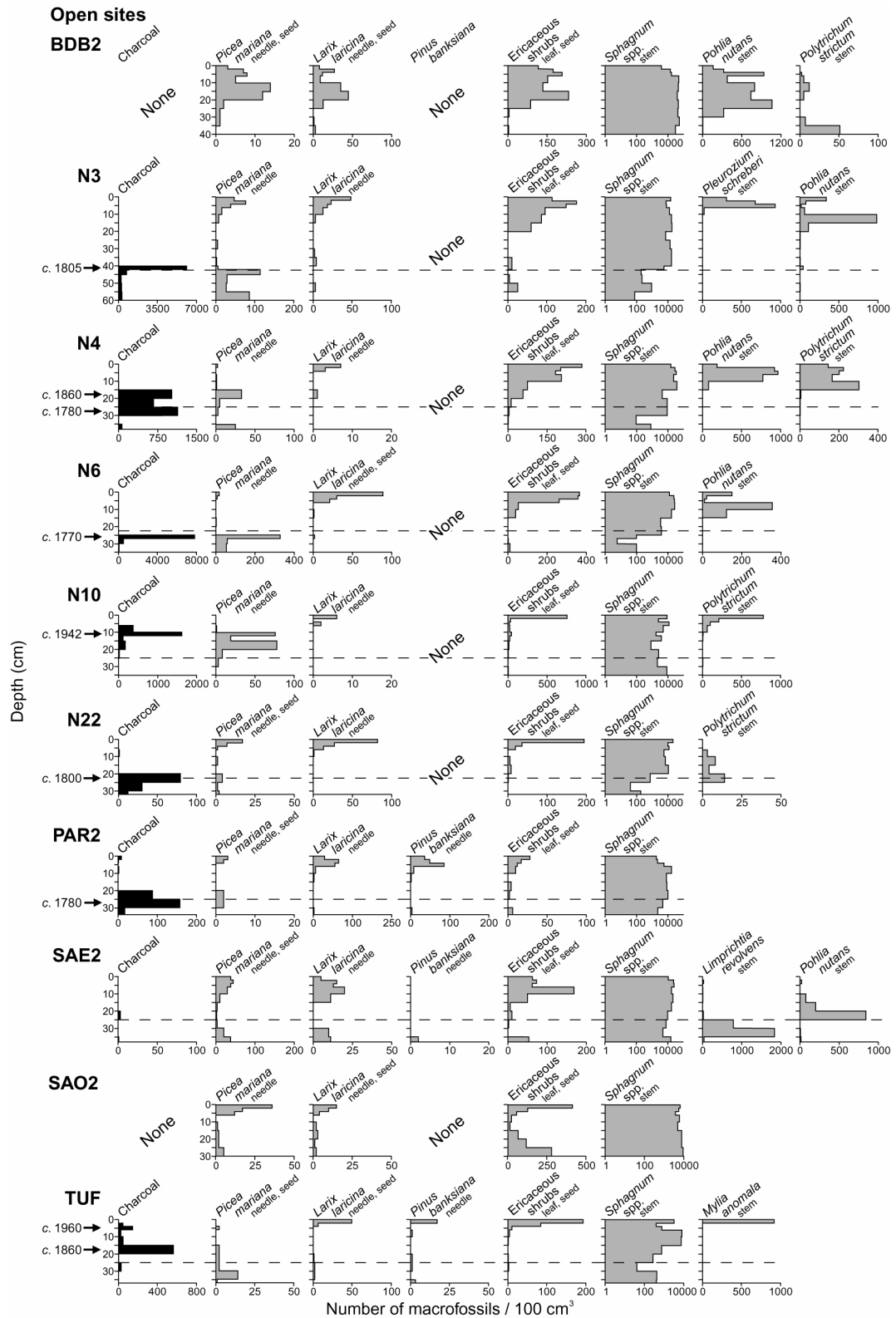


Figure 5.3 Concluded

Table 5.2 Forest cover (percentage and ha) at the 16 studied peatlands.

Site	Percentage			Hectare		
	1948	1995	Variation	1948	1995	Variation
BDB	42.5	67.5	+ 25.0	67.04	106.01	+ 39.06
CAC	11.1	82.1	+ 71.0	0.63	4.68	+ 4.05
MIC	79.2	95.2	+ 16.0	3.42	4.12	+ 0.70
N1	85.4	90.4	+ 5.0	3.01	4.15	+ 0.24
N3	24.1	46.7	+ 22.6	0.62	1.20	0.58
N4	0.0	30.8	+ 30.8	0.00	2.28	+ 2.28
N6	26.5	46.5	+ 20.0	2.89	5.07	+ 2.18
N7	17.0	100.0	+ 83.0	0.25	1.47	+ 1.22
N10	2.5	62.1	+ 59.6	0.26	6.50	+ 6.24
N13	33.5	80.5	+ 47.0	1.4	3.46	+ 2.06
N19	28.7	76.1	+ 47.4	1.00	2.65	+ 1.65
N22	38.3	62.5	+ 24.2	1.97	3.21	+ 1.24
PAR	4.9	81.2	+ 76.3	1.58	26.30	+ 24.72
SAE	12.2	50.5	+ 38.3	4.34	18.02	+ 13.68
SAO	1.1	32.8	+ 31.7	1.30	37.76	+ 36.46
TUF	2.5	43.3	+ 40.8	0.06	1.03	+ 0.97
All sites	22.5	56.5	+ 34.0	90.67	228.00	137.33

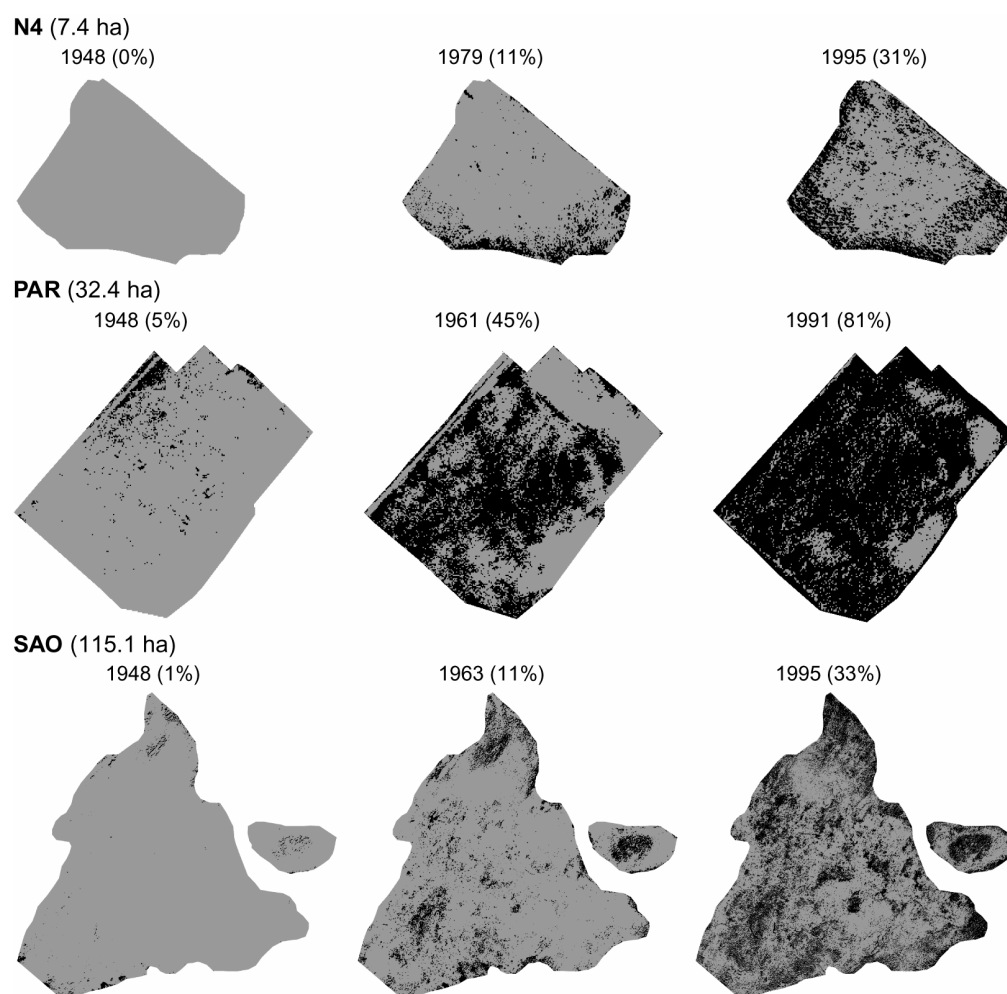


Figure 5.4 Spatiotemporal evolution of the forest cover (black areas) of N4, PAR and SAO peatlands reconstructed using aerial photographs (see Annexe 3 for all sites). Percentage of the peatland area covered by forest is indicated for each year.

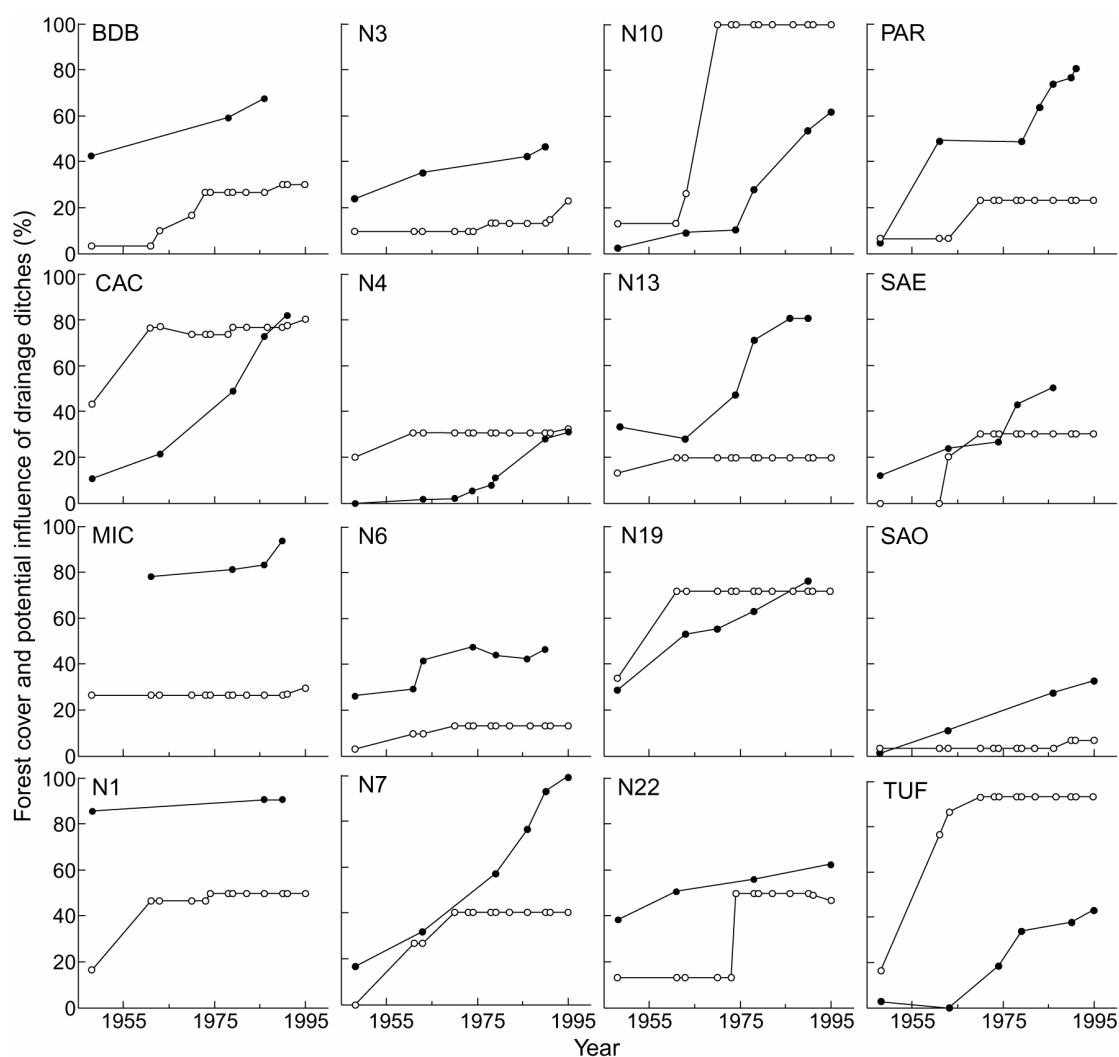


Figure 5.5 Evolution of the forest cover (closed circle; percentage of the total area covered by forest) and of the potential influence of drainage ditches (open circle; percentage of sampling points located less than 45 m from a ditch) in the 16 peat lands. Forest cover data are presented only for years with an accurate pixel classification percentage higher than 90%.

5.6.4 Recent vegetation history reconstructed using tree rings

The age structure of tree populations was only reconstructed at sampling sites where at least ten individuals of the same species were sampled (Figure 5.6). At BDB1, MIC, N1 and N22, tree stand establishment occurred from *c.* 1880-1890 until *c.* 1960. At N3, N7, N19, SAE2, SAO2 and BDB2, tree stand establishment occurred mainly from 1915-1935 to 1965. At CAC1 the first tree became established in 1927, but most individuals appeared between 1945 and 1949. At N6 black spruce establishment occurred mostly from 1940 to 1975. At PAR5

and SAO1, the first jack pine individual appeared in 1943, and a massive establishment of trees occurred two years later. At N13 most tamarack individuals appeared between 1960 and 1970.

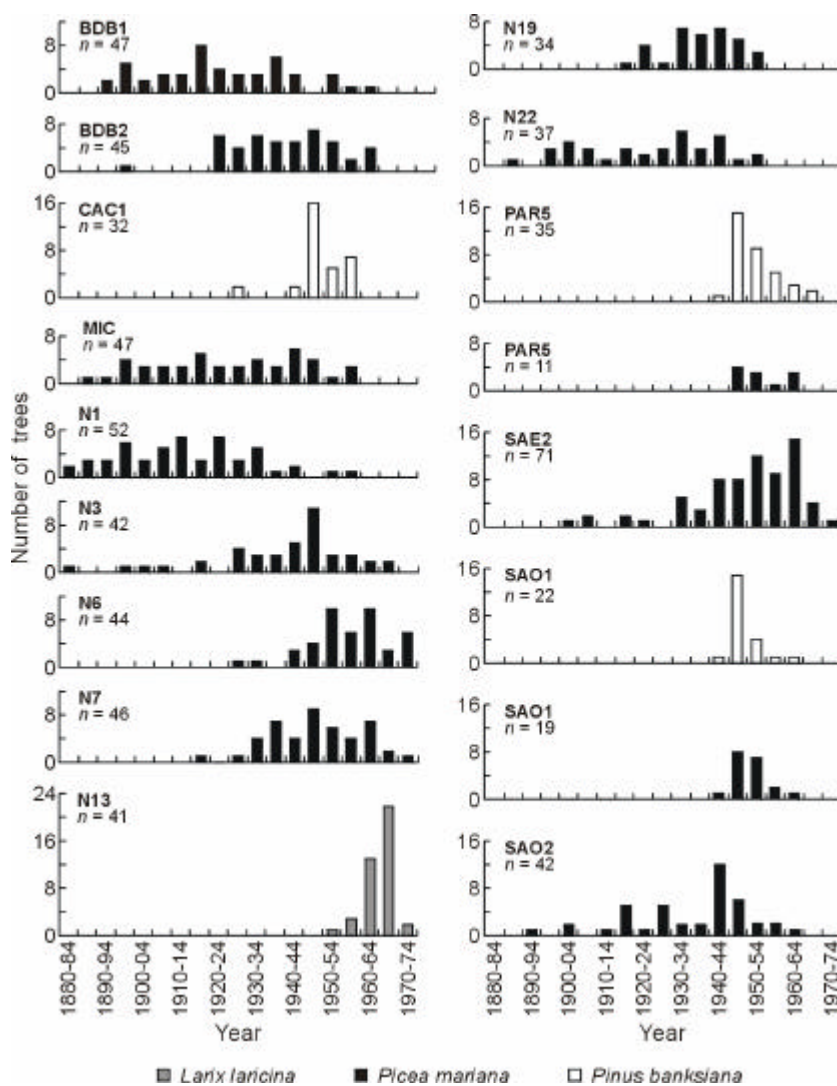


Figure 5.6 Age structure (5-year classes) of tree stands.

5.6.5 Drainage, fire and climate history

The potential influence of drainage ditches increased at all sites between 1948 and 1995 (Figure 5.5). During the 47-year period, the increase of the percentage of points located < 45 m from a ditch ranged from 3 to 87%. In most bogs, the intensification of drainage activities occurred before 1975. In 1995, the percentage of points located < 45 m

from a ditch was $> 50\%$ at CAC, N10, N19 and TUF, and between 40 and 50% at N1, N7 and N22.

At least one fire event occurred in 11 of the 16 studied bogs (Figure 5.3) since the beginning of noticeable farming activities in the study area (*c.* 1800). Seven fires occurred after 1900. Interviews indicated that at N10, the most recent fire occurred in 1942, and prior to 1940 at SAO. The cause of the fires was unknown for all but one of the study sites; a human accidentally ignited the fire at SAO.

While the climate at La Pocatière from 1913 to 1995 was characterized by dry and wet periods, no long-term trend in the precipitation record is noticeable (Figure 5.7). Drier-than-average climatic periods were recorded from 1913 to 1935, in the 1960s and the 1980s. Wetter-than-average periods occurred around 1940, at the beginning of the 1950s and during the 1970s.

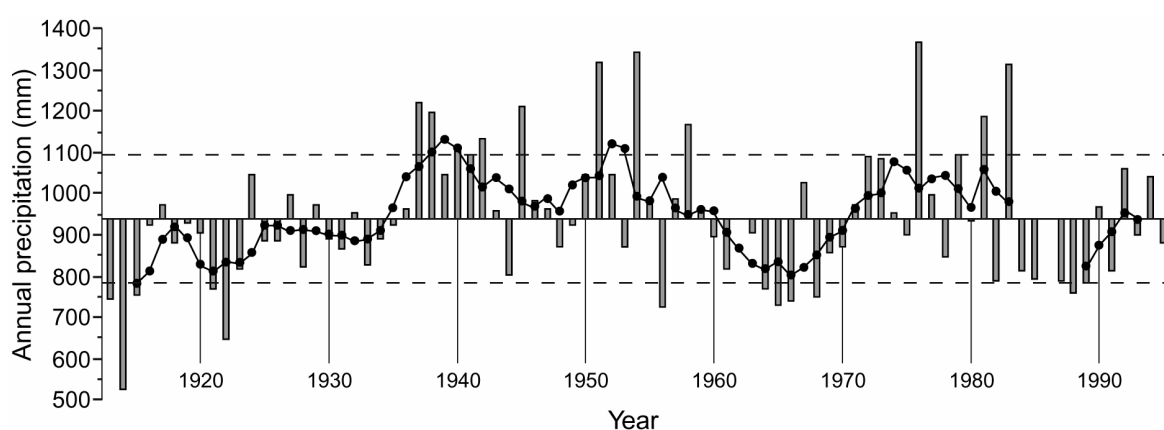


Figure 5.7 Reconstruction of the climatic anomalies between 1913 and 1995 at La Pocatière meteorological station. Horizontal line: mean value (1913-1995). Vertical bars: precipitation. Dotted lines: standard deviation. Solid line: five-year running mean. Missing value: 1986.

5.7 DISCUSSION

5.7.1 Recent vegetation dynamics of peatlands

Our study shows that peatlands of the Bas-Saint-Laurent region are dynamic ecosystems where vegetation communities have experienced substantial changes over a very short time

period. Paleocological analyses strongly suggest that the vegetation structure of several peatlands shifted from open and *Sphagnum*-dominated to forested and *Sphagnum*-poor after c. 1800. Aerial photograph analyses also indicate that a major increase in the forest cover occurred in most bogs within the study area over the last few decades. The percentage of the total bog area covered by woodlands had more than doubled (from 22.5 to 56.5%) between 1948 and 1995. However, dendrochronological data indicate that this phenomenon was initiated earlier, since most tree stands established before 1950; saplings have to reach a minimum height before being detectable on aerial photographs (Cameron *et al.* 2000).

The recent shift from a *Sphagnum*-dominated to a forested vegetation structure that was observed in peatlands of the Bas-Saint-Laurent region is not necessarily an unusual event in the Holocene history of bogs. In Europe, several paleocological studies have shown that during some periods of the Holocene epoch, ombrotrophic peatlands were covered by pine forests (Birks 1975; McNally & Doyle 1984; Bridge *et al.* 1990; Gear & Huntley 1991; Pilcher *et al.* 1995). In the study area, macrofossil analyses conducted in the BDB and PAR bogs, which covered the last 8900 years, also showed that forest episodes dominated by black spruce occurred during short (200-300 years) periods of their ombrogenic history (Lavoie *et al.* 2001; Chapter IV, this thesis). More recently, forest expansion resulting from anthropogenic activities has been documented in European bogs (Åberg 1992; Frankl & Schmeidl 2000; Freléchoux *et al.* 2000) and minerotrophic peatlands of North America (Jacobson *et al.* 1991; Bunting *et al.* 1998). However, to our knowledge, our study is the only one clearly demonstrating a recent and widespread forest expansion phenomenon in North American bogs.

5.7.2 Causes of forest expansion

The examination of causal factors of the recent forest expansion in bogs of the Bas-Saint-Laurent region follows the approach proposed by Ritchie (1985) and MacDonald (1993) for paleocological studies, and is derived from the methodological falsification approach of Popper (1965). According to Popper (1965), when a hypothesis is proposed, any evidence that would force its abandonment must be clearly spelt out; a hypothesis is thus accepted or rejected instead of proven or disproven. Four hypotheses (or causal factors) have been

examined to explain the recent forest expansion: (i) anthropogenic drainage; (ii) recent fire events; (iii) dry climatic period; and (iv) natural succession.

5.7.2.1 Drainage

Recent forest expansion in ombrotrophic peatlands is often associated with human activities (Frankl & Schmeidl 2000; Freléchoux *et al.* 2000). Drainage lowers the water table, which improves the aeration of the upper peat layers and increases soil temperature and nutrient availability (Hillman 1992; Pakarinen 1994; Silins & Rothwell 1999). Those changes in edaphic conditions facilitate the survival and the growth of trees in peatlands (Lees 1972; Lieffers & Rothwell 1986; Macdonald & Yin 1999).

Are the Bas-Saint-Laurent bogs affected by drainage resulting from human activities? There is little doubt that their hydrology has been altered (Van Seters & Price 2001) since most peatlands are either mined and/or dissected by drainage ditches. However, the temporal reconstruction of the potential influence of drainage ditches is not the same in all peatlands. Examining the parallel between the evolution of the potential influence of drainage ditches and the expansion of the forest cover can test the hypothesis that forest expansion was caused by anthropogenic drainage. If both phenomena are synchronous, or if an increase in the potential influence of drainage ditches occurs before a rise in the forest cover, this hypothesis cannot be rejected. Otherwise, drainage may have contributed to increase the forest cover of a peatland, but cannot be accepted as triggering factor. The hypothesis of a link between drainage and forest cover establishment cannot be rejected for CAC, N7, N10, N19 and TUF (Figure 5.5). Peripheral drainage may also have contributed to the forest cover increase at N4. This small site is completely surrounded by agricultural lands, and forest expansion mainly occurred at the margins, where drainage ditches are located (Figure 5.4). For all other sites, it is unlikely that anthropogenic drainage triggered the forest expansion phenomenon.

5.7.2.2 Fire

Macrofossil analyses showed that forest expansion occurred at CAC1, PAR5 and SAO1 following the most recent fire. This phenomenon is unusual since fire usually has few long-term impacts on the vegetation structure of ombrotrophic peatlands (Jasieniuk & Johnson

1982; Foster & Glaser 1986; Kuhry 1994). Furthermore, fire generally helps to maintain a treeless environment in bogs by killing trees, which results in a higher water table that favours the growth of *Sphagnum* mosses (Damman 1977; Chambers 1997). Tree seedlings established in a *Sphagnum*-dominated environment have few chances to survive because they are rapidly overgrown by *Sphagnum* species (Ohlson & Zackrisson 1992; Gunnarsson & Rydin 1998; Ohlson *et al.* 2001).

On the other hand, fires can trigger forest expansion by eliminating the *Sphagnum* mat and spreading the seeds of tree species that are well adapted to post-fire regeneration, such as pines (Lewis & Dowding 1926; Yefremova & Yefremov 1996). The presence of charred needles of *Pinus banksiana* in the most recent charcoal layer of CAC1, PAR5 and SAO1 indicates that this tree species was growing on these sites when fires occurred. Frequent fires occurring during the 20th century have contributed to the emergence of large pine stands in bogs of the Bas-Saint-Laurent region (Chapter IV, this thesis). This phenomenon may have been facilitated by a drier-than-average climatic period during the first part of the 20th century, *i.e.* before 1935. In conclusion, the hypothesis of a link between fire and forest cover cannot be rejected for CAC1, PAR5 and SAO1.

5.7.2.3 Climate

In Europe, tree colonization in peatlands during the Holocene epoch has usually been ascribed to warmer and/or drier climatic periods (Birks 1975; Bridge *et al.* 1990; Gear & Huntley 1991; Pilcher *et al.* 1995). Dry climatic conditions, like drainage activities, lower the water table, which facilitates the survival and growth of many tree species in waterlogged ecosystems. Examining the coincidence between tree establishment and drier-than-average climatic periods can test the hypothesis of a link between climate and the recent expansion of the forest cover in the bogs of the Bas-Saint-Laurent region. A synchronous forest expansion phenomenon occurring in all bogs, whatever their area, their peat deposit thickness or the intensity of anthropogenic disturbance would also suggest a regional climatic control (Payette 1988).

To establish a link between climate and tree establishment for BDB1, MIC, N1 and N22, a longer climate record covering the last part of the 19th century and the first part of the 20th

century would have been necessary since tree establishment was initiated before 1913. Tree establishment was initiated at BDB2, N3, N7, N19, SAE2 and SAO2 during a long drier-than-average period extending from *c.* 1913 to 1935. At N13, tree establishment occurred during the 1960s, *i.e.* during a shorter dry period. Tree establishment at CAC1, N6, PAR5 and SAO1 was initiated between 1940 and 1950, during a relatively wet period. However, tree ring counts at ground level usually underestimate the year of tree establishment in bogs because of the presence of missing or partially formed growth rings, and because the real tree collar is often buried in the peat (DesRochers & Gagnon 1997; Parent *et al.* 2000). For instance, the underestimation can be as great as 19 years for black spruce (DesRochers & Gagnon 1997). Consequently, it is likely that most tree stands, including those from CAC1, N6, PAR5 and SAO1, became established earlier, *i.e.* mainly during the 1913-1935 period. Additional sampling of 254 trees at PAR (C. Lavoie, unpublished data) revealed that some individuals are older (1925–1940: cored at breast height) than those sampled at PAR5 site, supporting this assertion.

While precipitation was only slightly lower than average during most of the 1913-1935 period, even a slight (a few centimetres) lowering of the water table can promote tree colonization in bogs (Frankl & Schmeidl 2000; Freléchoux *et al.* 2000). A very dry climatic period would be detrimental to tree survival and growth, because trees growing on organic soils have root systems that are mainly confined to the unsaturated surface peat layers (Lieffers & Rothwell 1987). A major lowering of the water table exposes trees, especially seedlings, to water stress (Dang & Lieffers 1989; Malmer *et al.* 1994; Gunnarsson & Rydin 1998) and negates any benefits generated by low ground water levels (Pepin *et al.* 2002).

Whatever the exact role of the 1913-1935 dry period, the fact that a forest expansion occurred in all peatlands, including large sites (> 100 ha) with little disturbance like SAO and BDB, and that this phenomenon occurred almost simultaneously in all bogs, strongly suggests that an external factor, as climate, initiated or contributed to forest expansion in the Bas-Saint-Laurent peatlands. In conclusion, the hypothesis of a link between climate and the recent expansion of the forest cover cannot be rejected for any sites.

5.7.2.4 *Natural succession*

It might be suggested that the recent forest expansion was the result of a natural vegetation succession phenomenon, from open bog toward a woodland climax. However, this hypothesis seems improbable because the phenomenon occurred very rapidly. Studies of natural succession processes in peatlands do not reveal major changes on a decadal scale, mainly because *Sphagnum* bogs are dominated by very stable vegetation communities (Backéus 1972; Klinger 1996; Gunnarsson *et al.* 2000; Ohlson *et al.* 2001). Moreover, the fact that forest expansion occurred in all sites during the last century, even though they are probably not at the same evolution stage because their peat deposit did not begin to accumulate at the same time (Lortie 1983; Van Seters & Price 2002; Lavoie *et al.* 2001; Chapter IV, this thesis), strongly suggests that there is no link between the expansion of the forest cover and a natural succession phenomenon.

5.8 CONCLUSION

Our study shows that the forest expansion observed in ombrotrophic peatlands of the Bas-Saint-Laurent region is a recent phenomenon probably resulting from the complex interaction of several factors. Climate, drainage resulting from human activities and recent fire events seem to be the main causal factors of vegetation structure change. It is also probable that the isolation of the peatlands within an agricultural plain helped forest expansion, but its impact is assumed to be restricted to the bog margins where drainage ditches are located. On a broadest view, our study shows that even ecosystems known to be resilient to disturbances as peatlands may undergo rapid and major changes when they are subjected to multiple disturbances, and especially to human influences.

Whatever the causes of the recent forest expansion in the Bas-Saint-Laurent bogs, this phenomenon is expected to cause profound changes in bog ecosystems, such as altering hydrological conditions (Ohlson *et al.* 2001). For instance, trees decrease the amount of water stored in the soil by intercepting rainfall, withdrawing water from peat, and increasing evapotranspiration rates (Anderson *et al.* 2000; Frankl & Schmeidl 2000; Van Seters & Price 2001). Furthermore, the disappearance of *Sphagnum* may disrupt peat accumulation rate since it is the principal plant involved in the accumulation process, and because *Sphagnum* carpets

decay more slowly than vascular plant remains (Coulson & Butterfield 1978; Malmer *et al.* 1994). The loss of large areas of open bogs is also problematic for the preservation of regional biodiversity. The richness and diversity of plants (especially mosses), insects and birds are usually higher in open bogs than in forest bogs (Smith & Charman 1988; Calmé & Desrochers 1999; Pellerin & Lavoie 2000; Lavoie 2001), especially in the Bas-Saint-Laurent region (D. Lachance, unpublished data). Finally, the decrease in open bog areas may disturb the regional carbon balance, as it has been suggested that *Sphagnum* mosses sequester more carbon than any other plant genus (Clymo & Hayward 1982).

Overall, this work highlights the need to incorporate multiple approaches in historical studies in order to reconstruct the vegetation dynamics of an ecosystem, and to determine causal factors of vegetation changes. For example, macrofossil and pollen analyses provided continuous long-term records of the changes in the composition of bog plant communities, but were of limited value to evaluate the extent of the forest expansion phenomenon. Aerial photograph analyses gave more information about the spatial distribution of the phenomenon, but were limited by the gap between the real beginning of forest expansion and its photographic evidence. Dendrochronological analyses filled this gap by providing more accurate information about tree stand establishment. Together these techniques provide a far more complete analysis than any single technique in isolation.

5.9 ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financially supported (grants to C. Lavoie) by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The Fonds pour la Formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR) and NSERC provided doctoral scholarships to S. Pellerin. We are grateful to Premier Horticulture and all private landowners for allowing us to work in their peatlands. Pollen analyses were conducted at the Harvard Forest with the support of D.R. Foster. We thank G. Létourneau for his help with aerial photograph classification. We also thank N. Bhiry, M. Garneau, R. Gauthier, A.C. Larouche and C. Roy for their help with macrofossil and moss identification, J. Bussièrès, C. Huot, D. Lachance, K. Marcoux, A. Saint-Louis and C. Zimmermann for field and laboratory

assistance, and M. Lavoie and D.R. Foster for helpful comments on earlier drafts of the manuscript.

5.10 REFERENCES

- Åberg, E. (1992) Tree colonisation of three mires in southern Sweden. *Peatland ecosystems and man: an impact assessment* (eds O.M. Bragg, P.D. Hulme, H.A.P. Ingram & R.A. Robertson), pp. 268-270. University of Dundee, Dundee.
- Anderson, A.R., Ray, D. & Pyatt, D.G. (2000) Physical and hydrological impacts of blanket bog afforestation at Bad a' Cheo, Caithness: the first 5 years. *Forestry*, **73**, 467-478.
- Backéus, I. (1972) Bog vegetation re-mapped after sixty years. Studies on Skagershultamossen, central Sweden. *Oikos*, **23**, 384-393.
- Barber, K.E. (1981) *Peat stratigraphy and climatic change*. Balkema, Rotterdam.
- Birks, H.H. (1975) Studies in the vegetational history of Scotland. IV. Pine stumps in Scottish blanket peats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **270**, 181-226.
- Bitterlich, W. (1984) *The relascope idea: relative measurements in forestry*. Commonwealth Agricultural Bureau, Slough.
- Bridge, M.C., Haggart, B.A. & Lowe, J.J. (1990) The history and palaeoclimatic significance of subfossil remains of *Pinus sylvestris* in blanket peats from Scotland. *Journal of Ecology*, **78**, 77-99.
- Bunting, M.J., Morgan, C.R., Van Bakel, M. & Warner, B.G. (1998) Pre-European settlement conditions and human disturbance of a coniferous swamp in southern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, **76**, 1770-1779.
- Calmé, S. & Desrochers, A. (1999) Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia*, **118**, 361-370.

- Cameron, A.D., Miller, D.R., Ramsay, F., Nikolaou, I. & Clarke, G.C. (2000) Temporal measurement of the loss of native pinewood in Scotland through the analysis of orthorectified aerial photographs. *Journal of Environmental Management*, **58**, 33-43.
- Campbell, J.B. (1996) *Introduction to remote sensing*. 2nd ed. Taylor and Francis, London.
- Chambers, F.M. (1997) Bogs as treeless wastes: the myth and the implications for conservation. *Conserving peatlands* (eds L. Parkyn, R.E. Stoneman & H.A.P. Ingram), pp. 168-175. CAB International, Wallingford.
- Chapman, S.B. & Rose, R.J. (1991) Changes in the vegetation at Coom Rigg Moss National Nature Reserve within the period 1958–86. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 140-153.
- Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982) The ecology of *Sphagnum*. *Bryophyte ecology* (ed A. J. E. Smith), pp. 229-289. Chapman & Hall, London.
- Coulson, J.C. & Butterfield, J. (1978) An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology*, **66**, 631-650.
- Damman, A.W.H. (1977) Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, **35**, 137-151.
- Dang, Q.L. & Lieffers, V.J. (1989) Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 1885-1889.
- DesRochers, A. & Gagnon, R. (1997) Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 1263-1267.
- Dionne, J.-C. (1977) La mer de Goldthwait au Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **31**, 61-80.
- Ellis, C.J. & Tallis, J.H. (2000) Climatic control of blanket mire development at Kentra Moss, north-west Scotland. *Journal of Ecology*, **88**, 869-889.
- Faegri, K. & Iversen, J. (1989) *Textbook of pollen analysis*. 4th ed. revised by K. Faegri, P. E. Kaland & K. Krzwinski. John Wiley & Sons, Chichester.

- Fortin, J.-C. (1993a) La population du littoral et celle du plateau. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 349-383. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Fortin, J.-C. (1993b) Colonisation et commercialisation de l'agriculture. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 429-472. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Foster, D.R. & Glaser, P.H. (1986) The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology*, **74**, 47-71.
- Foster, D.R., Zebryk, T., Schoonmaker, P. & Lezberg, A. (1992) Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. *Journal of Ecology*, **80**, 773-786.
- 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, F.H. & 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.
- Gear, A.J. & Huntley, B. (1991) Rapid changes in the range limits of Scots pine 4000 years ago. *Science*, **251**, 544-547.
- Grondin, P. (1996) Domaine de l'érablière à bouleau jaune. *Manuel de foresterie* (eds J.A. Bérard & M. Côté), pp. 183-196. Presses de l'Université Laval & Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Québec.
- Gunnarsson, U. & Rydin, H. (1998) Demography and recruitment of Scots pine on raised bogs in eastern Sweden and relationships to microhabitat differentiation. *Wetlands*, **18**, 133-141.

- Gunnarsson, U., Rydin, H. & Sjörs, H. (2000) Diversity and pH changes after 50 years on the boreal mire Skattlösbergs Stormosse, Central Sweden. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 277-286.
- Hillman, G.R. (1992) Some hydrological effects of peatland drainage in Alberta's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**, 1588-1596.
- Hu, F.S. & Davis, R.B. (1995) Postglacial development of a Maine bog and paleoenvironmental implications. *Canadian Journal of Botany*, **73**, 638-649.
- Hughes, P.D.M. & Dumayne-Peaty, L. (2002) Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK. *Journal of Ecology*, **90**, 456-471.
- Jacobson, G.L. & Bradshaw, R.H.W. (1981) The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*, **16**, 80-96.
- Jacobson, G.L., Almquist-Jacobson, H. & Winne, J.C. (1991) Conservation of rare plant habitat: insights from the recent history of vegetation and fire at Crystal Fen, northern Maine, USA. *Biological Conservation*, **57**, 287-314.
- Jasieniuk, M.A. & Johnson, E.A. (1982) Peatland vegetation organization and dynamics in the western subarctic, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 2581-2593.
- Jowsey, P.C. (1966) An improved peat sampler. *New Phytologist*, **65**, 245-248.
- Klinger, L.F. (1996) The myth of the classic hydrosere model of bog succession. *Arctic and Alpine Research*, **28**, 1-9.
- Kuhry, P. (1994) The role of fire in the development of *Sphagnum*-dominated peatlands in western boreal Canada. *Journal of Ecology*, **82**, 899-910.

- Kuhry, P., Nicholson, B.J., Gignac, L.D., Vitt, D.H. & Bayley, S.E. (1993) Development of *Sphagnum*-dominated peatlands in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany*, **71**, 10-22.
- Lavoie, C. (2001) Les arthropodes. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 175-180. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Lavoie, C., Zimmermann, C. & Pellerin, S. (2001) Peatland restoration in southern Québec (Canada): a paleoecological perspective. *Écoscience*, **8**, 247-258.
- Lavoie, M. & Richard, P.J.H. (2000) The role of climate on the developmental history of Frontenac Peatland, southern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 668-684
- Lees, J.C. (1972) Soil aeration and Sitka spruce seedling growth in peat. *Journal of Ecology*, **60**, 343-349.
- Lewis, F.J. & Dowding, E.S. (1926) The vegetation and retrogressive changes of peat areas ("muskegs") in central Alberta. *Journal of Ecology*, **14**, 317-341.
- Lieffers, V.J. & Rothwell, R.L. (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.
- Lieffers, V.J. & Rothwell, R.L. (1987) Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of the water table. *Canadian Journal of Botany*, **65**, 817-821.
- Lortie, G. (1983) Les diatomées fossiles de deux tourbières ombrotrophes du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **37**, 159-177.
- MacDonald, G.M. (1993) Methodological falsification and the interpretation of palaeoecological records: the cause of the early Holocene birch decline in western Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **79**, 83-97.

- Macdonald, S.E. & Yin, F. (1999) Factors influencing size inequality in peatland black spruce and tamarack: evidence from post-drainage release growth. *Journal of Ecology*, **87**, 404-412.
- Malmer, N., Svensson, B.M. & Wallén, B. (1994) Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**, 483-496.
- Mauquoy, D. & Barber, K. (1999a) A replicated 3000 yr proxy-climate record from Coom Rigg Moss and Felicia Moss, the Border Mires, northern England. *Journal of Quaternary Science*, **14**, 263-275.
- Mauquoy, D. & Barber, K. (1999b) Evidence for climatic deteriorations associated with the decline of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. in six ombrotrophic mires from northern England and the Scottish Borders. *Holocene*, **9**, 423-437.
- McNally, A. & Doyle, G.J. (1984) A study of subfossil pine layers in a raised bog complex in the Irish Midlands: 1. Palaeowoodland extent and dynamics. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, **84B**, 57-70.
- Moore, P.D. (2002) The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation*, **29**, 3-20.
- Morin, Y. (1993a). La lente ouverture d'une région marginale, 1653-1790. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 99-132. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Morin, Y. (1993b) Une nouvelle région de colonisation au Québec, 1790-1830. *Histoire du Bas-Saint-Laurent* (eds J.-C. Fortin & A. Lechasseur), pp. 133-172. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Ohlson, M., Økland, R.H., Nordbakken, J.-F. & Dahlberg, B. (2001) Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos*, **94**, 425-432.
- Ohlson, M. & Zackrisson, O. (1992) Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**, 1869-1877.

- Pakarinen, P. (1994) Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **20**, 173-183.
- Parent, S., Morin, H. & Messier, C. (2000) Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 513-518.
- Payette, S. (1988) Late-Holocene development of subarctic ombrotrophic peatlands: allogenic and autogenic succession. *Ecology*, **69**, 516-531.
- Pellerin, S. & Lavoie, C. (2000) Peatland fragments of southern Quebec: recent evolution of their vegetation structure. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 255-265.
- Pepin, S., Plamondon, A.P. & Britel, A. (2002) Water relations of black spruce trees on a peatland during wet and dry years. *Wetlands*, **22**, 225-233.
- Pilcher, J.R., Baillie, M.G.L., Brown, D.M., McCormac, F.G., MacSweeney, P.B. & McLawrence, A.S. (1995) Dendrochronology of subfossil pine in the north of Ireland. *Journal of Ecology*, **83**, 665-671.
- Popper, K.R. (1965) *Conjectures and refutations: the growth of scientific knowledge*. 2nd ed. Routledge and Kegan Paul, London.
- Prévost, M., Plamondon, A. & Roy, V. (2001) La production forestière. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 423-447. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Richard, P.J.H., Larouche, A.C. & Lortie, G. (1992) Paléophytogéographie et paléoclimats postglaciaires dans l'ouest du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, **46**, 151-172.
- Ritchie, J.C. (1985) Late-Quaternary climatic and vegetational change in the lower Mackenzie basin, northwest Canada. *Ecology*, **66**, 612-621.

- Rothwell, R.L., Silins, U. & Hillman, G.R. (1996) The effects of drainage on substrate water content at several forested Alberta peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 53-62.
- Russell, E.W.B., Davis, R.B., Anderson, R.S., Rhodes, T.E. & Anderson, D.S. (1993) Recent centuries of vegetational change in the glaciated north-eastern United States. *Journal of Ecology*, **81**, 647-664.
- Silins, U. & Rothwell, R.L. (1999) Spatial patterns of aerobic limit depth and oxygen diffusion rate at two peatlands drained for forestry in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 53-61.
- Smith, R.S. & Charman, D.J. (1988) The vegetation of upland mires within conifer plantations in Northumberland, northern England. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 579-594.
- Smith, T. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49-69.
- Svensson, G. (1988) Bog development and environmental conditions as shown by the stratigraphy of Store Mosse mire in southern Sweden. *Boreas*, **17**, 89-111.
- Van Seters, T.E. & Price, J.S (2001) The impact of peat harvesting and natural regeneration on the water balance of an abandoned cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*, **15**, 233-248.
- Van Seters, T.E. & Price, J.S (2002) Towards a conceptual model of hydrological change on an abandoned cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*, **16**, 1965-1981.
- Winkler, M.G. (1988) Effect of climate on development of two *Sphagnum* bogs in south-central Wisconsin. *Ecology*, **69**, 1032-1043.
- Wohlfarth, B., Skog, G., Possnert, G., & Holmquist, B. (1998) Pitfalls in the AMS radiocarbon-dating of terrestrial macrofossils. *Journal of Quaternary Science*, **13**, 137-145.

Yefremova, T.T. & Yefremov, S.P. (1996) Ecological effects of peat fire on forested bog ecosystems. *Fire in ecosystems of boreal Eurasia* (eds J.G. Goldammer & V.V. Furyaev), pp. 350-357. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Chapitre VI

Conclusion générale

6 CONCLUSION GÉNÉRALE

6.1 LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DE LA RECHERCHE

Les recherches en écologie historique permettent d'étudier des phénomènes difficilement observables sur une courte période de temps. Les résultats de tels travaux favorisent un meilleur aménagement et une gestion éclairée des milieux naturels (Foster 1992). Dans cette thèse, une approche historique a donc été employée afin (i) de reconstituer la dynamique récente de tourbières isolées au sein d'une trame agricole, (ii) de déterminer les facteurs anthropiques et/ou environnementaux responsables des changements récents observés au sein de leur structure et de leur composition, et (iii) d'évaluer la résilience des tourbières. Afin d'atteindre ces objectifs, les tourbières de la région Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte, dans le Bas-Saint-Laurent, ont été étudiées.

Dans un premier temps, une analyse spatio-temporelle des perturbations anthropiques ayant affecté les tourbières au cours de la période 1929-2000 a été effectuée (Chapitre II). Cette analyse a clairement montré que l'état des tourbières s'est rapidement et considérablement dégradé au cours du dernier siècle. En effet, environ 60% de leur superficie totale a été perturbée par les activités humaines. La récolte de tourbe à des fins horticoles (50% des superficies perturbées), la coupe forestière (33%) et l'agriculture (13%) sont les principales causes de dégradation des tourbières. Toutefois, bien que les superficies perturbées soient importantes, seulement 12% de celles-ci le sont de façon définitive, et ce, essentiellement en raison de leur transformation en champs agricoles.

Dans une région comme le Bas-Saint-Laurent, les tourbières à l'état naturel sont peu nombreuses et généralement de très petite superficie. Dans ce contexte, la conservation de fragments de tourbières exploitées peut constituer une alternative intéressante en matière de conservation. Afin d'évaluer si ces fragments constituent une option valable en matière de conservation à long terme des tourbières, une analyse de la dynamique récente de quelques fragments localisés au sein de tourbières ayant été exploitées à des fins horticoles a été effectuée (Chapitre III). À l'aide d'analyses macrofossiles et de photographies aériennes, il a été démontré que les fragments résiduels des tourbières exploitées sont des milieux

dynamiques où les communautés végétales sont susceptibles de se transformer de façon considérable sur une courte période de temps. En effet, certains fragments ouverts dominés par les sphaignes se sont récemment transformés (depuis 1940) en sites forestiers. Le feu et le drainage des terres agricoles périphériques pourraient être à l'origine de l'expansion du couvert forestier dans les fragments tourbeux. Puisque la plupart des fragments sont encore aujourd'hui affectés par le drainage et les feux, il est probable que plusieurs tourbières ouvertes deviennent forestières à plus ou moins brève échéance. Ainsi, la conservation des fragments tourbeux ne devrait pas être considérée comme une solution aux problèmes de conservation des tourbières ouvertes dans le sud du Québec.

L'étude de la dynamique récente des fragments résiduels des tourbières exploitées a révélé que quelques sites avaient été fortement envahis par le pin gris au cours des dernières décennies. Grâce aux analyses macrofossiles et dendrochronologiques, il a été démontré (Chapitre IV) que les pinèdes grises se sont établies au cours des 80 dernières années, principalement entre 1920 et 1945. Ce phénomène est un événement sans précédent au cours des 8900 dernières années, du moins dans deux tourbières de la région du Bas-Saint-Laurent où des analyses macrofossiles complètes furent réalisées (Le Parc : Chapitre IV; Bois-des-Bel : Lavoie *et al.* 2001). La présence d'horizons de charbons de bois indique que les feux ont favorisé l'expansion du pin gris en permettant la dissémination des graines et en créant un lit de germination favorable. Une période climatique plus sèche que la normale au début du 20^e siècle semble aussi avoir facilité le phénomène.

Dans les deux chapitres mentionnés précédemment, les travaux ont porté principalement sur les fragments de tourbières où une extraction de la tourbe pour la production de terreaux horticoles avait eu lieu à proximité. Dans le Chapitre V, la dynamique récente de l'ensemble des tourbières de la région choisie a été étudiée. À l'aide de techniques paléoécologiques et historiques, il a été démontré qu'une expansion généralisée du couvert forestier est survenue dans les tourbières à la suite de la colonisation du territoire par les agriculteurs (vers 1800). De façon plus spécifique, les analyses macrofossiles ont montré que la végétation des tourbières avant la colonisation avait principalement une structure ouverte dominée par les sphaignes. Après la colonisation le couvert végétal de plusieurs sites est devenu forestier avec peu ou pas de sphaignes. Notons que les deux phénomènes (augmentation du couvert forestier et début de

la colonisation) ne sont pas nécessairement synchrones. Il a aussi été démontré, à l'aide de l'analyse de photographies aériennes, qu'entre 1948 et 1995 il y a eu un gain de 137 ha d'habitats forestiers dans les tourbières. Cette quantification du phénomène de boisement naturel est une contribution importante de la thèse. Il s'agit en effet de la première fois que l'on constate en Amérique du Nord et en Europe une augmentation quasi-simultanée du couvert forestier de l'ensemble des tourbières ombrotrophes d'une région. Une période climatique plus sèche au début du 20^e siècle, le drainage des tourbières dû aux activités humaines (extraction de la tourbe, agriculture) et les feux seraient les principales causes des changements qui sont survenus dans la structure végétale des tourbières.

De façon générale, l'ensemble de la thèse a fait ressortir de façon claire l'importance d'utiliser une approche historique qui combine plusieurs techniques dans les études écologiques. Elle a également montré la nécessité de bien connaître l'histoire individuelle de chaque site étudié afin de déterminer les causes des changements qui sont survenus en leur sein.

6.2 LES TOURBIÈRES ISOLÉES DANS UNE TRAME AGRICOLE : DES ÉCOSYSTÈMES RÉSILIENTS?

La thèse a permis de démontrer que la structure de végétation des tourbières isolées dans une trame agricole peut se modifier de façon considérable sur une courte période de temps. En effet, les tourbières étaient, au début du siècle, composées principalement d'habitats ouverts dominés par les sphaignes alors qu'elles sont aujourd'hui surtout caractérisées par des habitats forestiers avec peu ou pas de sphaignes. Les tourbières ont donc changé d'état d'équilibre. Ce changement a principalement été causé par le feu, un climat sec et le drainage d'origine anthropique. Le fait que les tourbières étudiées aient subi des changements aussi importants et rapides à la suite de perturbations suggère que les tourbières de la région de Rivière-du-Loup – L'Isle-Verte ne sont pas des écosystèmes résilients, ce qui semble confirmer l'hypothèse de départ.

6.3 POURQUOI LES TOURBIÈRES ISOLÉES DANS UNE TRAME AGRICOLE ONT-ELLES CHANGÉES D'ÉTAT D'ÉQUILIBRE?

Les changements de structure végétale des tourbières isolées dans une trame agricole sont probablement liés au fait que depuis peu, elles sont soumises à des perturbations multiples se produisant de façon plus ou moins simultanée. Par exemple, les analyses macrofossiles ont montré que par le passé les feux dans les tourbières de la région d'étude étaient des phénomènes relativement rares se produisant à tous les 800 ans (Lavoie *et al.* 2001) ou à tous les 2500 ans (Chapitre IV). Au cours du 20^e siècle, les feux sont devenus beaucoup plus fréquents en raison de la négligence humaine ou comme mode d'élimination des débris indésirables ou de dépôt tourbeux peu propices à l'agriculture, et aussi parce que le drainage rend les conditions à la surface des tourbières plus propices au déclenchement et à la propagation des feux (Chapitres IV et V). Comme les incendies se multiplient, les chances qu'ils se produisent lors d'une période climatique sèche favorable à l'établissement et à la croissance des arbres (comme ce fut le cas au début du 20^e siècle) sont plus élevées. Lorsque l'on classe les tourbières en fonction de l'augmentation récente (1948-1995) de leur couvert forestier et que l'on observe quelles sont les principales causes de leur boisement, on remarque qu'en général l'augmentation du couvert forestier est plus importante dans les sites où plus d'une perturbation est en cause (Figure 6.1). Cette constatation semble donc corroborer l'hypothèse selon laquelle les changements d'état d'équilibre des tourbières sont liés à la multiplication des perturbations sur une période de temps relativement courte.

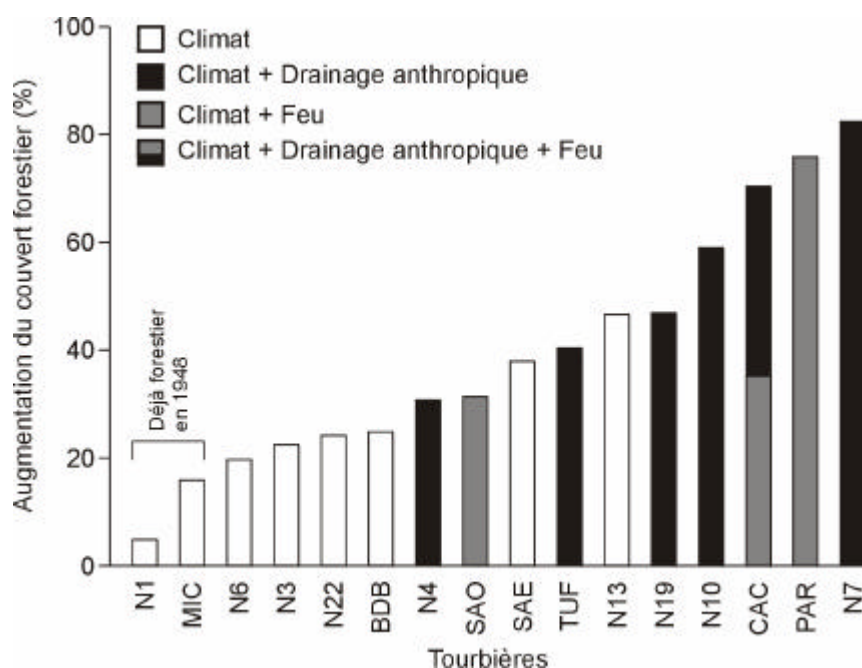


Figure 6.1 Augmentation du couvert forestier selon les tourbières et causes de l'augmentation du couvert forestier.

6.4 IMPLICATIONS POUR UNE MEILLEURE GESTION DES TOURBIÈRES

Il semble que la conservation de certaines tourbières dans leur intégralité soit préférable à la protection de fragments tourbeux (Chapitre III). Dans les régions où l'exploitation des tourbières est déjà une activité fort répandue, les fragments résiduels devraient néanmoins faire l'objet d'une certaine considération dans la mesure où ce sont les derniers vestiges d'habitats beaucoup plus répandus dans un passé récent. Ces fragments peuvent servir de refuges pour la faune et la flore des tourbières, bien qu'ils soient d'une utilité limitée pour les espèces inféodées aux grandes tourbières ouvertes telle la paruline à couronne rousse (Calmé & Desrochers 1999). Ils peuvent également servir de source de diaspores pour la recolonisation naturelle (Salonen & Setälä 1992; Campbell 2002) ou assistée (Rochefort 2001) des sites perturbés.

D'autre part, il importe de contrôler les facteurs qui peuvent contribuer au boisement des tourbières, tels le drainage et les feux, surtout dans les sites où des espèces envahissantes comme le pin gris sont présentes. L'augmentation du couvert forestier dans les tourbières risque en effet de causer des changements importants dans les écosystèmes tourbeux comme

une modification des conditions hydrologiques et des processus d'accumulation de la matière organique (Ohlson *et al.* 2001). En outre, ce sont surtout les milieux ouverts qui présentent un intérêt pour la conservation au Québec puisqu'ils sont exploités en priorité par les industries de tourbe horticole (tourbe de meilleure qualité, sites plus facilement exploitables) et qu'ils sont plus facilement transformables en champs agricoles. Les tourbières ouvertes sont également plus intéressantes en matière de conservation de la biodiversité. Elles contiennent en général une plus grande diversité en espèces végétales et animales, et une plus grande variété de micro-habitats favorables aux insectes (Smith & Charman 1988; Calmé & Desrochers 1999; Lavoie 2001).

Malgré la nécessité de préserver des tourbières ouvertes, il serait injustifié de procéder à un déboisement manuel ou mécanisé des tourbières afforestées, comme c'est habituellement le cas dans les plans de gestion des tourbières européennes (Chambers 1997). Cette pratique peut en effet provoquer des perturbations importantes dans les dépôts organiques et entraîner des modifications à long terme dans la composition végétale des tourbières (Prévost *et al.* 2001). Il est préférable d'agir à titre préventif en minimisant les perturbations, ce qui diminue les chances que des changements dans la structure végétale d'une tourbière se produisent.

6.5 PERSPECTIVES

Cette thèse a contribué à améliorer nos connaissances sur la dynamique récente des tourbières situées au sein de matrices anthropisées. Toutefois, plusieurs points restent encore à éclaircir. Par exemple, il serait pertinent d'étudier un plus grand nombre de tourbières afin d'évaluer le rôle des caractéristiques physiques des sites (superficie, forme, distance à la bordure, position dans la tourbière, etc.) sur le boisement. Il serait également intéressant qu'une étude similaire soit effectuée dans d'autres régions pour vérifier si le phénomène de boisement observé dans le Bas-Saint-Laurent est répandu. Enfin, des études devraient être mises sur pied afin d'évaluer de façon précise les impacts de l'expansion du couvert forestier sur la biodiversité des tourbières et sur le cycle du carbone.

6.6 RÉFÉRENCES

- Calmé, S. & Desrochers, A. (1999) Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia*, **118**, 361-370.
- Campbell, D.R. (2002) *Comprendre la mécanique du processus de recolonisation végétale des tourbières exploitées*. Thèse Ph.D., Université Laval.
- Chambers, F.M. (1997) Bogs as treeless wastes: the myth and the implications for conservation. *Conserving peatlands* (eds L. Parkyn, R.E. Stoneman & H.A.P. Ingram), pp. 168-175. CAB International, Wallingford.
- Foster, D.R. (1992) Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753-772.
- Lavoie, C. (2001) Les arthropodes. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 175-180. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Lavoie, C., Zimmermann, C. & Pellerin, S. (2001) Peatland restoration in southern Québec (Canada): a paleoecological perspective. *Écoscience*, **8**, 247-258.
- Ohlson, M., Økland, R.H., Nordbakken, J.-F. & Dahlberg, B. (2001) Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos*, **94**, 425-432.
- Prévost, M., Plamondon, A. & Roy, V. (2001) La production forestière. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 423-447. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Rochefort, L. (2001) Restauration écologique. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds S. Payette & L. Rochefort), pp. 449-504. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Salonen, V. & Setälä, H. (1992) Plant colonization of bare peat surface – relative importance of seed availability and soil. *Ecography*, **15**, 199-204.
- Smith, R.S. & Charman, D.J. (1988) The vegetation of upland mires within conifer plantations in Northumberland, northern England. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 579-594.

Annexe 1

Annexe 1 Pourcentage des points d'échantillonnage comportant une espèce donnée pour chacune des stations d'échantillonnage.

ARBRES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Abies balsamea</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>Betula papyrifera</i>	0	0	10.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.7	0	0	0	0	0
<i>Betula populifolia</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Larix laricina</i>	0.7	2.0	0.2	3.6	2.7	3.9	12.9	2.0	18.8	23.1	0	59.4	13.2	15.0	4.5	3.9	5.4	0	0.9	0	8.2	0	4.3	4.8
<i>Picea mariana</i>	85.5	39.9	7.0	10.4	68.5	79.9	51.5	4.8	36.7	88.2	0	31.1	88.9	56.7	4.1	7.5	59.9	34.5	35.1	80.0	51.9	79.4	39.2	0
<i>Pinus banksiana</i>	0	0	66.2	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.3	8.2	0	69.8	55.6	9.5	0	51.5	0	2.3
<i>Sorbus americana</i>	0	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thuja occidentalis</i>	0	0	0	1.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	85.5	40.8	78.2	14.5	69.8	81.2	60.3	6.8	51.2	93.3	0	76.9	91.8	66.9	11.3	17.2	61.0	85.7	76.6	84.6	57.4	90.2	42.6	7.0

ÉRICACÉES ARBUSTIVES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Andromeda glaucophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	7.7	42.9	0.2	31.1	2.3	1.1	22.4	7.7	47.4	4.3	58.7	0	0.2	13.6	24.7	29.7	38.8	0	0.5	0	25.2	0.7	44.2	20.9
<i>Kalmia angustifolia</i>	22.7	28.8	11.8	83.2	20.0	19.5	40.1	82.3	49.0	18.1	67.3	36.3	5.9	37.2	83.9	52.6	62.8	8.8	4.1	2.0	43.5	20.4	30.8	50.1
<i>Kalmia polifolia</i>	0	3.9	0	0.9	0	0.2	13.2	0.2	22.9	1.4	6.3	0.2	0	8.8	1.1	8.2	10.2	0	0	0.2	5.2	0	10.0	5.4
<i>Ledum groenlandicum</i>	27.4	35.4	18.4	52.8	13.8	18.1	37.9	37.6	47.6	12.5	59.9	63.0	1.8	15.2	22.7	28.6	38.3	5.9	1.4	0	44.0	18.6	39.0	27.0
<i>Rhododendron canadense</i>	0.5	10.2	0	0	27.9	8.8	16.6	0	0.9	0.7	3.2	37.9	5.4	7.5	3.9	3.4	9.8	0	0	0.2	0	1.1	0.2	2.0
<i>Vaccinium angustifolium</i>	10.0	1.4	5.7	17.2	10.0	11.1	29.9	30.4	15.0	14.2	31.3	25.6	13.2	34.2	8.8	4.1	22.9	9.5	6.6	2.5	2.9	27.4	11.8	13.6
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
Total	44.4	76.9	33.1	95.9	54.9	42.9	84.4	95.5	93.0	36.7	99.5	90.7	23.6	76.4	94.8	82.8	91.2	21.5	10.9	4.5	78.7	49.4	83.4	81.4

CYPÉRACÉES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Carex magellanica</i>	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex trisperma</i>	10.2	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	0
<i>Eriophorum vaginatum</i>	8.6	2.9	0	0	0	0	1.6	0	6.1	0	0	0	0	0.7	0.2	13.2	0	0	0	0	3.2	0	16.6	0.9
Indéterminé	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.7	0.5	0	0	0	0	0	0	0
Total	17.9	4.3	0	0	0	0	1.6	0	7.3	0	0	0	0	0.7	0.2	15.9	0.5	0	0	0	3.2	0	17.2	0.9

AUTRES PLANTES VASCULAIRES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF	
<i>Amelanchier bartramiana</i>	0	0	0	0.5	2.0	0.9	0	0.2	0	0.5	0.7	0.2	0.2	1.6	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
<i>Amelanchier stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aronia melanocarpa</i>	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	2.7	0.9	0	0	0.7	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0.7
<i>Clintonia borealis</i>	0	0.2	0	0	0.9	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coptis trifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	2.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cornus canadensis</i>	0	0	0	0	6.3	0	0	0.9	0	0	0	10.7	0.5	0.5	0	0	0	0	6.8	0	0	0	0	0	0.2
<i>Cypripedium acaule</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Drosera rotundifolia</i>	0.7	15.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0	1.1	0	0	0	0	1.6	0	4.5	0	
<i>Empetrum nigrum</i>	0	5.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gaultheria hispidula</i>	5.9	0	0	0	0.2	2.7	0.9	0	0	0.9	0	0	0.5	1.1	0	0	0	0	0	0	0	3.6	0.2	0	
<i>Geocaulon lividum</i>	0	0.2	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Maianthemum canadense</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Maianthemum trifolium</i>	3.4	7.0	0	0.2	0.5	0	1.6	3.4	19.0	0	0	0	0	0	0	13.2	0	0	0	0.2	19.5	0	12.7	0	
<i>Melampyrum lineare</i>	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monotropa uniflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrica gale</i>	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.9	0	0	0	
<i>Nemopanthus mucronatus</i>	2.0	0	0	1.8	4.8	2.0	0	0	0.2	6.3	0	1.1	0	0	0.2	0	0.5	0.5	0.2	1.1	0	0.2	0	0.5	

<i>Pteridium aquilinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.5	3.4	0	0.2	0	0
<i>Rhamnus alnifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus chamaemorus</i>	0	14.1	0	0.2	0.7	0.2	0	5.7	4.1	0	0.2	0.5	0	0	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	1.8
<i>Sarracenia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.9	0	0	0
<i>Trientalis borealis</i>	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	0.7	47.4	0	3.6	0	0.2	0.7	33.1	19.5	0	4.3	0	0	32.0	0.9	7.5	6.3	13.6	1.1	0	45.4	0.2	40.6	12.2
<i>Viburnum nudum</i>	0	0	0	0	0.5	0	0.2	0	0	0.7	0.2	4.5	0	1.6	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0
Total	12.5	63.9	0.9	6.8	15.6	6.1	3.2	42.0	37.4	7.9	8.2	19.0	1.1	36.3	3.6	20.9	7.8	14.1	15.0	4.8	60.5	4.3	49.9	15.9

SPHAIGNES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Sphagnum angustifolium</i>	8.6	7.7	0	53.1	0	0	0	1.6	30.6	0	0	0	0	6.3	0.7	10.0	0	0	0	0	50.1	0	27.7	0
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0	0	0	22.0	21.8	5.2	0	65.8	4.3	12.9	0.5	0	9.7	0.9	68.7	21.1	1.8	2.0	1.1	0	10.2	0	1.6	12.0
<i>Sphagnum fallax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	45.1	0	0	0	0	0	0.2	0	37.9	0	0	0	0	0	1.6	0
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum fuscum</i>	0.7	44.7	0	0.5	0	0.9	37.6	4.3	10.9	0	7.9	0.9	0	50.1	0.9	27.2	2.0	0	0	0	12.9	0.2	32.4	1.8
<i>Sphagnum magellanicum</i>	14.3	9.5	0	3.6	0	0	21.1	5.0	32.9	0	2.3	0	0	5.0	0	42.4	14.5	0	0	0	50.3	0	25.4	5.7
<i>Sphagnum rubellum</i>	3.2	21.3	0.5	0	0	3.9	1.1	19.3	0.9	0	17.2	4.5	0	14.5	13.2	50.6	12.2	0	0	0	0	2.7	9.8	62.1
<i>Sphagnum russowii</i>	36.1	14.5	0	0	0	0	18.6	0	0	2.5	0	0.7	2.9	0.2	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
Total	51.7	74.8	0.5	74.8	21.8	9.8	62.1	73.2	85.0	15.0	27.4	6.1	16.3	71.4	80.7	97.3	57.6	2.0	1.1	0	85.5	2.9	78.0	75.1

AUTRES MOUSSES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Aulacomnium palustre</i>	0	0	0	0	0.2	0	0	6.6	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4	0	0.9	0
<i>Calliergon stramineum</i>	0	0	0	1.8	0	0.2	0	3.6	0	0	0	0	0	0.2	0	3.6	1.4	0	0	0	0	0	0	2.0
<i>Dicranum fuscescens</i>	3.4	0.5	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicranum polysetum</i>	0.5	0.2	0	0.5	4.5	7.3	0.5	0	0	1.4	0.2	0	2.7	2.0	0	0	0	0	0.7	2.5	0	1.1	0	0
<i>Dicranum undulatum</i>	0	0	0	0	0	0.2	0	2.0	0.2	0	0	0	0.2	2.7	0	0	0	0.2	0.2	0	0	0	0	3.6

<i>Hylocomium splendens</i>	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Isopterygiopsis muelleriana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limprichtia revolvens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	0	
<i>Pleurozium schreberi</i>	52.6	3.6	31.5	10.4	60.1	74.4	12.9	7.5	0.9	51.7	6.3	0.2	40.1	1.8	2.0	0	12.0	58.5	72.3	62.8	2.5	50.6	4.3	0.9	
<i>Pohlia nutans</i>	1.4	17.2	0	0	0	0	0.7	0.2	1.4	0.2	4.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.2	0.5	6.6	0	
<i>Polytrichum commune</i>	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.8	0.7	0	0	
<i>Polytrichum strictum</i>	0.9	38.5	0.5	5.7	0.7	0	23.6	69.8	21.1	0	1.4	0	0	3.9	8.2	18.4	1.4	0	0	0	8.8	1.4	17.9	23.6	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.6	0	0	0	3.4	1.6	0.5	0	0	0.7	0	0	3.6	0	0	0	0	0.5	0	0.7	0	3.9	0	0	
<i>Steerecleus serrulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	
<i>Warnstorfia fluitans</i>	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Total	57.1	51.9	31.7	17.5	62.6	77.1	36.3	78.5	23.8	52.2	11.8	0.2	47.8	10.7	10.2	21.5	14.7	5.0	73.0	63.3	16.1	53.7	27.0	27.4	

HÉPATIQUES

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Bazzania trilobata</i>	0.2	0	0	0	0.5	0.7	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calypogeja fissa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephalozia connivens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladopodiella fluitans</i>	2.0	7.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.4	0
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.7	0	0	0	0	0	0	1.4	0	0	0	0
<i>Lophozia ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mylia anomala</i>	7.3	37.9	0	2.3	0	0.7	3.2	38.1	0	0	0.5	0	0	19.7	0	6.6	0	0	0.2	0	4.1	0.2	15.9	7.0
<i>Ptilidium ciliare</i>	0	0.7	0	0	4.3	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	3.6	0	0
Total	9.5	44.0	0	2.3	4.8	14	4.1	38.1	0.2	0	0.5	0	2.9	19.7	0	6.6	0	0	0.2	1.4	4.1	3.9	17.9	7.0

LICHENS

Espèce	BDB1	BDB2	CAC1	CAC2	MIC	N1	N3	N4	N6	N7	N10	N13	N19	N22	PAR1	PAR2	PAR3	PAR4	PAR5	PAR6	SAE2	SAO1	SAO2	TUF
<i>Cladina mitis</i>	0	0	0	0	0.2	0.2	0	0.2	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	17.7	0	2.5
<i>Cladina rangiferina</i>	0	0	0	0.5	0	0.2	0	4.1	0	0	3.4	0	0	1.6	13.8	0	0.5	2.0	0	0.2	0.2	0	0.2	16.8
<i>Cladina stellaris</i>	0	0	0	0	0	1.1	0	0.5	0	0	0	0	0	0.2	0.7	0	0	0	0	0	0	0.9	0	3.9
<i>Cladonia coniocraea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0
<i>Cladonia cristatella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0
<i>Cladonia digitata</i>	0	0	0	0	0	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladonia fimbriata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladonia furcata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.2	0	0
Total	0	0	0	0.5	0.2	3.6	0	4.5	0	0	3.4	0	0.2	2.2	13.8	0	0.5	2.2	0.2	0.2	0.2	19.5	0.2	20.6

Nomenclature taxonomique :

Arbres, éricacées arbustives et autres plantes vasculaires:

Kartesz, J.T. (1994) *A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland*. 2nd ed. Timber Press, Portland.

Sphaignes:

Anderson, L.E. (1990) A checklist of *Sphagnum* in North America north of Mexico. *Bryologist*, **93**, 500-501.

Autres mousses:

Anderson, L.E., Crum, H.A. & Buck, W.R. (1990) List of the mosses of North America north of Mexico. *Bryologist*, **93**, 448-499.

Hépatiques:

Stotler, R. & Crandall-Stotler, B. (1977) A checklist of the liverworts and hornworts of North America. *Bryologist*, **80**, 405-428.

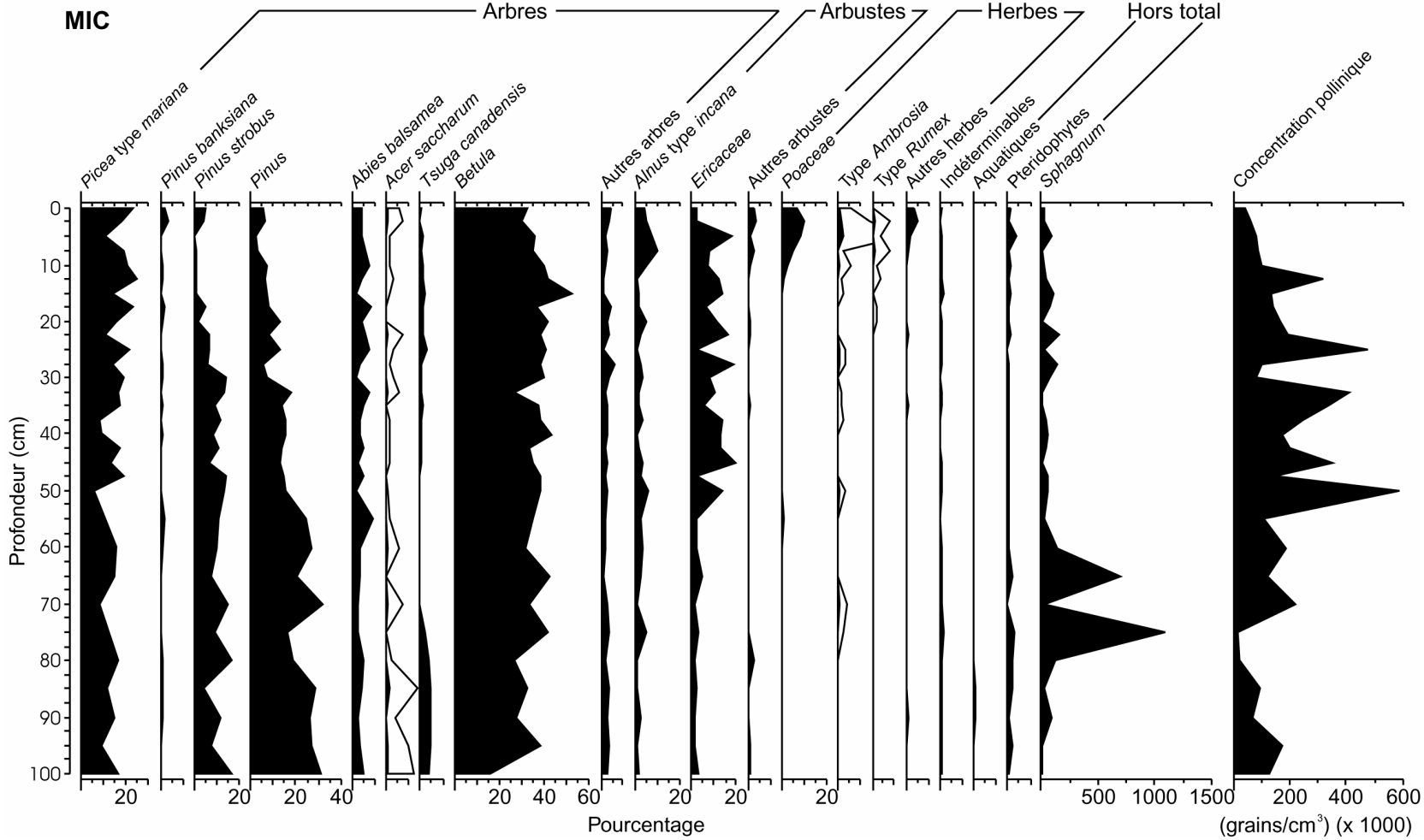
Lichens:

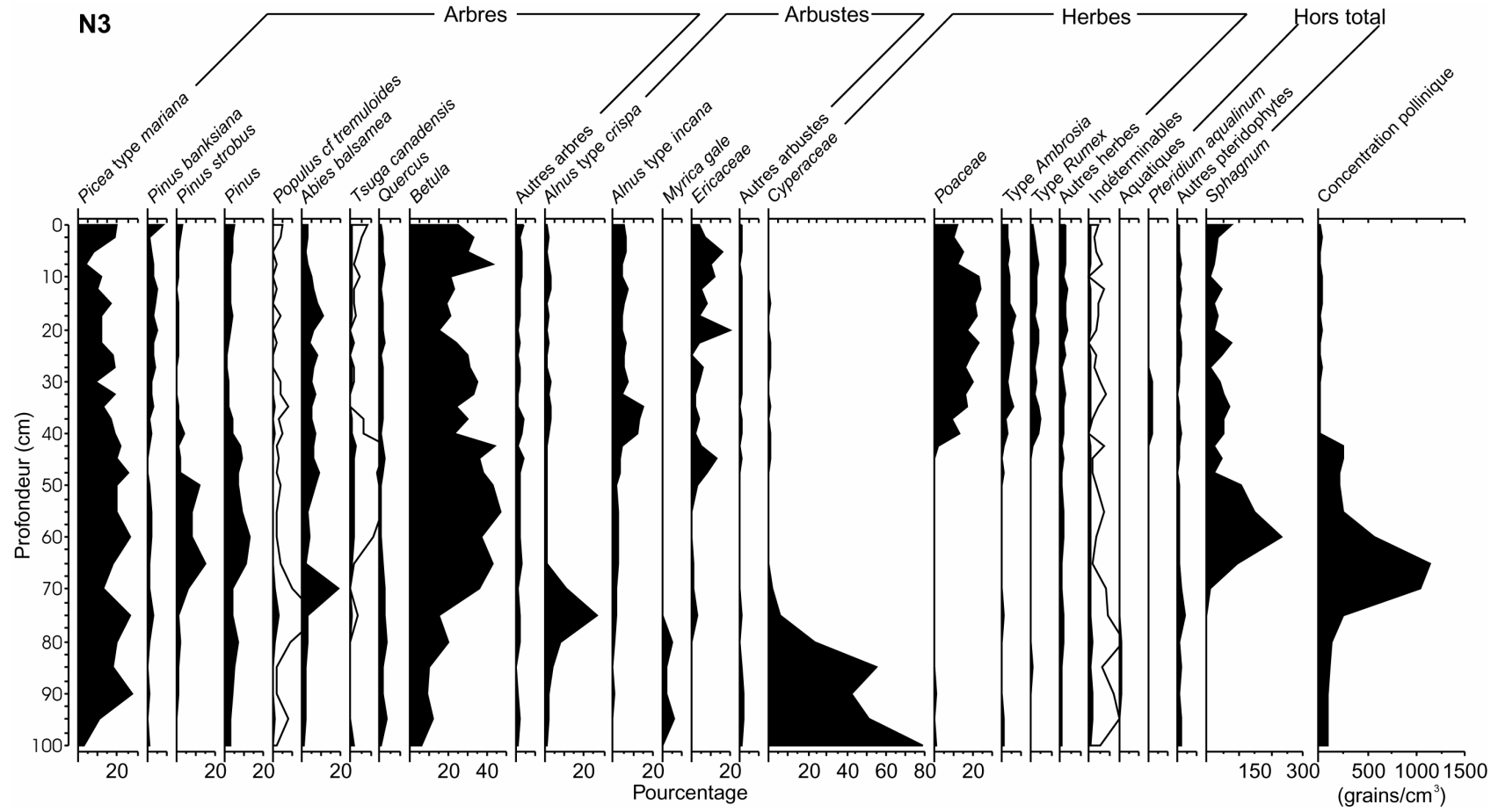
Esslinger, T.L. & Egan, R.S. (1995) A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada. *Bryologist*, **98**, 467-549.

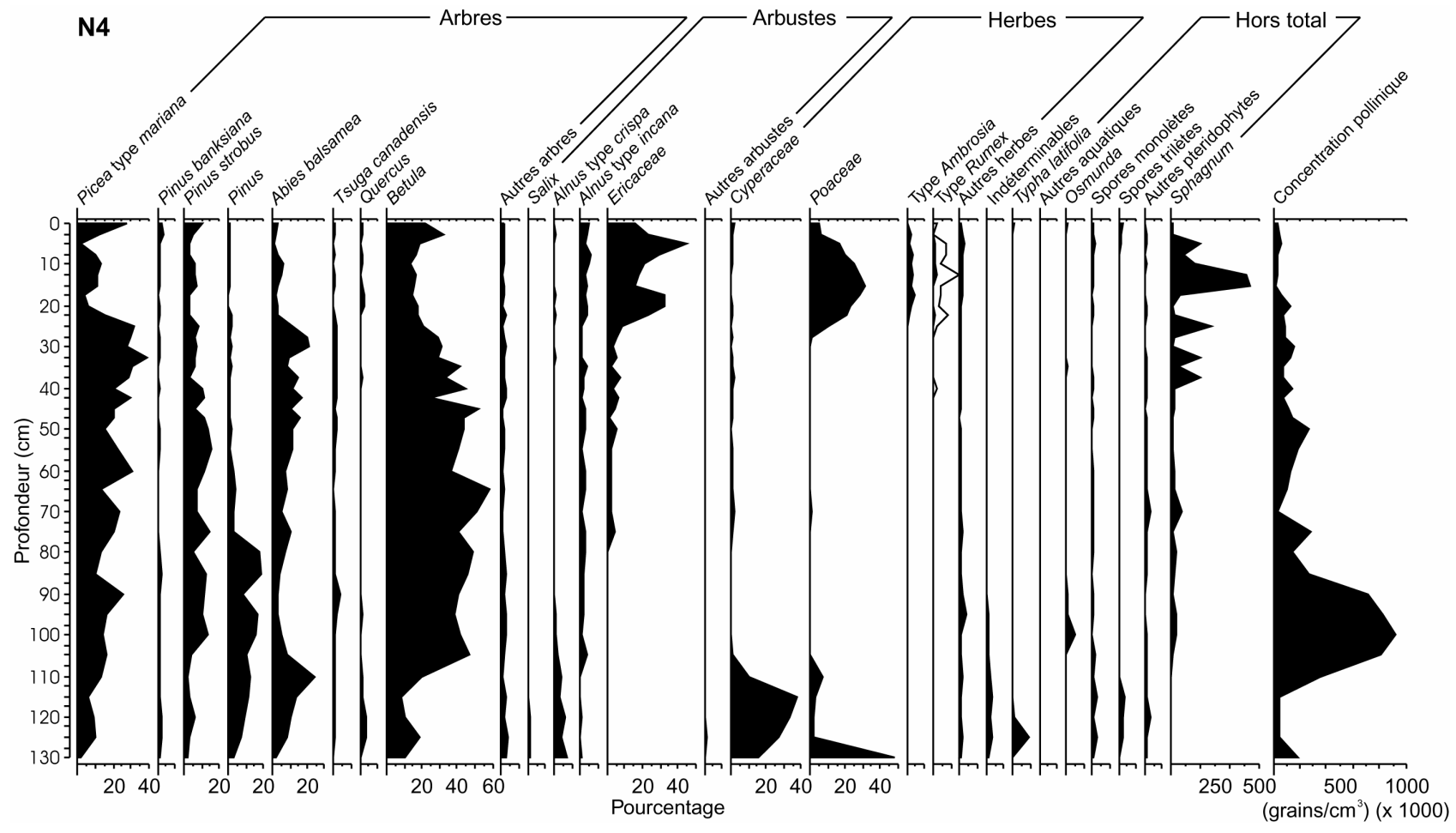
Site	Longitude (N)	Latitude (O)	Altitude (m)
BDB1	47° 57' 19"	69° 26' 50"	15
BDB2	47° 57' 35"	69° 26' 57"	15
CAC1	47° 54' 16"	69° 27' 27"	82
CAC2	47° 53' 47"	69° 26' 32"	76
MIC	47° 51' 30"	69° 26' 13"	95
N1	47° 51' 51"	69° 26' 19"	95
N3	47° 52' 16"	69° 24' 49"	100
N4	47° 52' 32"	69° 30' 16"	38
N6	47° 53' 03"	69° 26' 18"	107
N7	47° 53' 09"	69° 26' 03"	105
N10	47° 54' 18"	69° 23' 53"	122
N13	47° 54' 17"	69° 29' 17"	30
N19	47° 57' 41"	69° 22' 52"	64
N22	47° 58' 13"	69° 20' 41"	67
PAR1	47° 52' 18"	69° 28' 44"	72
PAR2	47° 52' 27"	69° 28' 34"	72
PAR3	47° 52' 32"	69° 28' 42"	72
PAR4	47° 52' 21"	69° 28' 48"	72
PAR5	47° 52' 25"	69° 28' 37"	72
PAR6	47° 52' 29"	69° 28' 41"	72
SAE2	47° 57' 17"	69° 25' 04"	46
SAO1	47° 56' 02"	69° 27' 02"	54
SAO2	47° 56' 07"	69° 27' 03"	54
TUF	47° 58' 07"	69° 22' 03"	66

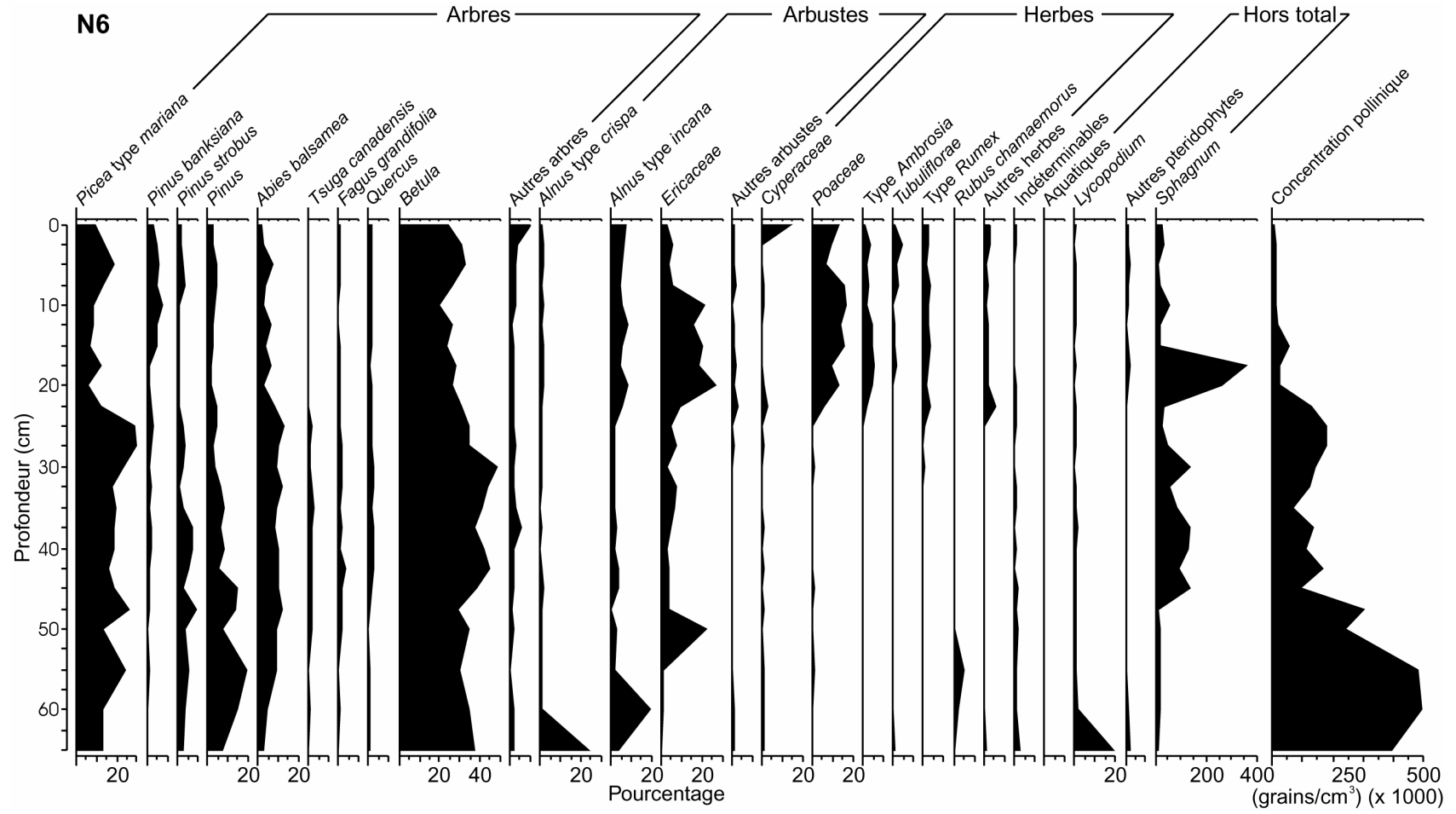
Annexe 2

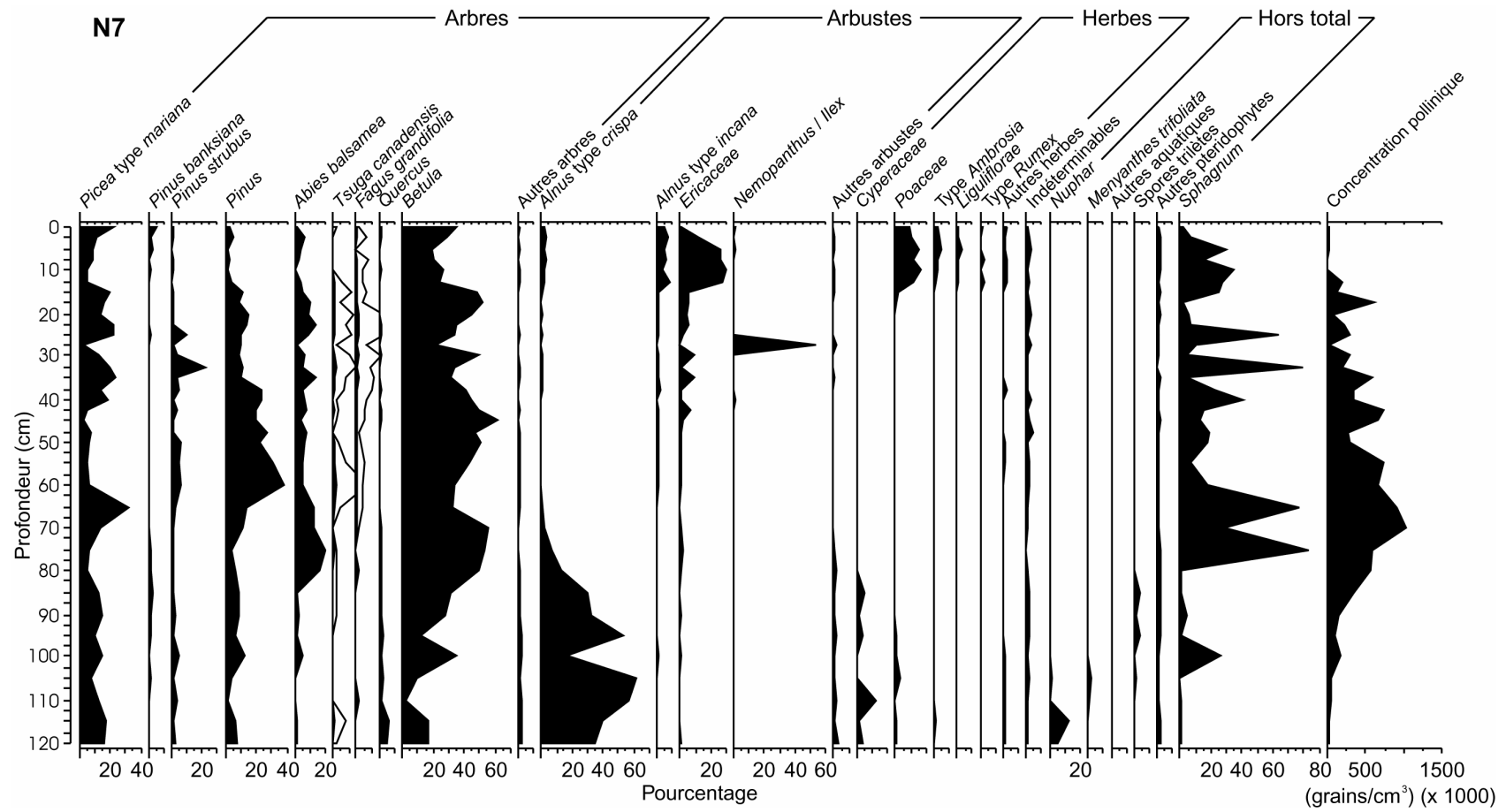
Annexe 2 Diagrammes complets de pourcentage pollinique.

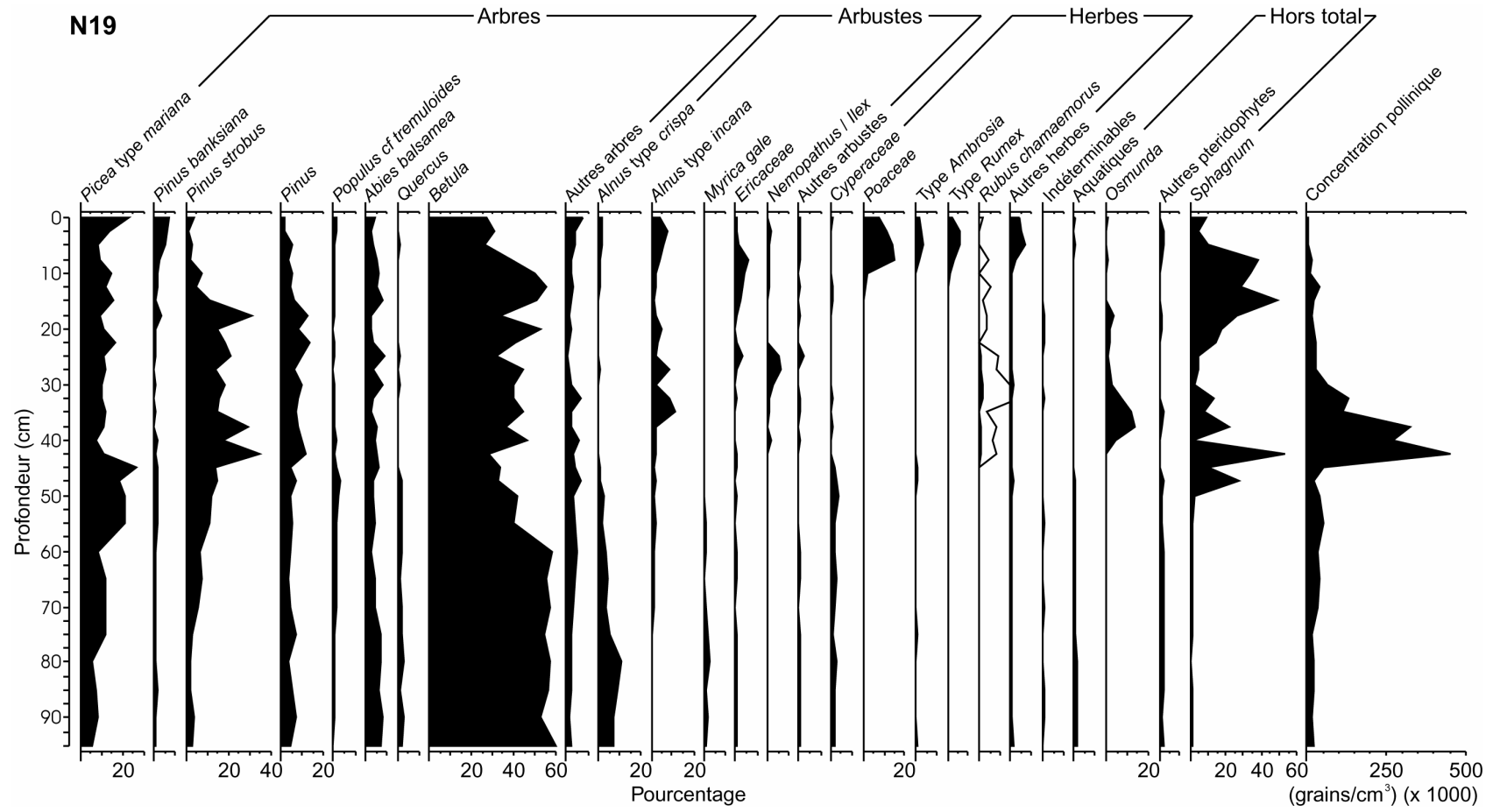


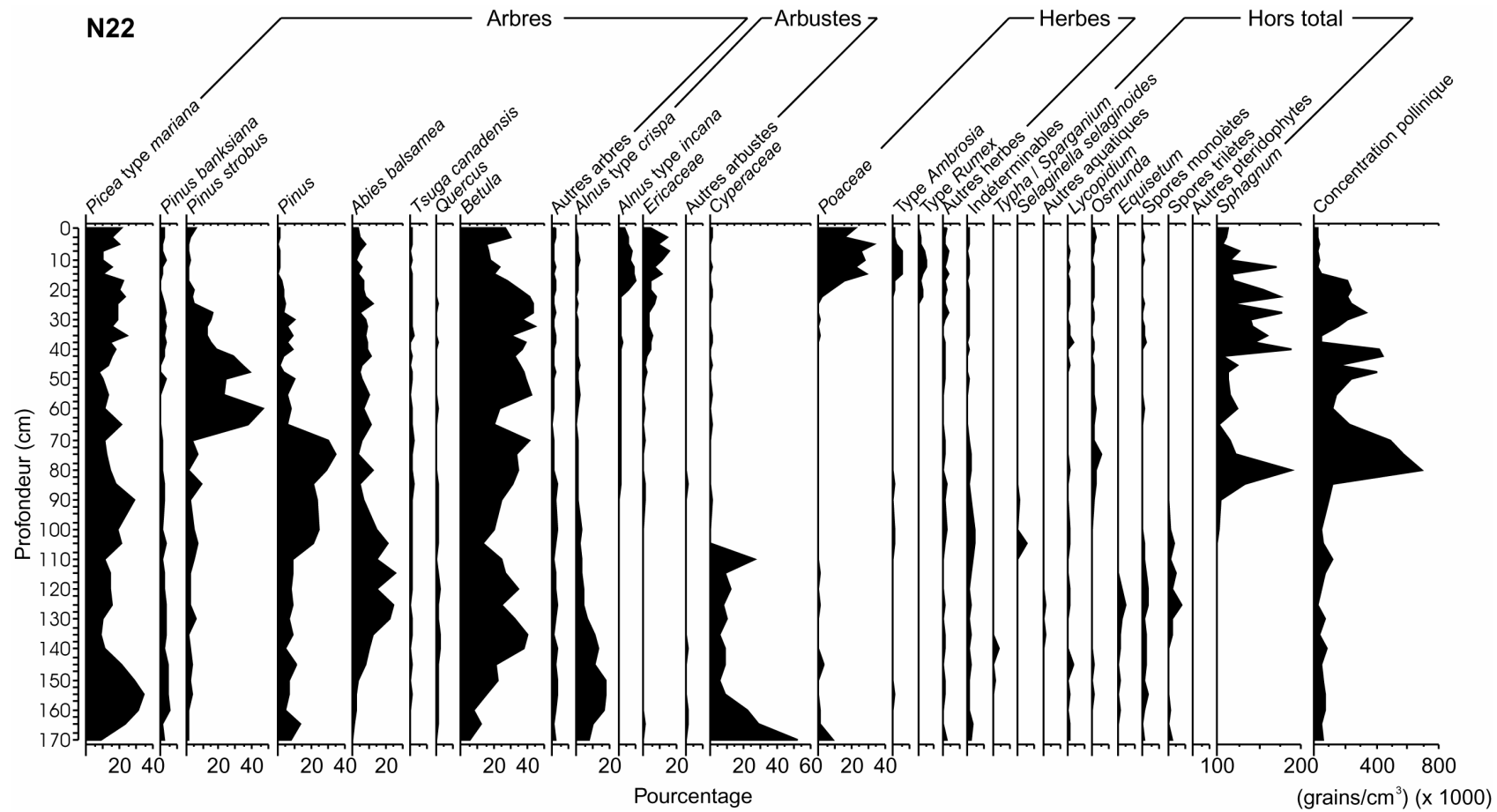






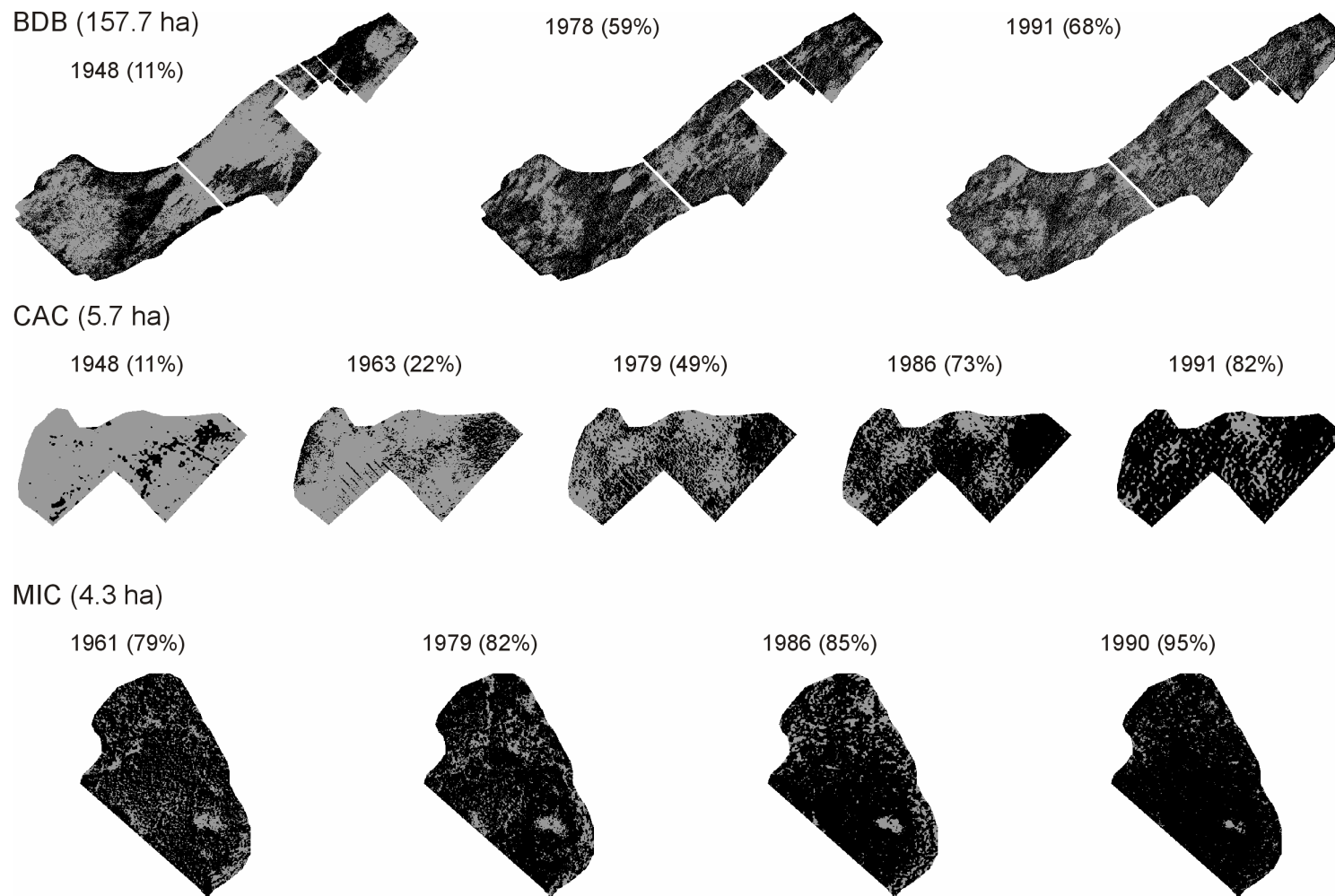






Annexe 3

Annexe 3 Évolution spatio-temporelle du couvert forestier dans les tourbières. Seules les années où il y a une augmentation du couvert forestier d'au moins 1% entre l'année de la photographie aérienne et celle de la photographie précédente, et celles où le pourcentage indiquant une précision de classification supérieure à 90% sont présentées. Le pourcentage de couvert forestier est indiqué.



N1 (4.6 ha)

1948 (85%)



1986 (91%)



1990 (90%)

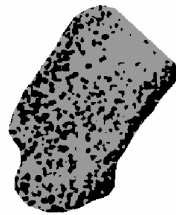


N3 (2.6 ha)

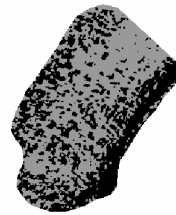
1948 (24%)



1963 (35%)



1986 (42%)



1990 (47%)



N4 (7.4 ha)

1948 (0%)



1963 (2%)



1974 (6%)



1978 (8%)



1979 (11%)



1990 (28%)



1995 (31%)

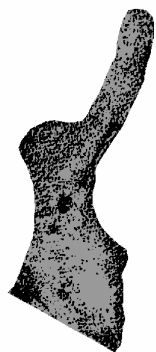


N6 (10.9 ha)

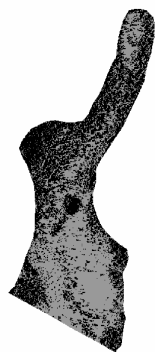
1948 (27%)



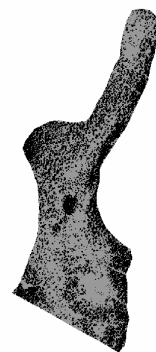
1963 (42%)



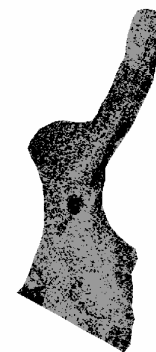
1974 (48%)



1979 (44%)



1986 (42%)



1990 (47%)



N7 (1.5 ha)

1948 (17%)



1963 (32%)



1979 (58%)



1986 (77%)



1990 (93%)

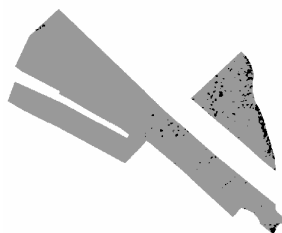


1995 (100%)

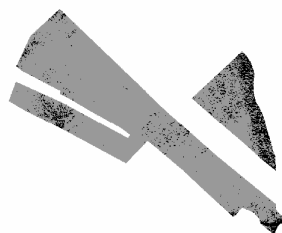


N10 (10.5 ha)

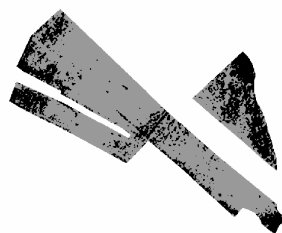
1948 (3%)



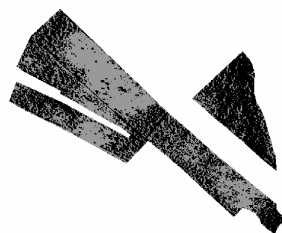
1963 (9%)



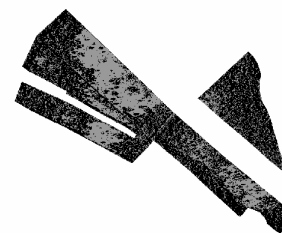
1978 (28%)



1990 (54%)



1995 (62%)

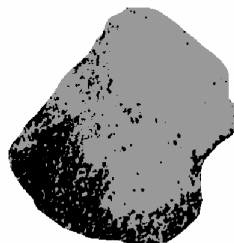


N13 (4.3 ha)

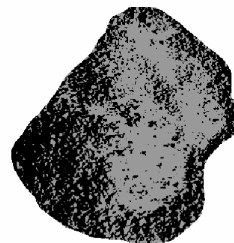
1948 (34%)



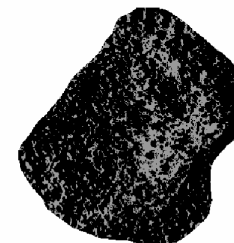
1963 (28%)



1974 (47%)

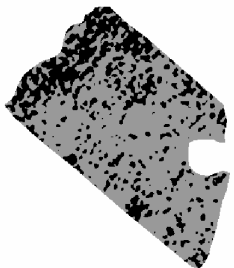


1990 (81%)



N19 (3.5 ha)

1948 (29%)



1963 (53%)



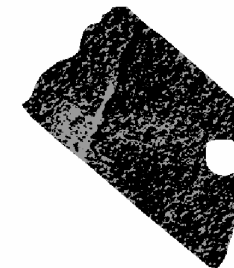
1970 (56%)



1978 (63%)

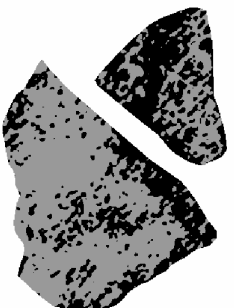


1990 (76%)

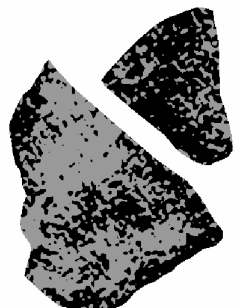


N22 (5.1 ha)

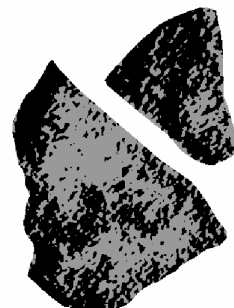
1948 (38%)



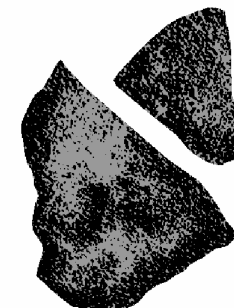
1961 (51%)



1978 (56%)

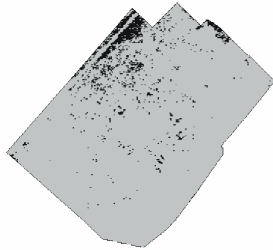


1995 (63%)

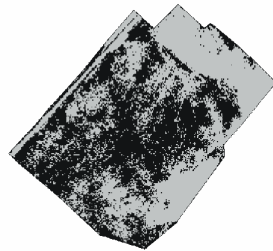


PAR (32.4 ha)

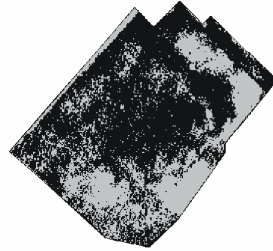
1948 (5%)



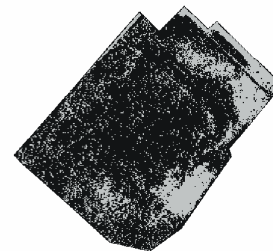
1961 (50%)



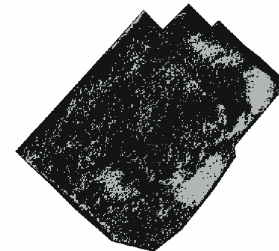
1983 (64%)



1986 (74%)

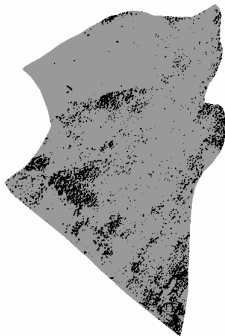


1991 (81%)

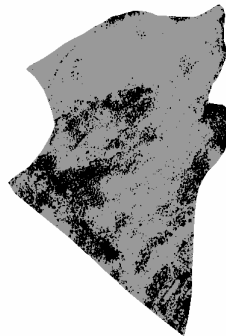


SAE (35.7 ha)

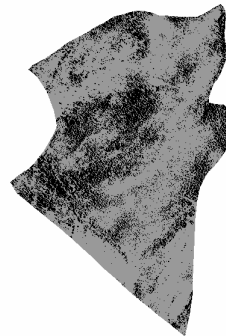
1948 (12%)



1963 (24%)



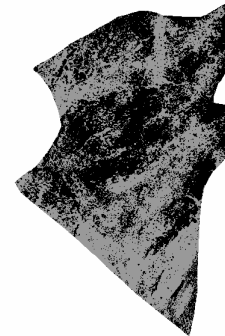
1974 (27%)



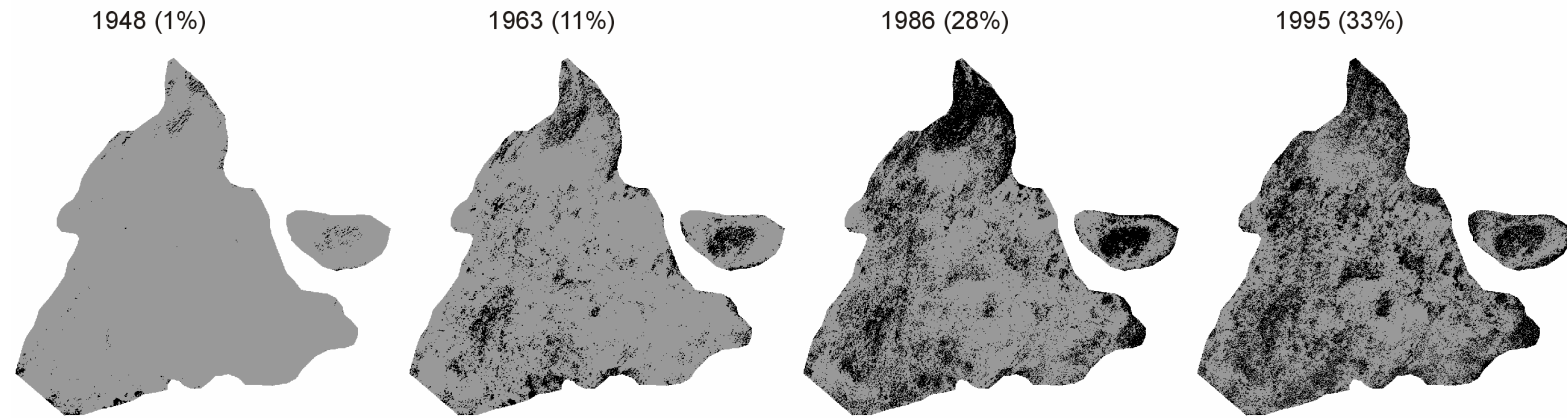
1978 (43%)



1986 (51%)



SAO (115.1 ha)



TUF (2.4 ha)

