



# BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE  
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

## Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

## Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

ÉTUDE DES TOURBIÈRES EN EYOU ISTCHEE BAIE-JAMES :  
DE L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES AUX SCÉNARIOS  
FUTURS SOUS L'EFFET DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

THÈSE  
PRÉSENTÉE  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
MARC-FRÉDÉRIC ETIENNE INDORF

AOÛT 2023

## REMERCIEMENTS

La préparation d'un doctorat est une expérience d'un grand isolement et de solitude. Mais, curieusement, c'est aussi un temps de partage et de convivialité. Les prochaines lignes font état de l'importance de certaines personnes qui ont, le sachant ou non, enrichi cette expérience de recherche. Les personnes nommées ci-après ne représentent qu'une partie de celles qui ont participé à cette aventure. Le format de ces pages m'impose de choisir d'en nommer certaines, ce qui constitue en soi une injustice vis-à-vis des autres qui l'auraient mérité aussi. Je prie d'avance ceux-ci, ainsi que mon lecteur, de bien vouloir me pardonner d'avoir dû faire cette sélection.

Tout d'abord, je tiens à remercier toutes les personnes chères (amis, collègues, collaborateurs, et bien d'autres) qui ont dû accepter mon départ de France vers un autre monde et un autre projet de vie. Je m'excuse auprès d'elles pour le sentiment d'abandon qu'elles ont pu ressentir. De la même manière, je suis reconnaissant envers les gens d'Abitibi-Témiscamingue, et plus largement du Québec et de l'Ontario, qui ont su accueillir chez eux ce bryologue, organiste et grand Jack venu d'ailleurs avec son petit accent franco-états-unien. L'accueil et la formation de nouvelles amitiés ont ponctué ces dernières années. Je suis redevable à toutes les personnes qui m'ont accordé leur temps, leur soutien et compréhension, notamment à ma colocataire et collègue, Martine Gignac, ainsi que toute l'équipe de travail à Dozois.

À mon arrivée en janvier 2018, je me suis lié d'amitié avec mes nouveaux collègues, eux aussi venus d'ailleurs. Ce fut un moment d'enthousiasme et en même temps de grande incertitude, tandis que nous – Éliane Grant, Mariano Feldman, Tana Route et moi-même – devions nous découvrir tout en préparant la première saison de terrain dans un monde complètement étranger. Ce sont ces compagnons de route qui ont marqué ces dernières années et partagé avec moi autant de joies et de succès que de

peines et de frustrations. Je souhaite à chacun très chaleureusement tout le succès dans ses projets personnels et professionnels.

L'étude de terrain n'aurait pas pu se faire sans l'enthousiasme et le courage des auxiliaires de terrain, ni sans leur patience lorsque certains de leurs collègues (tels que Tana et moi-même) discutaient une énième fois du plus court chemin entre la route et la placette, comme s'il y avait beaucoup de choix... Merci à Lysandre Bourgouin et à Juliette Larrivée pour les mois passés ensemble et merci aux autres qui ont séjourné quelques jours avec nous : Nils Ambec, Marion Barbé et Jeffrey Opoku Nyame. Il faut reconnaître que l'engagement de chacun a permis d'éviter les principales embûches et rendu le terrain inoubliable. J'espère que chacun en garde un aussi bon souvenir que moi.

En 2019, des analyses exploratoires effectuées sous ma tutelle par le stagiaire Lilian Car ont permis une première appréciation des données et des pistes possibles à explorer. Sa créativité et son imagination ont marqué cette étape et je lui souhaite un avenir lumineux.

Toute la logistique de terrain et de gestion de laboratoire n'aurait pas pu aboutir sans le regard attentif de Julie Arseneault. Son dévouement, son enthousiasme, son rire et son désir de partage ont été autant appréciés que son amitié et je lui souhaite des années de partage et d'échange avec la prochaine personne qui croisera son chemin. En même temps que Julie, je tiens à remercier tous les membres du laboratoire de bryologie. Celui-ci est un véritable lieu de rencontre, d'échange et de soutien, davantage encore qu'un laboratoire de recherche. Je souhaite qu'il connaisse encore de nombreuses années d'existence et sache accueillir des personnages aussi hauts en couleur et charmants que ceux que j'ai pu y rencontrer.



J'ai également une petite pensée pour les personnes qui ont pris le temps d'échanger et de partager leurs connaissances durant la préparation des objectifs du projet et des méthodes d'analyse. Je pense notamment à David Paré et Fanny Michaud de Ressources naturelles Canada, à Gabriel Magnan de Geotop-UQAM et Katherine Velghe du GRIL-UQAM, et au personnel de H2Lab à Rouyn-Noranda.

Au personnel présent, ancien ou émérite de l'Institut de recherche sur les forêts (IRF), je voue une reconnaissance profonde pour son engagement, sa présence et son écoute. En particulier je pense à Marc-André Gemme, Raynald Julien, Mélissa Lacroix, Sophie Laliberté, Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré et Philippe Marchand. Leur efficacité et leur précision ont toujours été appréciées, y compris lorsque les dossiers et les demandes affluaient sur leur bureau. C'était une vraie équipe en béton, ou devrais-je dire en bois franc ?

Au personnel d'Ouranos je sais gré de son accueil, de sa patience et surtout de son accompagnement au plus fort du confinement. Au sein de cette équipe plusieurs personnes m'ont plus particulièrement accompagné durant ces années : Mourad Labassi, Travis Logan, Romy de Monteiro, Trevor Smith et Robert Siron (à qui je souhaite une belle retraite).

Ensuite, je pense à toutes les personnes rattachées aux partenaires du projet. Je les nomme ici tout en sachant que certaines ont évolué dans leurs parcours professionnel et personnel. L'organisme d'attache mentionné n'est que celui dans lequel je les ai côtoyées. Toute ma reconnaissance à Anissa Amri et son équipe de travail (Mine Renard – Stornoway Diamonds), Lucienne Anctil (Mine Casa Berardi – Hecla Mining), Benoit Croteau (Nation anicinape d'Abitibi8inni), Annie Fréchette (Mine Wabouchi – Nemaska Lithium), Erica Guth (Gouvernement Nation Crie), Anderson Jolly (Gouvernement Nation Crie), Kelly LeBlanc (Gouvernement Nation Crie), Sonia

Légaré (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune), Frédéric Poisson (Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs), Wayne Rabbitskin (Gouvernement cri de Nemaska), Emily Sinave (Gouvernement Nation Crie), Simon Thibault (Mine Wabouchi – Nemaska Lithium), ainsi que les maîtres-trappeurs autochtones et les membres des comités d'environnement locaux, en particulier ceux de Nemaska avec lesquels j'ai eu le plaisir d'échanger à plusieurs reprises (Charles, James, Luke, Matthew, Nancy, Stella, Walter et Wayne).

Remercier ces personnes, c'est aussi remercier les entreprises, organismes et communautés partenaires de ce projet de recherche. Ils ont bien voulu croire en ce projet, et la générosité dont ils ont fait preuve – notamment au travers de la logistique de terrain – a été fortement appréciée. J'espère que les résultats et retombées de ce projet de recherche seront à la hauteur de leurs attentes. Qu'ils sachent que leur engagement a rendu possible ce projet et permis de développer des connaissances sur un sujet jusqu'alors peu étudié, à savoir la flore des tourbières jamésiennes.

On n'est jamais seul en bryologie, malgré les heures passées à se blottir contre les arbres, les roches, ou la terre, ou encore se pencher au-dessus d'un microscope. Les échanges entre bryologues ont été des moments précieux. Ainsi suis-je particulièrement reconnaissant pour les conseils de Gilles Ayote, Jennifer Doubt, Marc Favreau, Nicole J. Fenton, Kjell Ivar Flatberg, Robert Gauthier, Stéphane Leclerc, Linda Ley et Sean Robinson.

Puis, les membres du comité d'encadrement. Le regard critique et aiguisé de Stéphanie Pellerin m'a permis d'améliorer considérablement la pensée et la formulation des idées tandis que la réflexion et l'enthousiasme d'Éric Rosa m'ont amené à considérer des sujets et des points d'hydrologie que j'ignorais jusqu'alors. Qu'ils m'excusent pour

mes divers faux pas et le temps qu'il m'a fallu parfois pour comprendre leurs commentaires.

Je porte une grande admiration aux personnes qui ont accepté de relire et de corriger mes textes, parfois écrits dans un langage singulier et truffés d'emprunts clandestins et étranges issus de mes diverses expériences de vie. Qui plus est, ces personnes sont courageuses d'accepter de lire une thèse de doctorat, exercice qui, en lui-même, vaut un diplôme ! Merci particulièrement à vous, Frédérique Chabaud, Isabelle Charissou, Debra Madill, Tana Route et Vincent Spaak pour votre soutien et votre travail.

Bien que leurs noms ne me soient pas encore connus au moment où j'écris ces lignes, je demande aux membres du jury de bien vouloir croire à ma plus sincère gratitude pour avoir accepté de scruter attentivement cette thèse et de participer à sa soutenance.

Le travail de doctorat ne peut se faire sans le soutien, ni l'accompagnement fidèle des directeurs de thèse. À Yves Bergeron je dois ma reconnaissance pour ses retours qui m'ont sans cesse poussé vers d'autres sujets et réflexions, tout en mûrissant le fond de ma pensée. À Nicole Fenton je dois une profonde reconnaissance pour sa patience, son écoute, son espoir, sa joie, mais plus que tout son positivisme. C'est grâce à eux que ce projet a pu naître et que toutes les rencontres professionnelles (colloques, conférences, symposiums, rencontres...) ont pu avoir lieu. À ces deux personnes je souhaite un avenir lumineux et enrichissant.

Enfin, tout projet de doctorat ne peut se faire sans un soutien familial inconditionnel. Je remercie particulièrement ma sœur Carol pour son écoute pendant toutes ces années et son intime compréhension de ce que c'est qu'un hiver à -50°. Ma gratitude s'étend également à mes deux parents, James et Lynne, qui, comme les meilleurs des parents, s'inquiètent continuellement des choix de leurs enfants, tout en participant aux joies,

aux succès et aux échecs. Je sais que ma mère se réjouit particulièrement de voir toute sa famille enfin du même côté de la grande gouille, c'est-à-dire, l'océan Atlantique.

Avant de clore ces hommages, je dois admettre avec beaucoup d'humilité être coupablement tombé dans l'écueil de beaucoup de doctorants, c'est-à-dire développer une sensibilité profonde envers son sujet de recherche. Ainsi mon âme restera-t-elle toujours marquée par l'empreinte des tourbières d'Eeyou Istchee Baie-James, par ces *Picea mariana* qui dansent sans cesse des sarabandes sensuelles et éloquents sous les lumières du ciel nordique, par ces sphaignes qui, par leur persévérance, tendent leurs petites têtes vers les astres tout en gardant un pied ancré et humide dans leur histoire vieille de 7000 ans. À tous ces êtres qui respirent au rythme de Borée, que leur danse ne manque jamais de pas, que leur chant éternel ne perde jamais sa justesse ni son harmonie, et qu'ils aient tous la force de vivre encore ensemble 7000 autres années.

À tous les êtres qui m'ont accompagné de près ou de loin, je témoigne ma profonde reconnaissance et mon espoir que tous nos efforts participent collectivement à entretenir la Beauté, à rendre encore plus agréable notre existence sur terre et celle des générations à venir. Espérons que tous les efforts ayant concouru à cette thèse continuent de porter leurs fruits et que les connaissances ainsi acquises participent à l'amélioration de la vie sur terre.

## DÉDICACE

*Aux habitants de l'Eeyou Istchee Baie-James, de la Jamésie,  
qu'ils soient cris, anicinapek ou jamésiens,  
à leurs ancêtres qui, pour certains,  
ont fréquenté ces milieux depuis plus de 4 000 ans,  
et aux générations futures qui les succéderont.*



## AVANT-PROPOS

Cette thèse est présentée sous forme de trois articles scientifiques et s'articule donc en trois chapitres encadrés par une introduction et une conclusion générale. Un article est en cours de soumission et son format suit les consignes de la revue sollicitée pour soumission. Les deux autres sont encore à un stade préparatoire pour une soumission ultérieure, ainsi leur forme suit encore pour l'instant une structure générale. Il convient de noter que la langue du premier article observe une orthographe et un style correspondant à l'anglais britannique, le deuxième un anglais canadien (voire nord-américain) en raison d'une intention antérieure de le soumettre à une revue canadienne, et le troisième est en français. Une seule base de données globale, issue des inventaires effectués dans le cadre de ce projet de recherche, a servi aux analyses de chaque article. Par conséquent, les répétitions entre articles pour décrire ces données et le territoire d'étude sont inévitables. Il convient toutefois de noter que le nombre de sites a évolué entre les articles en fonction des analyses effectuées et des données manquantes.

Les trois articles présentés ici (les chapitres 2, 3 et 4) sont le fruit d'une collaboration étroite entre chacun des co-auteurs. Selon les habitudes scientifiques et universitaires, mon nom se trouve en première position pour mon rôle dans la conception des articles, la collecte de données, la réalisation des analyses statistiques et la rédaction. Mes codirecteurs, Yves Bergeron et Nicole J. Fenton, se trouvent dans les deux dernières places respectivement pour chaque article. Tous deux ont participé pleinement à l'ensemble des étapes de conceptualisation, de réalisation et de production depuis mes premiers pas maladroits jusqu'à l'état actuel de chaque article. En deuxième position du premier article seulement, se trouve Tana Route, ma collègue en maîtrise au début de ce long trajet. Son rôle est signalé en raison du partage de ses données concernant les lichens, récoltés dans les mêmes sites, et aussi pour sa collaboration pendant toutes les phases de terrain, allant de la préparation à l'exécution.

Chapitre 2. Indorf, M.-F., Route, T., Bergeron, Y. & Fenton, N.J. (2023). Vegetation community assembly patterns in Québec boreal peatlands: using a spatial hierarchical approach. En révision dans *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.

Chapitre 3. Indorf, M.-F., Bergeron, Y. & Fenton, N.J. (2023). Environmental drivers of vegetation in boreal peatlands of Québec. En préparation pour *Mires and Peat*.

Chapitre 4. Indorf, M.-F., Bergeron, Y. & Fenton, N.J. (2023). Exploration des effets futurs des changements climatiques sur les tourbières et leurs communautés végétales en Eeyou Istchee Baie-James, Québec. En préparation pour *Botanique (Botany)*.



## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	xi
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxiii
RÉSUMÉ.....	xxv
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Problématique générale .....	1
1.2 Sujet d'étude : la tourbière.....	2
1.2.1 Définition .....	2
1.2.2 L'homme et la tourbière.....	9
1.2.3 Répartition à travers la planète.....	15
1.2.4 Territoire d'étude .....	17
1.3 Assemblage des communautés (Chapitre 2).....	28
1.4 Facteurs environnementaux (Chapitre 3) .....	29
1.5 Changements climatiques et modélisation (Chapitre 4).....	30
1.6 Objectifs.....	31
1.6.1 Assemblage et définition des communautés végétales .....	31
1.6.2 Importance des facteurs environnementaux sur l'organisation des communautés .....	32
1.6.3 Scénarios futurs des tourbières d'EIBJ .....	32
CHAPITRE 2 VEGETATION COMMUNITY ASSEMBLY PATTERNS IN QUEBEC BOREAL PEATLANDS: USING A SPATIAL HIERARCHICAL APPROACH .....	35
2.1 Abstract.....	36
2.2 Résumé .....	37
2.3 Introduction .....	38
2.4 Materials and methods.....	42
2.4.1 Study area.....	42
2.4.2 Vegetation relevés and descriptive statistics.....	46

2.4.3	Statistical analyses.....	48
2.5	Results.....	50
2.5.1	Species richnesses .....	50
2.5.2	Peatland community types.....	50
2.5.3	Indicator species analysis .....	53
2.5.4	Spatial hierarchical analysis by randomisation .....	56
2.6	Discussion.....	58
2.6.1	Assembly patterns across spatial scales and taxonomic groups.....	58
2.6.2	Assembly patterns at the territorial scale.....	60
2.6.3	Regional scale patterns.....	61
2.6.4	Landscape scale assembly factors .....	62
2.6.5	Individual species and community assembly patterns.....	62
2.6.6	Utility of the spatial-hierarchical approach using the null hypothesis method.....	63
2.6.7	Large-scale biogeographical factors or environmental factors?.....	65
2.7	Conclusion .....	66
2.8	Acknowledgments.....	67
CHAPITRE 3 ENVIRONMENTAL DRIVERS OF VEGETATION IN BOREAL PEATLANDS OF QUEBEC.....		69
3.1	Abstract.....	70
3.2	Résumé.....	71
3.3	Introduction.....	72
3.4	Materials and methods .....	76
3.4.1	Study area .....	76
3.4.2	Data collection.....	79
3.4.3	Vegetation data.....	80
3.4.4	Spatial and physical data .....	81
3.4.5	Water quality or water chemistry .....	82
3.4.6	Statistical methods and variable selection.....	86
3.5	Results.....	88
3.5.1	Variance partitioning by category of variables .....	88
3.5.2	Selected variables by category and their influence on vegetation.....	91
3.5.3	Variance partitioning after removal of selected sites .....	97
3.6	Discussion.....	103
3.6.1	The importance of vegetation structure over other variables .....	104
3.6.2	Differences between taxonomic groups and selected variables .....	107

3.6.3	Low explaining power of environmental variables.....	110
3.7	Conclusion.....	111
CHAPITRE 4 EXPLORATION DES EFFETS FUTURS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES TOURBIÈRES ET LEURS COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN EYYOU ISTCHEE BAIE-JAMES, QUÉBEC.....		
4.1	Résumé .....	116
4.2	Introduction .....	117
4.3	Matériel et méthodes .....	121
4.3.1	Territoire d'étude .....	121
4.3.2	Description du modèle DigiBog et sa tourbière prototype .....	123
4.3.3	Simulations, scénarios climatiques et calibration .....	125
4.4	Résultats.....	134
4.4.1	La variabilité climatique et les réponses de la tourbière prototype.....	134
4.4.2	Les effets directs des températures et des précipitations .....	141
4.5	Discussion.....	143
4.5.1	La stabilité éco-hydrique et les communautés végétales .....	143
4.5.2	Les points de basculement et l'importance des précipitations.....	144
4.5.3	La résistance et la résilience des tourbières .....	147
4.5.4	La fiabilité des résultats et perspectives.....	148
4.6	Conclusion.....	149
CHAPITRE 5 CONCLUSION GÉNÉRALE .....		
5.1	Limitations et leurs conséquences .....	157
5.2	Perspectives de recherche et retombées.....	159
5.2.1	Développements théoriques .....	159
5.2.2	Recommandations pour l'aménagement du territoire et la conservation des écosystèmes.....	162
5.3	Quelques hommages aux plantes des tourbières .....	165
5.3.1	<i>Arethusa bulbosa</i> Linnaeus, Orchidacées .....	166
5.3.2	<i>Calypogeia sphagnicola</i> (Arnell & J.Perss.) Warnst. & Loeske, Calypoceiacées.....	167
5.3.3	<i>Fuscocephaloziopsis leucantha</i> (Spruce) Vána & L.Söderstr., Cephaloziacées.....	168
5.3.4	<i>Pohlia sphagnicola</i> (Bruch & Schimp.) Broth., Mniacées .....	169
5.3.5	<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn, Lophoziacées .....	170
5.3.6	<i>Sphagnum tenerum</i> Sullivant in A. Gray, Sphagnacées .....	171

5.3.7	Sphagnum venustum Flatberg, Sphagnacées .....	172
	ANNEXE A LISTE D'ESPÈCES OBSERVÉES—OBSERVED SPECIES LIST...	175
	ANNEXE B FRÉQUENCES DES DIVERSITÉS ALPHA ET BETA— FREQUENCIES OF ALPHA AND BETA DIVERSITIES .....	180
	ANNEXE C TABLEAUX DES ESPÈCES INDICATRICES—INDICATOR SPECIES TABLES.....	182
	ANNEXE D TABLEAUX DES INDICES DE JACCARDS—TABLES OF JACCARD INDICES .....	191
	ANNEXE E VISUALISATIONS DES INDICES DE JACCARD—VISUAL COMPARISONS OF JACCARD INDICES.....	198
	ANNEXE F ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES—PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS OF ENVIRONMENTAL VARIABLES .....	201
	ANNEXE G PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE SANS LES SITES DE MUSKEGS—VARIANCE PARTITIONING WITHOUT MUSKEG SITES .....	203
	ANNEXE H PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE AVEC LES MUSKEGS SEULS—VARIANCE PARTITIONING FOR MUSKEG SITES ALONE .....	208
	ANNEXE I SCHEMA GÉNÉRAL DU MODÈLE DIGIBOG—GENERAL SCHEMA OF THE DIGIBOG MODEL.....	212
	ANNEXE J LES ÉQUATIONS DU MODÈLE—MODEL EQUATIONS.....	214
	ANNEXE K SIMULATIONS DES TEMPÉRATURES, DES PRÉCIPITATIONS ET DE LA NAPPE—SIMULATIONS OF TEMPERATURES, PRECIPITATIONS AND WATER TABLE .....	218
	RÉFÉRENCES .....	224

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Schématisation du modèle diplotelmique d'une tourbière selon Clymo (1984). Le catotelme correspond à la zone inondée en permanence et l'acrotelme à la zone de fluctuation de la nappe. Le niveau minimal de la nappe délimite les deux zones. ....	6
1.2 Répartition mondiale des tourbières (Lappalainen, 1996).....	16
1.3 Répartition mondiale des tourbières selon PEATMAP (Xu et al., 2018). Les nuances en gris noir sont applicables pour le Canada, car il n'existe pas de fichier de forme ( <i>shapefile</i> en anglais) pour l'ensemble des pays, mais seulement une grille avec les pourcentages de recouvrement par case ( <i>peatland cover %</i> ) pour le Canada. Cette légende s'applique aussi à d'autres régions où la répartition des tourbières a été estimée à partir de données historiques concernant les Histosols (Harmonized World Soil Database v1.2) en absence de toute information sur les tourbières ( <i>i.e.</i> Hokkaido, Mongolie et Corée du Nord).....	16
1.4 Carte de la MRC de Jamésie, sous la gouvernance de l'Eeyou Istchee Baie-James. Les trois communautés autochtones et partenaires du projet sont indiqués ainsi que les trois régions d'étude. ....	18
1.5 Carte des dépôts de surface avec les trois régions d'étude indiquées au sein de l'EIBJ. ....	21
1.6 Schéma général de la thèse montrant les liens de progression entre les différents chapitres.....	33
2.1 Site location of the three study regions in north-western Québec, Canada: Casa Berardi (C), Nemaska (N) and Renard (R). ....	45
2.2 Results of clustering and ordination analyses. In A, the Ward's clustering results on species abundances after a Hellinger transformation with the three main peatland types outlined in red. Codes at branch ends identify each peatland. In B, PCoA of peatland sites based on species abundance data with Ward's clustering method (A) superimposed, as shown by the lines. Red squares refer to the <i>Muskeg</i> type (M), green circles the <i>Southern Open Peatland</i> type (SOP) and the blue triangles the <i>Northern Open</i>	

	<i>Peatland</i> type (NOP). Total explained variance for the represented axes is 29%. All taxa are considered, except lichens.....	51
2.3	Venn diagram of significant indicator species (p-value < 0.05). Species were determined by species indicator analyses for each peatland type and pairs of types. Common species are present in > 90% of all sites. Complete indicator species lists are in Annexe C. M = Muskeg type; NOP = Northern Open Peatlands; SOP = Southern Open Peatlands.....	54
3.1	Locations of the three study regions in northwestern Québec, Canada: Casa Berardi (C), Nemaska (N) and Renard (R). Lacustrine deposits correspond largely with the area covered by Lake Ojibway, while marine deposits were left by the Tyrrell Sea (Dionne, 1978). .....	78
3.2	Variance partitioning of significant variables ( $\alpha < 0.05$ ) for each taxonomic group. Venn diagrams were created with the varpart function of the vegan package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests. The explained variances shown by overlapping areas cannot be tested, and therefore, are only presented as relative information. Variance numbers correspond solely to the area with which they are associated. For example, for sphagna, the individual explained variance by physical variables is 3%, but this is separate from the 1% that occurs in interaction with vegetation structure. Physical variables were eliminated from the all-species model since the p-value threshold was higher than 0.05 (p-value = 0.052). Otherwise, WTD and Living Peat Thickness would explain 3% with the other variables included. For tracheophytes, latitude explained about 1% of the variance, but with a p-value of 0.086; hence it was also removed from the model. ....	89
3.3	Ordinations based on selected environmental variables. On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations. ....	92
3.4	Variance partitioning of significant variables ( $\alpha < 0.05$ ) without SOPs. On the left are Venn diagrams of variance partitioning for each taxonomic group without SOP sites, created with the varpart function of the vegan package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests.....	98

3.5	Ordinations based on selected environmental variables once information from SOPs was removed. On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations. ....	100
4.1	Localisation du territoire d'étude, l'Eeyou Istchee Baie-James, dans le Nord-du-Québec, Québec, Canada.....	122
4.2	Schématisation simplifiée du modèle DigiBog en 1-D avec les trois actions principales, les deux facteurs externes et les directions des flux d'information. Un schéma plus détaillé se trouve dans l'Annexe I.....	124
4.3	Résultats des simulations des MCR pour le territoire d'étude (EIBJ) par trimestre et sous les RCP 4.5 et 8.5. Les lignes foncées représentent la moyenne glissant sur 30 ans. Les intervalles de confiance autour de ces moyennes correspondent à 10 et à 90 %.....	130
4.4	Pour la tourbière prototype, les prévisions pour la nappe d'eau selon les deux scénarios, RCP 4.5 (à gauche) et RCP 8.5 (à droite). La ligne de 0 cm représente la surface de la tourbe et les valeurs négatives, la distance entre la surface et la nappe : la profondeur de nappe. La courbe foncée correspond aux valeurs moyennes des dix simulations de chaque année et la zone colorée entre les deux lignes externes représente l'intervalle de confiance [10 et 90 %] dans les dix simulations.....	134
4.5	Les courbes de températures et de précipitations selon 4 MCR pour le territoire d'EIBJ (2 premières colonnes) et la courbe de la nappe d'eau en sortie du modèle DigiBog. Les courbes vont de 1979 à 2100. Les échelles des ordonnées ne sont pas homogénéisées. ....	136
4.6	Les courbes de températures et de précipitations pour les simulations qui dévient des tendances générales. Ces courbes sont issues de deux MCR et deux RCP avec celle de la nappe d'eau en sortie du modèle DigiBog. Les courbes vont de 1979 à 2100. Les échelles des ordonnées ne sont pas homogénéisées.....	139
4.7	Relation entre les <i>deltas</i> ( $\Delta$ ) de la nappe et le ratio des <i>deltas</i> de températures et de précipitations. Les <i>deltas</i> ont été calculés pour chaque simulation avec les valeurs de 2000 et 2100, selon les données climatiques des MCR. Les ratios qui tendent vers 0 indiquent que les <i>deltas</i> des	

	précipitations sont plus élevés et les ratios qui s'éloignent de 0 (positivement ou négativement) indiquent l'importance croissante des températures. Le signe négatif vient des baisses de précipitations selon certaines simulations. Les simulations de nappe qui dépassent le seuil de 66,8 cm ont été supprimées en raison des valeurs extrêmes. ....	140
4.8	Sorties du modèle avec des données linéaires. Les graphiques sont organisés par courbe de précipitations (augmentation : ↗ ; stables : → ; diminution : ↘). Pour chaque scénario de précipitations, trois courbes correspondant aux scénarios de températures sont visibles. T <sub>aug</sub> : températures en augmentation ; T <sub>0</sub> : stables ; T <sub>dim</sub> : diminution. Les scénarios se rapportent au Tableau 4.3. Les échelles sont homogénéisées pour pouvoir comparer les courbes d'une même catégorie (à gauche) entre elles. Les courbes de productivité sont présentées à titre informatif du fonctionnement du modèle car les valeurs, qui n'ont pas pu être calibrées avec des observations de terrain, sont probablement fausses. ....	142
4.9	Fréquences relatives (en %) des différentes classes de profondeur de nappe observées en EIBJ entre 2018 et 2019. ....	143
5.1	La fleur et le corne bulbeux d' <i>Arethusa bulbosa</i> dans la région de Casa Berardi, 26 juin 2019.....	166
5.2	Exemple de <i>Calypogeia sphagnicola</i> récolté dans la région de Renard le 18 août 2018.....	167
5.3	Exemple de <i>Fuscocephalozia leucantha</i> récolté dans la région de Renard le 14 août 2018. ....	168
5.4	Exemple de <i>Pohlia sphagnicola</i> récolté dans la région de Renard le 14 août 2018. À droite on peut distinguer les anthéridies couvertes par les feuilles périchétiales, comme preuve de la sexualité dioïque de l'espèce. ....	169
5.5	Exemple de <i>Lophozia longiflora</i> avec <i>Calypogeia sphagnicola</i> , récoltée dans la région de Nemaska le 23 juillet 2018. ....	170
5.6	Exemple de <i>Sphagnum tenerum</i> , récolté dans la région de Renard le 14 août 2018.....	171
5.7	Exemple de <i>Sphagnum venustum</i> , photo de Kjell Ivar Flatberg, publiée sur Bryoquel (Faubert et al., 2014+), (NTNU Vitenskapsmuseet license CC BY 4.0 ( <a href="https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/">https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/</a> ), recadrée d'après l'original de Flatberg).....	172



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Pourcentages des tourbières totales par continent et le pourcentage de continent couvert par les tourbières (Xu et al., 2018).....	17
2.1 Predictions of assembly processes associated with each spatial scale and the expected assembly direction (divergence or convergence) by taxonomic group.....	42
2.2 Peatland classification assignments for each site (1st column). Groupings of sites are indicated for each taxonomic group. Groups were obtained by synthesising partitioning results from PCoA and Ward’s clusterings for each taxonomic group. Symbols for each of the three peatland types are as follows: M = Muskeg; SOP = Southern Open Peatland; NOP = Northern Open Peatland. NB. the 1st column corresponds to the dendrogram in Figure 2A. Other Peatland refers to a grouping that could not be identified as one of the three dominant peatland types based on community composition.....	52
2.3 Significance of randomisation tests (* = p-value <0.05, ** = p-value <0.01, ns = not significant). All tests were done with species groupings determined by previous partitioning methods, except for lichens which followed the classification system used during the prospecting stage (Lebœuf et al., 2012). "-" equates to non-applicable ( <i>i.e.</i> this situation did not occur in the partitioning results). <i>Divergence</i> indicates that species pools are more different than expected, and <i>convergence</i> means more similar than expected. C stands for Casa Berardi, N for Nemaska and R for Renard. ....	57
3.1 Descriptive statistics of measured variables describing peatlands. The listed variables were selected from the original 58 following tests of Pearson’s $\rho$ and Principal Component Analysis ( <i>cf.</i> §3.4.6). NB. Dwarf tree cover refers to individuals of tree species that have not reached 4 m in height. This includes seedlings and older trees that do not reach a normal height due to local climate and hydrological conditions. ....	84
3.2 Recapitulation of significant factors for all species distributions within each peatland type.....	111

- 4.1 Liste des dix modèles climatiques globaux (MCG) utilisés pour développer les modèles climatiques régionalisés (MCR). L'institut responsable de chaque modèle ainsi que le pays où siège l'institut sont indiqués. ....126
- 4.2 Moyennes des températures et précipitations estivales simulées en 2000 et en 2100 pour le territoire d'étude. Les *delta* ( $\Delta$ ) ou différences entre la fin et le début du siècle sont donnés. Des descriptions comparatives sont aussi données pour décrire les différences entre scénarios en fin de siècle. ....132
- 4.3 Description des combinaisons de trajectoires linéaires pour créer neuf scénarios possibles. Les  $\Delta$  positifs sont les moyennes de ceux observés parmi les MCR entre les années 2000 et 2100. Les  $\Delta$  négatifs sont les  $\Delta$  positifs multipliés par -1. Ces neuf scénarios sont appliqués aux  $\Delta$  issus de la RCP 4.5 et de la RCP 8.5. ....133

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Français	
Sigle	Signification
ACP	Analyse en composantes principales
ACR	Analyse canonique de redondance
C	Casa Berardi
CMIP5*	<i>traduction proposée par l'auteur</i> : Projet d'intercomparaison par couplage de modèles
EIBJ	Eeyou Istchee Baie-James
GES	Gaz à effet de serre
GIEC	Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat
M	Muskeg
MCG	Modèle climatique global
MCR	Modèle climatique régionalisé
MRC	Municipalité régionale de comté
N	Nemaska
PN	Profondeur de nappe d'eau
PPN	Production primaire nette
R	Renard
RCP*	Profils représentatifs d'évolution de concentration
SIG	Système d'information géographique
TDS*	Total des solides dissous
TIC*	Carbone inorganique total
TOC*	Carbone organique total
TOM	Tourbière ouverte méridionale
TOS	Tourbière ouverte septentrionale

\* Selon l'usage commun, l'acronyme d'origine anglaise est retenu en français.

<b>English</b>	
<b>Abbreviation</b>	<b>Signification</b>
C	Casa Berardi
CMIP5	Coupled Model Intercomparaison Project 5
EIJB	Eeyou Istchee James-Bay
GCM	Global Climate Model
GG	Greenhouse gases
GIS	Geographic Information System
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
M	Muskeg
N	Nemaska
NOP	Northern Open Peatland
NPP	Net Primary Production
PCA	Principal Component Analysis
R	Renard
RCM	Regionalised Climate Model
RCM	Regional County Municipality
RCP	Représentative Concentration Pathway
RDA	Redundancy Analysis
SOP	Southern Open Peatland
TDS	Total Dissolved Solids
TIC	Total Inorganic Carbon
TOC	Total Organic Carbon
WTD	Water Table Depth

## RÉSUMÉ

Nous vivons dans un monde de changements majeurs dont l'accélération se précipite, se répercutant à toutes les échelles du vivant, de la planète au génome. Documenter ces changements permet d'en garder une trace, mais plus encore, nous amène à voir et à être capable d'en mesurer l'amplitude, et, dans certains cas, sert même à prédire les scénarios futurs possibles. Par la suite, et en prenant appui sur les résultats des analyses de cette documentation, les décisions de l'homme, quant au développement et à l'aménagement du territoire pourront être prises en connaissance de cause, et davantage capables d'intégrer ces changements, ce qui permettrait ainsi une meilleure adaptation et prévision des conditions de vie futures.

Cette thèse choisit naturellement la voie de la documentation, de l'analyse et de la prévision, car elle cherche à mieux comprendre la biodiversité végétale des tourbières en territoire d'Eeyou Istchee Baie-James (EIBJ), Québec, Canada. Ces milieux occupent une part importante, jusqu'à 50-60 %, du paysage selon les régions. Malgré sa faible population, ce territoire représente un intérêt économique majeur pour le Québec en raison de ses ressources minières et hydro-électriques. L'éco-tourisme prend également sa place dans l'économie de la région avec les nombreuses pourvoiries qui accueillent un nombre élevé de visiteurs annuels pour la chasse, la pêche, le canot-camping, et bien d'autres activités.

Au total, trente-six sites représentant la diversité des tourbières du territoire ont été repérés le long d'un transect de 700 km. Dans chaque tourbière, des données de présence et d'abondance des espèces végétales ainsi que des mesures environnementales ont été relevées pendant les étés de 2018 et 2019. Les végétaux visés comprenaient les trachéophytes et les bryophytes. Ces derniers étaient divisés en hépatiques, sphaignes et bryophytes *sensu stricto*. En même temps, les données sur les lichens de plusieurs de ces mêmes tourbières – issues d'un projet de maîtrise (Route, 2020) – ont été incorporées dans le Chapitre 2. Les analyses en laboratoire des échantillons de tourbe et d'eau ont suivi la phase de terrain, de même que l'identification des échantillons de plantes avec le concours de spécialistes des genres difficiles. Signalons qu'un projet de doctorat mené en parallèle a visé les vertébrés des milieux humides de ces mêmes régions (Feldman, 2023) – tandis que deux autres projets abordaient les enjeux d'utilisation et d'occupation de ces milieux par les communautés autochtones (Grant, en cours; Thomas, en cours).

Nous nous sommes d'abord penchés sur la distribution des espèces en communautés et sur les facteurs d'assemblage qui ont agi à travers quatre niveaux spatiaux pour produire les communautés observées (Chapitre 2). Existe-t-il une structuration des communautés à chaque échelle spatiale ? et, si oui, comment cette échelle spatio-

hiérarchique influence-t-elle cette structuration ? et existe-t-il des différences entre groupes taxinomiques ?

Les différents facteurs d'assemblage – qu'ils soient biotiques, abiotiques ou stochastiques – produisent des effets observables de convergence ou de divergence entre les communautés. À partir de ce postulat, il a été possible de comparer les communautés observées (par Indice de Jaccard de similarité) aux communautés obtenues par randomisation, c'est-à-dire une distribution purement aléatoire des espèces sans structuration sous-jacente, appelée « hypothèse nulle ».

Nous avons observé une influence importante de l'échelle spatiale sur la formation de communautés et des différences entre groupes taxinomiques, mais les résultats ne validaient pas toujours nos hypothèses. Les signes de convergence, c'est à dire les interactions biotiques dominaient à l'échelle locale et les facteurs abiotiques à l'échelle territoriale. En revanche et contrairement à toute attente, les facteurs environnementaux ne montraient pas d'influence notable à l'échelle régionale. À leur place, les processus stochastiques – par exemple la contingence historique, les effets prioritaires, la dispersion et la dérive des populations – étaient apparents. Que les effets de ces facteurs environnementaux soient absents ou intégrés à d'autres niveaux spatiaux, leurs effets n'ont pas produit de patron directement discernable.

En deuxième, est abordée la question de l'importance véritable des facteurs environnementaux sur la distribution des espèces (Chapitre 3). Ces facteurs, sont-ils importants pour tous les groupes taxinomiques et toutes les classes de tourbières ?

Le partitionnement de la variance et les Analyses canoniques de redondance (ACR) démontrent que oui, les facteurs environnementaux expliquent une partie de la distribution des espèces (environ 25 %), mais que les réponses par groupes taxinomiques diffèrent selon les facteurs, par exemple, les trachéophytes répondaient davantage à la qualité de l'eau, les bryophytes aux minéraux dissous et les sphaignes aux caractéristiques physiques. Les résultats obtenus suggèrent que la géologie et le climat ont des effets marginaux, mais non négligeables. En outre, ce troisième chapitre, qui a étudié la diversité taxinomique, soulève la question du type de diversité qui serait la plus pertinente pour étudier l'assemblage des communautés : la diversité fonctionnelle définie par les niches, la diversité phylogénétique ou la diversité taxinomique.

Enfin, nous nous sommes attardés sur les scénarios futurs des tourbières en EIBJ à l'horizon de 2100 (Chapitre 4). Quelle en est la tendance générale ? Les tourbières, montrent-elles des capacités de résilience face aux situations futures ? Existe-t-il des points de basculement qui risquent de bousculer ces habitats ?

L'utilisation du modèle DigiBog, un modèle déterministe, a permis d'explorer les différentes trajectoires possibles, sans pour autant modéliser l'évolution de chaque tourbière. Le manque de données pour calibrer les modèles climatiques régionaux et les différents paramètres du modèle DigiBog en sont la cause. De façon très généralisée, les tourbières se montrent résilientes aux changements climatiques dans leur fonctionnement global mais l'incertitude quant à cette résilience s'accroît considérablement avec le temps. Malgré leur stabilité fonctionnelle, les communautés végétales devront évoluer pour s'adapter aux nouvelles conditions climatiques et hydrologiques.

Toutefois, cette stabilité est limitée et les précipitations semblent entraîner plus d'effets que les températures. À l'échelle de 10-20 ans, les aléas climatiques extrêmes risquent d'avoir plus de répercussions sur les tourbières que les tendances générales à l'échelle du siècle. Par exemple, une augmentation constante des précipitations sur plusieurs années, suivie d'une réduction massive (signe de sécheresse soudaine), risque de déstabiliser la tourbière, même jusqu'à la faire basculer vers d'autres systèmes non tourbeux.

Ces trois étapes nous ont permis de dresser un bilan qui se veut être le plus exhaustif possible à l'heure actuelle quant à la végétation des tourbières en EIBJ. Il permet d'identifier les classes de tourbières existantes, d'établir les liens entre la végétation et les différents facteurs en fonction de la classe de tourbière et du groupe taxinomique, et d'explorer les réponses possibles de ces tourbières aux changements climatiques. Ce travail a souligné les domaines de connaissances qui méritent d'être approfondis, notamment en ce qui concerne l'EIBJ : les interactions biotiques entre espèces de tourbières, les processus stochastiques d'assemblage, l'hydrologie à l'échelle locale en EIBJ, la géologie du territoire et les processus de minéralisation, de conductivité hydrologique, d'évapotranspiration et de productivité primaire au sein des systèmes tourbeux. Même en étant en amont de ces recherches encore nécessaires, nous espérons que nos résultats et conclusions seront utiles aux habitants du territoire dans leur planification territoriale face aux changements climatiques, économiques et environnementaux.





## CHAPITRE 1

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### 1.1 Problématique générale

Les tourbières hébergent des cortèges floristiques uniques, qui sont à la fois adaptés aux conditions de vie imposées par ces milieux (Chiapusio et al., 2022; Turetsky, 2003) et qui participent au maintien du système éco-hydrique des tourbières (Andrus, 1986; Klinger, 1996; Philben et al., 2015). Bien que des basculements rapides entre types de tourbières sont connus (Granath et al., 2010), ces milieux sont aussi réputés pour leurs stabilité et résilience face aux perturbations (Swindles et al., 2016; Waddington et al., 2015). De même, la végétation est souvent citée comme un élément clé dans le fonctionnement éco-hydrique et la stabilité des tourbières, surtout dans un contexte de changements climatiques (Kokkonen et al., 2019; Lazcano et al., 2020; Swindles et al., 2016). Cependant, les communautés végétales sont aussi héréditaires des processus évolutifs comme la migration, l'extinction, la dérive et la spéciation (Vellend, 2010). Pour comprendre les différentes successions possibles, on doit avoir une connaissance approfondie des différents processus mécanistes et stochastiques qui agissent sur ces communautés ainsi que les interactions des végétaux avec les différentes fonctions autogènes des tourbières.

On accepte généralement que les tourbières occupent des rôles importants dans les cycles biogéochimiques de la terre (*ex.* cycles de carbone (C) et d'azote (N)) et sont en même temps utiles à l'homme comme lieux de récoltes de plantes (baies, fruits et plantes), de conservation d'aliments, de chasse, de gestion des eaux, de source de combustible (bois et tourbe), de substrat horticole, de spiritualité, entre autres (Bois-

Charlebois, 2018; Kimmel & Mander, 2010). Malheureusement, les régions à haute densité de tourbières sur la planète sont souvent difficilement accessibles et leurs tourbières peu connues. Dans un contexte de changements climatiques et un besoin de mieux informer les différents acteurs reliés par les tourbières, nous cherchons à apporter un éclairage supplémentaire aux connaissances sur les interactions entre les communautés végétales des tourbières et leur milieu, notamment à propos du deuxième plus grand complexe de tourbières au monde qui se trouve dans les Basses-Terres de la Baie James/Baie d'Hudson.

## 1.2 Sujet d'étude : la tourbière

### 1.2.1 Définition

Qu'est-ce qu'une tourbière ? C'est une question simple et pourtant si difficile à cerner en raison des innombrables conceptions culturelles, linguistiques, historiques, écologiques, agricoles et politiques. Celles-ci, par leur diversité, reflètent néanmoins le mystère qui entoure ces milieux et l'émerveillement qu'il provoque en l'homme.

Pour commencer, posons d'abord une définition de *tourbière* que nous défendrons par la suite à travers l'inventaire de divers faits. Une tourbière est un milieu humide caractérisé par

1. une épaisseur organique importante de plus de 40 cm (Groupe de travail sur la classification des sols, 2002), dont

2. la matière organique est maintenue dans un état faiblement décomposé grâce à une nappe d'eau près de la surface, assurant des conditions saturantes et anoxiques (Clymo, 1984; Ingram, 1978; Payette, 2001), et dont
3. les cortèges floristiques présents sont composés d'espèces adaptées à ces conditions hydriques extrêmes et pauvres en nutriments, qui participent à l'entretien du fonctionnement éco-hydrique du système tourbeux (Andrus, 1986; Granath et al., 2010; Mao et al., 2018).

Cette définition se décompose en trois parties : les situations pédologique, hydrique et botanique.

Avant d'aller plus loin, d'abord quelques digressions étymologiques qui risquent de nous surprendre et de nous amener vers des découvertes déroutantes, ou du moins divertissantes. D'abord, le mot *tourbière* désigne simplement un milieu qui contient de la tourbe, un *gisement de tourbe*. Mais d'où vient ce mot *tourbe* ? Il prend racine dans le francique *turba* avec des racines proto-germaniques (Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales, 2022). Les autres langues indo-européennes possèdent leurs propres dérivations de cette racine germanique pour désigner la tourbe, comme le *Torf* allemand, le топф russe ou le *turf* anglais. En même temps, le CNRTL souligne l'existence d'un autre mot français *tourbe* qui possède une ressemblance homophonique et criante avec la *tourbe* de plus haut ! Cette deuxième *tourbe*, synonyme de *populace* mais aujourd'hui vieillie et péjorative, possède des racines latines. Montaigne, dans ses Essais de 1580, l'utilisa pour décrire une foule ou un « ramassis de gens méprisables, vils ». La racine de ce mot, *turba*, contient de nombreux sens dont *bousculade*, *agitation*, *confusion*, *bruit*, mais aussi *cohue* et *foule*. C'est cette racine qui nous a légué la *turbulence* et ses dérivés. La similarité est surprenante et pour le moins déstabilisante entre le mot francique d'origine proto-

germanique *turba* et le mot latin *turba*. Par conséquent, le simple mot *tourbe* en français se dote d'une grande panoplie de sens, parfois péjoratifs.

Comme mentionné plus haut, la tourbière, au sens purement écologique, repose sur trois parties, dont une pédologique. Le *Système canadien de classification des sols* (Groupe de travail sur la classification des sols, 2002) détaille les caractéristiques d'un sol organique et tourbeux, couramment saturé en eau, établissant des critères qui font autorité dans le monde (Rydin & Jeglum, 2013). D'abord, il s'agit d'un sol organique, avec une litière faiblement décomposée, qui contient plus de 17 % en poids de carbone organique ou plus de 30 % en matière organique. Les auteurs précisent que la couche organique doit avoir une épaisseur dépassant les 40 cm ou seulement 10 cm si cette couche se trouve immédiatement placée sur une couche lithique (*soit* la roche-mère) sans couche minérale. Retenons alors ce seuil de 40 cm pour l'épaisseur de tourbe, même si d'autres pays et organismes utilisent un seuil de 30 cm (Joosten & Clarke, 2002).

Sur le plan hydrologique, les tourbières sont des milieux humides et font partie des écosystèmes visés par l'article premier de la Convention de Ramsar pour leurs conditions hydriques :

« [...] les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres » (Ramsar, 1971).

L'utilisation du mot *fagne* est intéressante dans la version française du texte, mais elle porte à confusion. Ce mot est employé pour traduire le mot anglais *fen*, qui, de nos jours, est le plus souvent traduit par *tourbière minérotrophe*. Mais aujourd'hui, dans les régions francophones qui emploient encore ce vocable (la Wallonie et l'est de la

France, à en croire toujours le CNRTL (2022)), une *fagne* fait référence à une petite tourbière perchée en altitude, au sein des montagnes. Mais arrêtons-nous un instant sur l'étymologie du mot *fagne*, mot qui réunit, comme pour *tourbe*, de nombreuses images. Issu du francique, *fanja*, lui-même du gothique, *fani*, il signifie simplement la *boue*. Cependant, nous ne pouvons pas ignorer la parenté étymologique de ce mot avec *fange*, qui évoque encore des images fortes d'abjection, de souillure morale et d'ignominie.

Au Canada, trois grands types de tourbières sont retenus sur une base hydrique par le *Canadian Wetland Classification System* : *bog*, *fen* et *swamp* (National Wetlands Working Group, 1997). Dans l'absence d'une version française de ce document, nous nous permettons la traduction suivante de ces mots : tourbière ombrotrophe, tourbière minérotrophe et marécage. Pourtant le mot marécage pose des problèmes car selon cette vision de 1997, c'est un milieu dont le sol est constitué soit de matière organique, soit de sol minéral (Warner & Asada, 2006). Au Québec, la nature organique d'un sol comme critère de présence de marécage est écartée (Lebœuf et al., 2012; Ministère du Développement durable, 2006), ne laissant que le mot *tourbière* pour décrire les milieux humides avec une forte accumulation de matière organique faiblement décomposée. Ainsi arrivons-nous à une définition plus restreinte d'une tourbière d'un point de vue hydrologique :

« [...] tout habitat dont le développement est influencé par un substrat généralement mal drainé, où la tourbe s'accumule plus qu'elle ne décompose » (Payette, 2001).

Avant de parler de la floristique ou des différentes manières d'établir une classification, il serait bon de s'arrêter quelque peu sur un modèle conceptuel qui prévaut depuis au moins les années 1970. Il s'agit d'un modèle bipartite (Figure 1.1) dit modèle diplotelmique (Ingram, 1978). D'abord développé en Union soviétique, il a ensuite été traduit et adopté par l'Europe occidentale avant de connaître une diffusion plus globale.

La colonne verticale de tourbe est divisée en deux parties. La plus profonde, appelée catotelme, est saturée en permanence et c'est là que dominent les conditions anoxiques qui empêchent, voire ralentissent, la décomposition de la matière organique (Clymo, 1984; Ivanov, 1981). La partie supérieure et superficielle, appelée acrotelme, correspond à la zone de fluctuation de la nappe d'eau. Ces fluctuations permettent la pénétration de l'oxygène dans les couches supérieures du sol. Cet oxygène est nécessaire aux micro-organismes responsables de la décomposition. Les tourbières se distinguent alors des autres milieux humides en raison d'une productivité primaire qui dépasse largement la décomposition de la matière organique en raison des conditions saturantes.

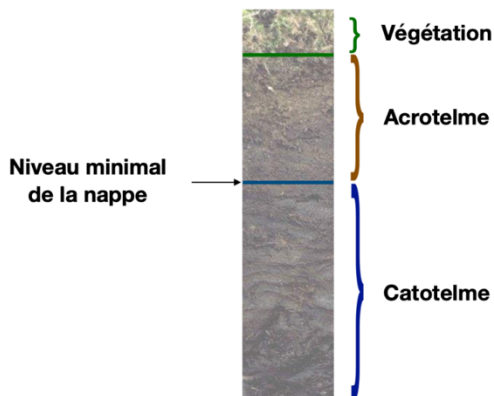


Figure 1.1 Schématisation du modèle diplotelmique d'une tourbière selon Clymo (1984). Le catotelme correspond à la zone inondée en permanence et l'acrotelme à la zone de fluctuation de la nappe. Le niveau minimal de la nappe délimite les deux zones.

Si cette colonne de tourbe doit avoir plus que 40 cm pour être une tourbière, comment peut-on décrire un système tourbeux avec moins de 40 cm ? En effet, la paludification et le comblement (Payette & Rochefort, 2001; Sjörs, 1948) sont des processus de formation de tourbe dans des conditions contraignantes liées à 1) un substrat mal drainant, 2) une saturation importante et constante 3) et un taux d'accumulation de la

tourbe plus élevé que le taux de minéralisation (Joosten & Clarke, 2002; Lavoie et al., 2005). Malheureusement, le français ne possède pas de mot pour distinguer entre un *gisement de tourbe* et un milieu à production de tourbe. Les langues germaniques se servent d'une racine norroise *myrr* pour désigner ces endroits où la tourbe est en cours de production. Cette racine a donné *mire* (anglais), *myr* (suédois/norvégien) et *Moor* (allemand). La construction allemande de *Torfmoor* montre l'attention sémantique portée à l'agencement de ces deux notions en un seul mot : un *gisement de tourbe* et un lieu de production de la tourbe. Donc, toutes les tourbières sont des *myrrs*, mais tous les *myrrs* ne sont pas des tourbières.

À partir de ce constat, la compréhension des tourbières se complexifie en raison des différentes visions et objectifs de classification. Viennent ensuite les différentes formes de tourbières. Il y a un consensus général sur la distinction entre tourbière ombrotrophe (*bog* en anglais) avec ses eaux pauvres en éléments nutritifs issues des précipitations et tourbière minérotrophe (*fen* en anglais) avec ses eaux généralement plus enrichies en éléments nutritifs provenant des écoulements et des sources souterraines à travers des substrats rocheux et minéraux (Rydin & Jeglum, 2013; Sjörs, 1950). Notons que la distinction se fait surtout sur la voie d'entrée de l'eau dans le système tourbeux. En revanche, les déclinaisons de ces deux grands groupes font montre d'une large diversité dans les systèmes de classification (Joosten & Clarke, 2002; Julve, 2004). Il n'est pas possible ici de faire la synthèse de tous les systèmes existants, mais un survol rapide permet d'en apprécier la diversité.

En Suède, sept types de tourbières ont été identifiés sur la base du pH et des communautés végétales (Sjörs, 1950). Le Groupe de travail national sur les terres humides au Canada, qui a fait un travail de synthèse de plusieurs systèmes de classification déjà existants pour le Canada, a identifié trente-cinq formes de tourbières ombrotrophes et minérotrophes (National Wetlands Working Group, 1997) en

s'appuyant principalement sur la physionomie des tourbières. En Russie, sept grands groupes de tourbières et trois groupes de milieux paludifiés sont reconnus (Vompersky et al., 2011), résumant une trentaine de formes (Vompersky & Ivanov, 1993) suivant un gradient trophique de l'eau. En France, deux approches ont été élaborées (Julve, 2004; Manneville et al., 2006) : une dite « ontogénèse » sur la base de la formation de la tourbe en lien avec l'hydrologie et l'autre dite « floristico-écologique », voir « phytosociologique », basée entièrement sur les communautés de plantes. À l'échelle de l'Europe, le système de classification des habitats, du nom d'EUNIS, s'intéresse principalement aux syntaxa, les groupements végétaux (à l'instar de la phytosociologie), plutôt qu'aux caractéristiques hydrologiques, physiques ou chimiques. Pas moins de trois cents habitats tourbeux, répartis entre six grands groupes, sont identifiés pour toute l'Europe (Davies et al., 2004) et les données sont régulièrement mises à jour par l'Agence européenne pour l'environnement, agence de l'Union européenne. Ce ne sont que quelques exemples de la diversité des visions concernant les tourbières à travers le monde.

La pertinence de la pédologie et de l'hydrologie pour les tourbières a été soulignée plus haut, mais, comme le suggèrent notamment les approches de classification phytosociologique, la végétation est aussi importante. Les espèces végétales doivent composer avec des conditions hydriques et nutritives très particulières, et souvent leurs adaptations permettent d'entretenir le système tourbeux. Les sphaignes sont considérées comme des espèces « ingénieuses » de tourbières de premier ordre, car elles sont capables d'acidifier le milieu afin de libérer les nutriments pris dans des liaisons chimiques (Andrus, 1986; Granath et al., 2010). Elles participent aussi au maintien de conditions hydriques stables grâce aux capacités capillaires dont elles bénéficient par leur physionomie, comme par exemple avec les rameaux pendants le long de la tige, et leurs nombreuses cellules hyalines (Bengtsson et al., 2016; Hayward & Clymo, 1982). Les plantes vasculaires ou trachéophytes font montre à l'observation



de nombreuses adaptations qui permettent à une telle espèce de chercher des nutriments en profondeur, dans des conditions d'anaérobiose extrême (par exemple, *Chamaedaphne calyculata* (Linnaeus) Moench.) ou également à telle autre espèce, d'avoir recours à un régime carnivore pour compenser le manque de nutriments comme chez les *Droséracées* (Malmer et al., 1994). Enfin, les caractéristiques de la tourbe (porosité, structure, composition chimique parmi d'autres) dépendent du type de litière en provenance des espèces végétales (Bragazza et al., 2007; Mao et al., 2018; Verhoeven & Toth, 1995).

En effet, les tourbières sont des écosystèmes complexes où la pédologie, l'hydrologie et la botanique sont intimement inter-connectées, donnant vie à des systèmes fascinants et intrigants. Retenons surtout qu'il s'agit des milieux humides ayant un sol organique de plus de 40 cm en épaisseur, une hydrologie ou une alimentation en eau qui limite la décomposition et l'accès aux nutriments, et des cortèges floristiques adaptés qui participent au maintien de ces conditions particulières.

### 1.2.2 L'homme et la tourbière

Au cours de ces années de doctorat à côtoyer ces milieux vivants et fabuleux (si si, la tourbière est *animée* par le mouvement de la respiration, le *Mooratmung*, cf. §4.6.3 La résistance et la résilience des tourbières), j'ai souvent été témoin d'une incompréhension générale envers les tourbières. La question qui est posée d'emblée : « la tourbière, c'est quoi ? », suivie de l'interrogation : « à quoi ça sert ? » démontre cette méconnaissance. Pourtant, les tourbières et les hommes se sont côtoyés depuis très longtemps.

Les milieux tourbeux ont existé depuis la nuit des temps, ou au moins depuis l'apparition des végétaux en milieu terrestre. Il est généralement accepté que les accumulations de matière organique dans des conditions tourbeuses lors du Carbonifère et du Tertiaire ont produit ces gisements de charbon et d'hydrocarbures, si convoités par l'homme moderne (Sephton & Hazen, 2013; Shearer et al., 1995). Bien plus tard, le refroidissement du climat tropical et tempéré, pendant le Miocène (il y a 20 millions d'années environ), a produit des régions qui sont aujourd'hui boréales et subarctiques. C'est à ce moment que la radiation ou la diversification du genre *Sphagnum* a produit les 300-500 espèces de sphaignes reconnues aujourd'hui (Shaw, Devos, et al., 2010). Cette coïncidence est intéressante, car la radiation ou la diversification des sphaignes correspond au moment de l'apparition d'un climat froid propice au développement des tourbières boréales. C'est plus tard et pendant l'Holocène, soit depuis environ 10 000 ans et à la suite des retraits progressifs des calottes glaciaires, que la plus grande partie des tourbières sur la planète d'aujourd'hui a fait son apparition (Yu, 2012).

Presque en même temps, il y a 10 000 ans, l'homme a commencé à se sédentariser et à développer l'agriculture, mais nous ignorons à quel point cette évolution est la conséquence des adaptations culturelles ou des changements climatiques (Cohen, 2011; Willcox, 1998). Ce que nous savons est que l'homme tira parti des tourbières pendant tout l'Holocène pour de nombreuses raisons : les récoltes de nourriture et de combustible, la chasse, la pêche, la spiritualité et autres usages (Parish et al., 2008). Le dictionnaire de la langue crie de l'Est du Canada contient une trentaine d'entrées ayant le mot *tourbière* (maschekw ou Lʰᑭᑦ) comme racine (Cree Programs, 2019), ce qui souligne un rapport constant et historique des peuples cris avec la tourbière.

Les propriétés remarquables de conservation des tourbières ont été reconnues depuis au moins 3 500 ans avec des preuves retrouvées d'enfouissement de beurre (*bog butter*)

et d'autres produits alimentaires à travers le Nord de l'Europe, pratique courante jusqu'au XVII<sup>e</sup> siècle et peut-être jusqu'au XIX<sup>e</sup> selon des traditions orales (Smyth et al., 2019). Il convient de noter que cette capacité conservatrice des tourbières est autant appréciée par les paléo-écologues qui cherchent à reconstruire les conditions écologiques et climatiques du passé (Rydin & Jeglum, 2013) que par les archéologues dans l'étude des objets et des corps retrouvés (Coles et al., 1999; Glime, 2007). En dehors de cette priorité de conservation, des témoignages européens sont parvenus jusqu'à nos jours d'utilisation de bryophytes au sens large pour calfeutrer les murs des chaumières, pour confectionner balais et brosses, rembourrer les matelas et emballer les objets délicats (d'Orbigny, 1843). Les Lapons ont déjà utilisé des sphaignes dans la fabrication du pain (Bland (1971) in Glime, 2007).

Au cours de mes échanges avec les communautés autochtones, dont une anicinape et deux cris, partenaires de ce projet de recherche, j'ai été témoin de plusieurs utilisations de tourbières, comme lieux de récoltes de fruits (notamment les bleuets/myrtilles et les canneberges/atocas/airelles) et de nombreuses plantes, telle *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd, et comme lieux de chasse au caribou (au renne) et à l'orignal (ou l'élan). Chez les cris, la sphaigne récoltée sert pour fumer le poisson et, chez les cris et les anicinapek, après séchage, comme absorbant dans les couches des nouveau-nés.

Les récoltes de tourbe continuent aujourd'hui, notamment en Europe et au Canada, pour diverses raisons. L'industrie du scotch-whisky en Écosse s'en sert comme combustible lors de l'étape de touraillage dans la production du malt afin d'y incorporer des saveurs recherchées (Harrison, 2007; Harrison & Priest, 2009). L'extraction de tourbe comme combustible à usage domestique avait lieu surtout en Europe au moment des crises énergétiques et économiques et encore aujourd'hui les autorités irlandaises cherchent à contrôler cette pratique pour endiguer la disparition de ces milieux (Malone

& O'Connell, 2009). Quant à l'extraction de la tourbe pour des fins horticoles, le Canada est en tête du peloton des pays producteurs de tourbe (Tourbe horticole canadienne, 2022). En 2021, l'industrie d'extraction de tourbe au Québec, qui représente un quart de la production totale du Canada, a généré presque 200 millions de dollars canadiens en revenus (Statistique Québec, 2022).

Sur le plan des cycles biogéochimiques de la planète, les tourbières jouent des rôles essentiels. Le plus étudié concerne le cycle de carbone (C) et le risque induit pour le climat en cas de relâchement de ce carbone vers l'atmosphère à la suite des changements climatiques (Belyea & Malmer, 2004; Moore, 2001). La moyenne des estimations du stock de C dans les tourbières se situe entre 300 et 600 Gt de C (Gorham, 1991; Sjörs, 1980; Yu et al., 2010), ce qui représente plus d'un tiers du stock de C terrestre total (Joosten & Clarke, 2002) et environ deux tiers du stock aérien et souterrain des forêts du monde (Pan et al., 2011). Pourtant, les tourbières n'occupent qu'environ 3 % de la surface terrestre (Page & Baird, 2016; Xu et al., 2018). La gestion de ce stock de C, et aussi ceux d'azote (N), de phosphore (P), de potassium (K), de soufre (S) et encore d'autres éléments, dépend principalement du système diplotelmique et de la végétation dont les conséquences des nombreuses interactions et boucles de rétroaction autogènes restent largement inconnues (*Boreal peatland ecosystems*, 2006; Moore et al., 2018; Wang et al., 2014). Donc, en raison de leur faible superficie et de leurs stocks importants d'éléments, les tourbières de la planète constituent un acteur hors pair et incontournable des cycles biogéochimiques et des changements climatiques.

Cependant, malgré cette dépendance aux tourbières, les populations humaines ont préféré garder leurs distances avec ces milieux qui leur semblaient dangereux et inhospitaliers. En effet, la plus grande cause de perte des tourbières semble être la densité humaine (Lilleskov et al., 2019). La menace principale est la conversion en

terres agricoles, mais d'autres formes de conversion anthropiques comprennent la foresterie, l'extraction de tourbe, l'urbanisation et la création de réservoirs par inondation (Parish et al., 2008). La conversion par drainage à des fins agricoles et forestières a commencé très tôt dans l'histoire entre l'homme et la tourbière. Il y a environ 6000-7000 ans, les Chinois commençaient à tester ces techniques et la conversion des tourbières continue aujourd'hui (Lilleskov et al., 2019; Willcox, 1998). Bien que, au Canada, la pratique de conversion en terres agricoles soit presque révolue aujourd'hui (Turetsky & St Louis, 2006), elle en a fortement modifié les paysages canadiens occupés par l'homme depuis environ 200 ans (Parent, 2001).

L'imaginaire populaire continue à être nourri par des images et des histoires entourant les cadavres retrouvés dans des tourbières (Kama, 2016). L'homme de Tollund a gagné une célébrité posthume à travers la poésie (*The Tollund Man* de Seamus Heaney), la chanson (*Tollund Man* de The Mountain Goats et *Curse of the Tollund Man* de The Darkness), le roman (*A Natural Curiosity* de Margaret Drabble) et la télévision (« Mummy in the Maze » de la série *Bones*). Ce ne sont que quelques exemples modernes du monde anglo-saxon, mais il existe de nombreuses inspirations tourbeuses dans des légendes bretonnes et gauloises qui considèrent les tourbières comme une porte entre les royaumes des morts et des vivants (Manneville et al., 2006). De nombreux écrivains francophones connus se sont servis de cet imaginaire, Maupassant, George Sand, Chateaubriand, et par le même geste, ils ont participé au renforcement de cet imaginaire.

S'asseoir et échanger au sujet des tourbières avec des ouvriers et des techniciens qui ont construit des routes à travers le Québec amène très vite des histoires de disparition complète d'engins sous la tourbe ou même d'hommes qui n'arrivaient pas à ouvrir les portes de leur cabine à temps tandis que leur véhicule s'engloutissait... Je ne puis témoigner de la véracité de ces témoignages, mais ils soulignent la place qu'occupent

les tourbières dans l’imaginaire populaire et à quel point ces récits ressemblent aux vieilles légendes d’Europe racontant des chars attelés de leurs bœufs, engloutis par les sols fangeux (Manneville et al., 2006). Même Carl Linnaeus, botaniste et père de la systématique moderne, ne pouvait contenir sa répugnance devant les tourbières :

« L’intégralité de la Laponie était une tourbière, et c’est pour cela que je l’appelle le Styx. Aucun prêtre ne put dépeindre l’Enfer plus vil et ignoble que ce pays, aucun poète ne put évoquer un Styx plus fétide et répugnant. » ((Linnaeus, 1732 in Rydin & Jeglum, 2013), traduction française depuis l’anglais faite par l’auteur)

Cette répugnance semble être plus ou moins partagée par tous les peuples et cultures. Lors d’une réunion tenue tôt au cours de ce projet de recherche pour parler de l’accès au territoire, un des maîtres de trappe cris exprimait sa surprise d’apprendre que notre équipe souhaiter aller dans un endroit tellement isolé, tellement difficile à traverser... tellement sans intérêt à lire sur son visage. En effet, les tourbières sont des milieux difficiles à fréquenter, pas seulement à cause des difficultés d’accès, mais aussi en raison d’une faune particulièrement avide de sang humain... la mouche noire, insecte qui mérite certainement plus qu’une petite chanson... (Hemsworth, 1949).

Nous venons de voir à quel point les hommes pendant toute leur existence ont eu recours aux services fournis par les tourbières (nourriture, chasse, conservation d’aliments, énergie, horticulture, usages domestiques, cycles biogéochimiques, spiritualité, mythes, identité culturelle, *etc.*). Toutefois, malgré ces services, la méfiance populaire demeure envers ces milieux. L’homme et la tourbière, une relation nécessaire, mais, ô combien tendue ! Une relation qui ressemble à une balade en tourbière, où chaque pas est scruté avec attention, méfiance et attirance. Vivre au rythme de la tourbière, c’est laisser s’écouler ses peurs et respirer mieux en communion avec son environnement, sa planète.

« comme une éponge lente au septembre déclinant  
la tourbière absorbe toute la tristesse des errances mauvaises » (Favre, 1998)

### 1.2.3 Répartition à travers la planète

Les tourbières se trouvent sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique, bien que des îles dans l'océan Austral en possèdent. Les régions boréales et subarctiques en sont les plus nanties. Il est estimé que les tourbières occupent 4,88 millions km<sup>2</sup>, voire environ 3-4 % de la surface terrestre de la planète (Joosten & Clarke, 2002; Parish et al., 2008; United Nations Environment Programme, 2022; Xu et al., 2018).

Cependant, il est presque impossible d'avoir des chiffres fiables et standardisés en raison des divers critères de classification à travers le monde (Xu et al., 2018). Pour cette raison, nous proposons deux cartes de répartition des tourbières à deux résolutions différentes. La première a une résolution très grossière (Figure 1.2). La seconde, la plus récente et la plus détaillée (Figure 1.3), est le fruit d'un travail de synthèse de toutes les données disponibles à travers le monde concernant la répartition des tourbières.

Les deux régions principales de tourbières sont les Basses-Terres de la Sibérie occidentale en Russie asiatique et les Basses-Terres de la Baie d'Hudson-James au Canada (Xu et al., 2018), représentant à elles seules, environ les deux tiers (Tableau 1.1) de toutes les tourbières du monde (Rydin & Jeglum, 2013). Il est généralement accepté que la zone sibérienne possède la concentration la plus élevée et la plus grande superficie de tourbières (Page & Baird, 2016). Malgré leur importance au niveau mondial, ces deux plus grandes régions de tourbe sont les moins étudiées et les moins connues de toutes (Yu, 2012).

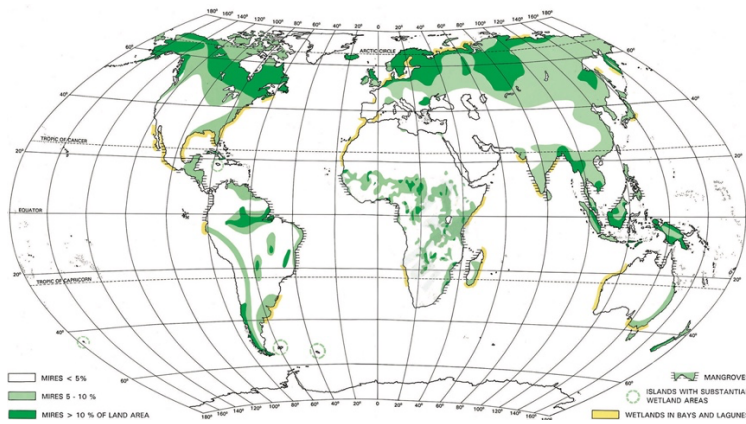


Figure 1.2 Répartition mondiale des tourbières (Lappalainen, 1996).

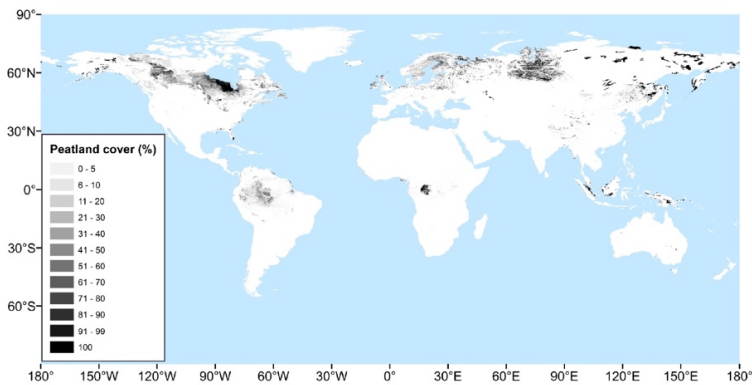


Figure 1.3 Répartition mondiale des tourbières selon PEATMAP (Xu et al., 2018). Les nuances en gris noir sont applicables pour le Canada, car il n'existe pas de fichier de forme (*shapefile* en anglais) pour l'ensemble des pays, mais seulement une grille avec les pourcentages de recouvrement par case (*peatland cover %*) pour le Canada. Cette légende s'applique aussi à d'autres régions où la répartition des tourbières a été estimée à partir de données historiques concernant les Histosols (Harmonized World Soil Database v1.2) en absence de toute information sur les tourbières (*i.e.* Hokkaido, Mongolie et Corée du Nord).



Tableau 1.1 Pourcentages des tourbières totales par continent et le pourcentage de continent couvert par les tourbières (Xu et al., 2018).

Continents	% des tourbières totales sur la planète	Recouvrement du continent par les tourbières (%)
Asie	38,4	3,6
Amérique du Nord	31,6	5,4
Europe	12,5	5,2
Amérique du Sud	11,5	2,7
Afrique	4,4	0,6
Australasie et Océanie	1,6	0,9

#### 1.2.4 Territoire d'étude

##### 1.2.4.1 Situation socio-économique

Nous nous intéressons particulièrement aux tourbières de la municipalité régionale de comté (MRC) de Jamésie, qui est sous la gouvernance régionale de l'Eeyou Istchee Baie-James (Figure 1.4). C'est un territoire qui couvre presque 280 000 km<sup>2</sup>. Nous privilégierons l'appellation *Eeyou Istchee Baie-James* (EIBJ) – ou *Eeyou Istchee James-Bay* (EIJB) en anglais – à la place de Jamésie. Cette MRC se situe dans la région administrative du Nord du Québec, de la province du Québec dans l'est du Canada, sur la côte est de la Baie-James. La gouvernance de ce territoire est partagée entre les nations crie et les représentants de Jamésie. L'EIBJ a été occupée depuis au moins 4 000 ans par les peuples crie et anicinapek, qui de toute évidence pratiquaient le semi-nomadisme et vivaient de la chasse et de la cueillette (Wren et al., 2020). Aujourd'hui, la MRC demeure très faiblement peuplée (0,005 habitant par km<sup>2</sup> en 2016 selon Statistiques Canada). À partir de la deuxième moitié du XX<sup>e</sup> siècle, l'économie de la région prend de nouvelles directions avec le développement de la production de l'hydro-électricité, l'exploitation des ressources minières et l'éco-tourisme (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2011).

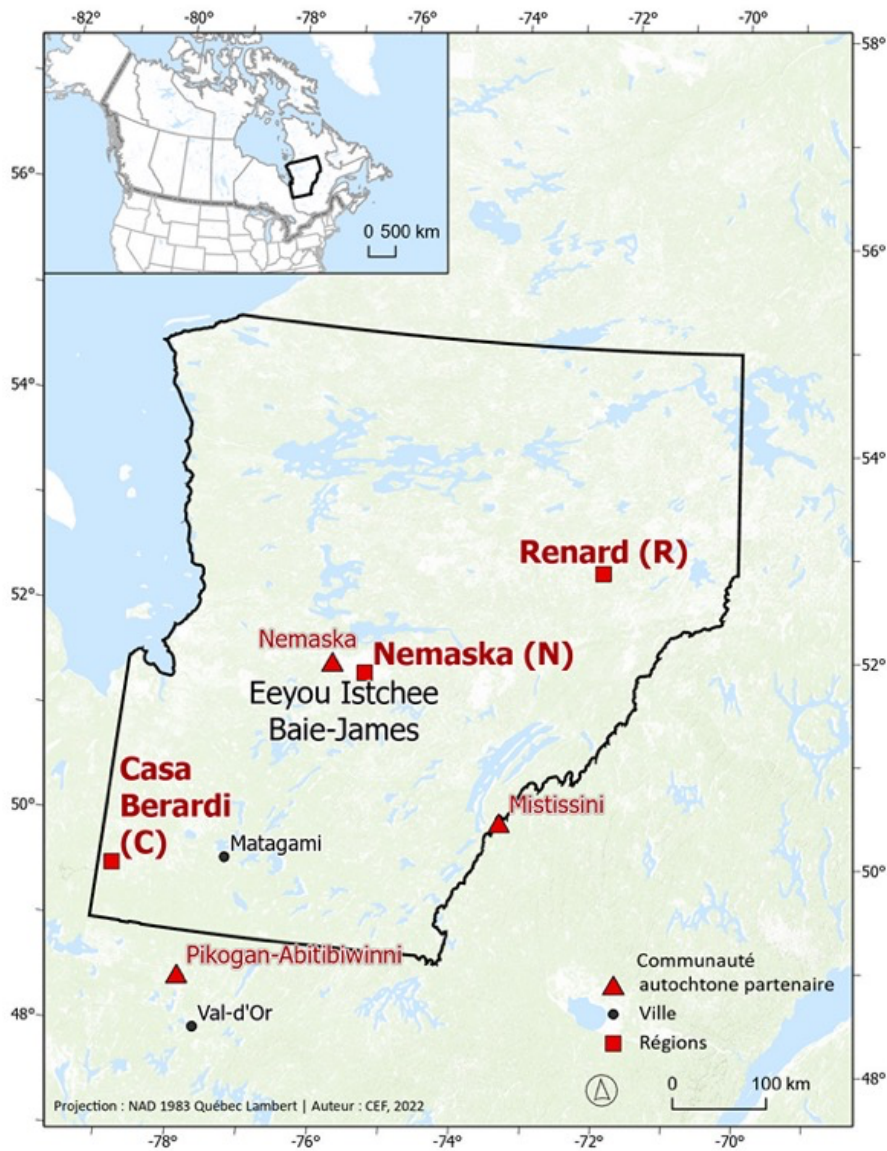


Figure 1.4 Carte de la MRC de Jamésie, sous la gouvernance de l'Eeyou Istchee Baie-James. Les trois communautés autochtones et partenaires du projet sont indiqués ainsi que les trois régions d'étude.

Trois régions au sein de ce territoire, chacune de 100 km x 100 km, ont été ciblées pour ce projet de recherche, entre les 49<sup>e</sup> et 53<sup>e</sup> parallèles (Figure 1.4). Chaque région est centrée autour d'un site minier, dont la compagnie responsable était partenaire de ce

projet en fournissant des ressources et de la logistique (nourriture, transport, accès). Nous utilisons les appellations suivantes, du sud vers le nord : Casa Berardi (C), Nemaska (N) et Renard (R). La région de Casa Berardi se situe autour de la mine du même nom, opérée par Hecla Mining Company. La région de Nemaska entoure la mine Wabouchi, opérée par Nemaska Lithium. Le plus au nord, la région de Renard, se trouve autour de la mine Renard, opérée par Stornoway Diamonds.

La région de Casa Berardi se trouve actuellement sur les terres de chasse des Abitibi8innik (Abitibiwinnik), membres de la Première Nation autochtone et anicinape d'Abitibi8inni (Abitibiwinni), dont la majorité des membres habitent dans la communauté de Pikogan, près d'Amos, Québec. Les régions de Nemaska et de Renard se trouvent respectivement sur les territoires de chasse des nations crie de Nemaska et de Mistissini.

#### 1.2.4.2 Situation géologique et pédologique

L'ensemble du territoire se trouve sur la province géologique du Lac Supérieur, qui constitue l'essentiel du Bouclier canadien. Le socle géologique est composé de roches néoarchéennes (environ 2,5 milliards d'années) de type sédimentaire volcanique et intrusif, qui ont subi des métamorphoses pour y produire des granites et des gneiss. De manière générale, les roches de cette province sont acides et pauvres en éléments minéraux, avec une dominance de roches mafiques (riches en Mg et Fe) au sein desquelles se trouvent parfois des roches felsiques (riches notamment en Si) (Payette & Rochefort, 2001; Percival et al., 2012).

La physiographie d'aujourd'hui reflète des événements pro et post glaciaires (Figure 1.5). Au sud, la région de Casa Berardi se trouve sur la ceinture d'argile à varves

laissée par le Lac Ojibway, qui suivit le retrait des glaces, jusqu'à sa vidange rapide vers la mer de Tyrrell il y a environ 7900 ans (Roy et al., 2011). Avant la disparition de ce lac, des crues de Cochrane, qui étaient des avancées de plateaux de glace, se sont formées à deux reprises, amenant des tills carbonatés dus à l'apport de calcaires paléozoïques en provenance de la Plateforme d'Hudson, plus au nord-ouest (Hardy, 1977). Cette région est marquée par une topographie plate, caractéristique des Basses-Terres de l'Abitibi, à des altitudes entre 200 et 300 m et présentant de grandes étendues d'accumulation de tourbe (Blouin & Berger, 2005).

La région de Nemaska, à la limite ouest des Hautes-Terres de Mistassini ne subit pas les crues de Cochrane, ni les dépôts à varves du Lac Ojibway, cependant, le système marin de la mer de Tyrrell après le retrait des glaciers atteignit la moraine de Sakami de la région de Nemaska, envahissant les basses altitudes inférieures de 325 m à généralement environ 250 m (Hardy, 1977; Vincent & Hardy, 1977). La topographie est marquée par de petites buttes de moraine ou de till cristallin, créant un terrain fuselé vers le sud-ouest, des altitudes entre 200 et 400 m et de fortes accumulations de tourbe dans les basses altitudes (Blouin & Berger, 2004).

La région de Renard ne subit jamais de submersion et présente des substrats cristallins et acides. Elle se trouve juste au nord-ouest des Monts Otish, sur la partie méridionale du Plateau central du Nord du Québec. Sa topographie ressemble à celle de Nemaska, mais avec un relief plus contrasté par des petites montagnes et des altitudes supérieures à 400 m. Les étendues de tourbes sont généralement bornées par le relief, avec des petites tourbières perchées à des altitudes plus élevées que les tourbières plus étendues et ouvertes à de plus basses altitudes (Ducruc et al., 2019; Payette & Rochefort, 2001).

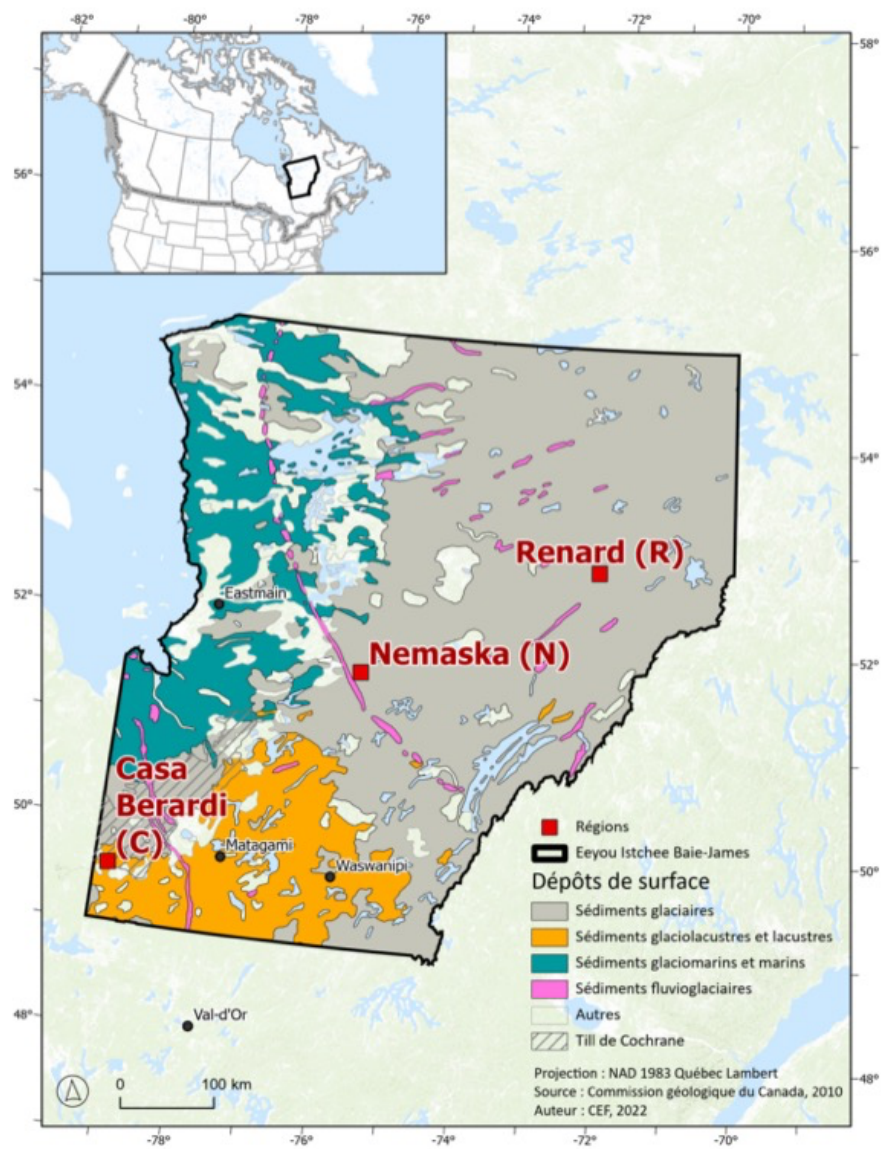


Figure 1.5 Carte des dépôts de surface avec les trois régions d'étude indiquées au sein de l'EIBJ.

#### 1.2.4.3 Situation écologique et hydrique

Les trois régions d'étude se positionnent le long d'un transect entre 600 et 1 000 km de long au sein de la zone boréale. Ce transect part du domaine de la pessière à mousse de la forêt boréale fermée au sud (Casa Berardi et Nemaska) pour arriver dans la pessière à lichens de la forêt boréale ouverte plus au nord à Renard (Morneau, 2021). Comme pour les dépôts de surface, la région Nemaska se trouve partagée entre ces deux domaines climatiques, bien qu'elle soit officiellement placée dans la forêt boréale fermée avec Casa Berardi. Le climat général est continental et se caractérise par des précipitations annuelles moyennes entre 700 et 850 mm et les températures moyennes annuelles entre -3° et 0°C (Payette & Rochefort, 2001). Les températures et précipitations moyennes sont les plus élevées au sud et diminuent avec la latitude (Payette & Rochefort, 2001).

L'EIBJ possède six rivières de grande envergure, dont trois nous intéressent particulièrement : les rivières Harricana, Rupert et Eastmain dans sa partie déviée vers la rivière La Grande pour alimenter les centrales hydro-électriques. Les projets hydro-électriques ont dévié 90 % des eaux de la rivière Eastmain pour alimenter les réservoirs de La Grande. Chacune de nos régions d'étude se trouve dans un bassin versant distinct à une petite exception près. Casa Berardi se situe dans le bassin versant de la Harricana. Nemaska est principalement dans le bassin versant de la Rupert, mais la partie entourant le village de Nemaska se trouve dans le bassin d'une autre rivière de moins grande envergure, la rivière Pontax. De même, la partie nord-est du bassin versant a été déviée vers la rivière Eastmain et ensuite vers La Grande, entraînant environ 70 % des eaux au point de détournement selon les estimations en 2010. Renard se trouve en tête du bassin versant de l'Eastmain, qui est détourné vers La Grande (Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire de la Baie-James, 2010).

#### 1.2.4.4 Place des tourbières dans le paysage

En EIBJ, les tourbières occupent en moyenne 11 % du paysage, mais ce taux peut atteindre 60% dans certains secteurs, notamment les Basses-Terres de l’Abitibi près de la frontière avec l’Ontario (Grondin & Ouzilleau, 1980; Pellerin & Poulin, 2013). Elles constituent donc un élément majeur dans le paysage jamésien.

Ce territoire se trouve au centre d’un gradient longitudinal de tourbières ombrotrophes entre le sud du Manitoba et les provinces maritimes (Glaser & Janssens, 1986). Plus spécifiquement, la région de Casa Berardi est identifiée comme faisant partie de l’aire des tourbières ombrotrophes forestières et la région de Renard dans la zone des tourbières minérotrophes. La région de Nemaska se trouve, selon les cartes, à la jonction de trois zones : les tourbières ombrotrophes semi-forestières et non forestières plus à l’ouest et les tourbières minérotrophes plus au nord et à l’est (Payette, 2001).

#### 1.2.4.5 Habitants des tourbières : focus sur les végétaux

Les êtres vivants des tourbières doivent composer avec des conditions hydriques particulières afin de trouver les ressources nécessaires. Cette diversité comprend des vertébrés, des invertébrés, des végétaux, des lichens et des micro-organismes (Jassey et al., 2013; Rydin & Jeglum, 2013; Warner & Asada, 2006). En raison de leur importance pour la production primaire, de leurs multiples influences sur le fonctionnement éco-hydrique et de leur manque de mobilité, qui leur aurait permis de se déplacer pour chercher des ressources ailleurs, nous allons nous concentrer sur les végétaux et les communautés qu’ils forment.

En effet, les végétaux sont la principale source de production de la tourbe par la chute de leur litière (Clymo, 1984), mais il importe de ne pas ignorer le faible apport de matière organique en provenance des animaux (Moore et al., 2018). Le type de litière – qui dépend du type de végétation comme herbacée, ligneux ou autre – détermine la structure de la tourbe, notamment la porosité, ce qui influence par la suite la conductivité hydrologique. Holden (2009) a remarqué que la litière de sphaigne conserve mieux les macropores (>1 mm), tandis que celle des éricacées est dominée par les pores de plus petite taille. La stœchiométrie de la tourbe est aussi directement liée à la végétation (Moore et al., 2018; Wang et al., 2014), avec, par exemple, une quantité d'azote plus élevée dans la litière des sphaignes que dans les autres types de végétation (Limpens et al., 2006). De plus, la composition chimique de l'eau interstitielle dépend en partie de la végétation en raison de la libération de nutriments par la minéralisation de la litière (Bragazza et al., 2007; Griffiths & Sebestyen, 2016; Salmon et al., 2021). Les sphaignes sont parfois dénommées les « ingénieurs des tourbières » en raison de leur capacité d'acidifier le milieu en relâchant des ions d'hydrogènes (Andrus, 1986). Leur morphologie contribue aussi à la rétention de l'eau et l'action capillaire si importante pour maintenir la faible profondeur de la nappe (Goetz & Price, 2016). L'évapotranspiration est aussi directement influencée par la végétation. Par exemple, un recouvrement en résineux arborescent réduit l'évapotranspiration plus qu'une végétation arbustive ou plus qu'un recouvrement dominé par les sphaignes (Strilesky & Humphreys, 2012). Ces quelques exemples font bien montre l'influence que porte la végétation sur le fonctionnement éco-hydrique.

Les espèces végétales qui nous intéressent particulièrement ici sont les trachéophytes (ou plantes vasculaires), les bryophytes au sens large du phylum *Bryophyta* et dans certains cas, nous incorporerons des données sur les communautés de lichens (cf. Route, 2020). Les trachéophytes se distinguent selon de nombreux critères des bryophytes, notamment : des organes bien développés, un système vasculaire de



transport des fluides, des réserves de sucres et un cycle de vie dominé par un sporophyte diploïde. Les bryophytes, malgré leurs absences de racines, de système vasculaire développé (dit *ectohydrique*) et de réserves sont *poikilohydriques*, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas capables de réguler leur teneur en eau ; ils dépendent des conditions environnantes pour leur survie comme la composition chimique de l'eau, la luminosité, l'hydrologie, le type de substrat et d'autres (Chiapusio et al., 2022; Turetsky, 2003). Ces contraintes biologiques obligent les bryophytes à répondre rapidement aux changements environnementaux, et de ce fait, leur présence (ou absence) est souvent indicative des conditions environnementales (De Cáceres et al., 2010; Fattorini et al., 2019), plus que les trachéophytes qui possèdent des réserves et des organes pour chercher les ressources loin dans le sol et qui peuvent endurer de mauvaises périodes en attendant de meilleures.

Il est traditionnellement acquis qu'il y a environ 13 000 espèces de bryophytes, au sens large, présentes sur terre (Crosby et al., 1999; Magill, 2010) et qu'elles sont classées en trois groupes : les bryophytes au sens strict, les hépatiques et les anthocérotés (de Sousa et al., 2019; Mishler & Churchill, 1984; Shaw & Renzaglia, 2004). Sans vouloir entrer dans les discussions non résolues à propos des positions phylogénétiques de ces clades et de celui des trachéophytes, nous accepterons dans le cadre de ce projet de recherche sur les tourbières cette conception sur les bases morphologique et écologique. Au sujet des anthocérotés, nous ignorerons ce clade en raison de l'absence d'occurrence connue dans le territoire d'étude. La place qu'occupent les Sphagnales dans le fonctionnement éco-hydrique des tourbières incite à les considérer séparément des bryophytes. L'ordre des Sphagnales (Shaw, Cox, et al., 2010) est constitué de trois familles (Ambuchananiacées, Flatbergiacées et Sphagnacées) dont seulement la famille mono-genrée des Sphagnacées est connue de notre territoire d'étude, l'EIBJ. Cela nous donne les quatre groupes taxinomiques suivants, et reconnus dans ce projet de recherche : *trachéophytes*, *hépatiques*, *bryophytes* (au sens strict) et *sphaignes*, sans

oublier les lichens qui sont inclus dans certaines études mais dont les données sont issues d'un autre projet de recherche (Route, 2020).

#### 1.2.4.6 Groupements végétaux par type de tourbière

À notre connaissance, il n'existe pas d'étude exhaustive sur tous les végétaux des tourbières de l'EIBJ et de toute manière il est difficile de faire un résumé de tous les cortèges floristiques en raison des gradients de micro-topographie et de minérotrophie qui peuvent exister au sein d'une même tourbière (Bragazza et al., 2005; Campbell & Rochefort, 2001; Grondin & Ouzilleau, 1980; Sjörs, 1948). En effet, plusieurs gradients sont reconnus pour agir de façon concomitante sur les communautés végétales de telle manière qu'il n'est pas possible d'en isoler un ou deux gradients (Locky & Bayley, 2006).

Dans le corpus scientifique, la flore vasculaire des tourbières d'EIBJ a fait l'objet de quelques études de grande envergure, mais les bryophytes n'ont pas pu bénéficier de la même attention (Grondin & Ouzilleau, 1980; Jurdant et al., 1977). Malgré ces efforts, les connaissances floristiques de cette région demeurent limitées.

Il est généralement accepté que les tourbières ombrotrophes ou faiblement minérotrophes sont dominées par des communautés de sphaignes tandis que les tourbières hautement minérotrophes sont plus riches en poacées, caricacées, mousses brunes et d'autres plantes vasculaires (Du Rietz, 1954; Sjörs, 1950; Vitt, 2006). Certains auteurs suggèrent même que les tourbières minérotrophes ne seraient jamais dominées par les sphaignes (Zoltai & Vitt, 1995). Les espèces les plus reconnues à travers tout le biome circumboréal sont *Rubus chamaemorus* Linnaeus et *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. pour les tourbières ombrotrophes et pour les milieux plus

minérotrophes, *Sphagnum riparium* Ångström, divers *Carex spp.* et des mousses brunes (Vitt, 2006). L'appellation « mousses brunes » constitue un groupe fonctionnel plus qu'un groupe systématique ou phylogénétique. Ce groupe comprend des espèces de type *Drepanocladus* (*Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs, *Warnstorfia sp.* et *Scorpidium sp.*), *Tomentypnum sp.*, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. et d'autres *Amblystégiacées* (Rydin & Jeglum, 2013).

Nous reprenons ici quelques traits floristiques concernant notre territoire selon Glaser (1992). Plusieurs espèces se trouvent partout dans les tourbières de l'Est canadien : *Chamaedaphne calyculata*, *Rhododendron grœnlandicum*, *Kalmia polifolia* Wangenh., *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburg et *Larix laricina* (Du Roi) K.Koch. Dans la partie plus méridionale, les espèces suivantes sont particulièrement présentes : *Kalmia angustifolia* Linnaeus, *Rubus chamaemorus*, *Carex limosa* L., *C. oligosperma* Michx et *Nuphar variegatum* Engelmann ex Durand. Un deuxième groupe d'espèces se trouve aussi dans cette région comprenant *Gaultheria hispidula* (Linnaeus) Muhlenberg ex Bigelow, *Carex pauciflora* Lightf. et *Carex magellanica* subsp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiitonen. Dans la partie plus septentrionale, *Vaccinium uliginosum* Linnaeus, *Empetrum nigrum* L. et *Drosera anglica* Huds. apparaissent tandis que *Carex oligosperma* disparaît.

Avant de terminer ici l'inventaire des groupements végétaux, il reste à souligner les différentes interprétations tenues par les chercheurs sur les critères de classification des tourbières à épinettes noires ou pessières à mousse. Certains les considèrent comme un milieu ayant des caractéristiques édaphiques tantôt de marécage, tantôt de tourbières (National Wetlands Working Group, 1997). Au Québec, ces milieux sont classés strictement comme des tourbières ombrotrophes (compositions chimique et botanique similaires) mais avec une différence de hauteur de la canopée (Grondin & Ouzilleau, 1980; Lebœuf et al., 2012). Plus à l'ouest au Canada, ces milieux sont reconnus comme

ayant des traits floristiques et hydro-chimiques similaires aux tourbières minérotrophes et une physiographie en pente légère (Locky et al., 2005). Malgré l'importance de ce milieu dans le paysage boréal, il n'y a pas encore de consensus sur les critères de classification.

### 1.3 Assemblage des communautés (Chapitre 2)

« Mit den floristischen Verwandtschaftsverhältnissen sind auch ökologische, chorologische, florensgeschichtliche Beziehungen verbunden und bieten dafür Gewähr, daß in mehrfacher Hinsicht Zusammengehöriges im System auch nebeneinander zu stehen kommt. » (Braun-Blanquet, 1928)

« Les relations d'association floristique, voire de 'parenté floristique', sont également liées à des relations écologiques, chorologiques et floristico-historiques, et garantissent que les choses qui vont ensemble à plusieurs égards, se côtoient dans le système. » (traduction préparée par l'auteur)

Comme le souligne Braun-Blanquet dans l'introduction de sa somme sur la phytosociologie, l'assemblage des espèces en communautés n'est pas le fruit du hasard, mais l'interaction de nombreux facteurs à travers plusieurs échelles spatiales (Götzenberger et al., 2012; Viana & Chase, 2019). Sachant que ces communautés ne sont jamais statiques, mais évoluent au gré des changements et des successions, des recherches sont nécessaires pour comprendre la structuration de la diversité et les capacités adaptatives des espèces et des écosystèmes (Altermatt et al., 2020; Poiani et al., 2000).

Depuis au moins un siècle, diverses théories ont fait leur apparition dans le but de mieux comprendre et de prédire des différents patrons d'assemblage. Ces théories s'intéressent à de nombreux phénomènes incluant les facteurs abiotiques ou

environnementaux (Braun-Blanquet, 1928; Gleason, 1926; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), les processus de sélection d'espèces stochastiques ou aléatoires (Hubbell, 2001; Ricklefs, 1987; Tilman, 2004) et l'influence de l'échelle spatiale et temporelle (Lortie et al., 2004; Vandermeer, 1972; Zobel, 2016). La combinaison de ces différentes approches permet de mieux aborder l'ensemble des processus d'assemblage. Cependant, rares sont les travaux qui cherchent à les intégrer ensemble et donc l'intérêt pour les facteurs d'assemblage continue à attiser l'attention des scientifiques (Götzenberger et al., 2012; HilleRisLambers et al., 2012; Tilman, 2004). Une façon d'assembler ces différentes théories est de développer un dispositif spatio-hiérarchique permettant d'isoler les processus impliqués à chaque échelle spatiale (de Bello et al., 2009; Scherrer et al., 2018). Cependant, il n'y a pas d'étude à notre connaissance qui chercherait à appliquer cette approche à un grand territoire comme celui de l'EIBJ, et qui se structurerait sur plus de trois niveaux spatiaux.

#### 1.4 Facteurs environnementaux (Chapitre 3)

Après avoir déterminé l'importance des différents facteurs pilotant l'assemblage des communautés (Chapitre 2), il sera important de comprendre mieux l'influence des facteurs environnementaux sur la végétation.

Nous avons vu plus haut que le niveau de la nappe d'eau est essentiel pour réguler le fonctionnement éco-hydrique et botanique d'une tourbière. Cependant, ce facteur n'est pas le seul, mais il interagit avec une multitude de facteurs allant du climat au type de végétation en passant par la micro-topographie, l'hydrologie, la géologie, la composition chimique de l'eau et bien d'autres. Par conséquent, il y a de nombreuses interactions autogènes au sein du système tourbeux qui influencent le fonctionnement général et la végétation (Waddington et al., 2015). Dans le but de comprendre le

fonctionnement des tourbières et aussi de réaliser des prédictions de successions de communautés, il est nécessaire de pouvoir identifier les facteurs les plus influents.

En EIBJ, peu d'études ont été faites sur les liens entre la végétation et les facteurs environnementaux en comparaison avec d'autres régions canadiennes plus à l'ouest ou plus à l'est, surtout dans la partie septentrionale de notre territoire. Des recherches ont été publiées sur l'hydrologie, mais les liens avec la végétation restent sommaires (Arlen-Pouliot & Payette, 2015; Magnan et al., 2021; van Bellen et al., 2013). Les tourbières à l'ouest (ou à l'est), fonctionnent-elles de la même manière? Nos connaissances acquises ailleurs sont-elles applicables en EIBJ?

#### 1.5 Changements climatiques et modélisation (Chapitre 4)

Les effets des changements climatiques sont déjà ressentis et observables sur la composition des communautés à travers le monde ainsi que leur répartition géographique (Gonzalez et al., 2010; Rosenzweig et al., 2007). Pour les tourbières, il y a des risques non négligeables dus à l'aggravation des changements climatiques, en raison même de leurs rôles importants dans les cycles biogéochimiques de la planète (Loisel et al., 2014; Turetsky, 2003; Yu, 2012). Les services fournis à l'homme sont également un enjeu (Bois-Charlebois, 2018; Kimmel & Mander, 2010). Afin d'explorer les scénarios futurs possibles des tourbières, la modélisation peut servir d'outil. Par simplification des phénomènes observés (Frolking et al., 2010), elle permet d'explorer les différentes trajectoires possibles selon les différentes projections climatiques et d'identifier, le cas échéant, les points de basculement du système et les états successifs potentiels. Par extension, elle permet de réfléchir sur les possibilités de succession des communautés végétales et les capacités d'adaptation que peuvent apporter les végétaux au système tourbeux.

## 1.6 Objectifs

Dans le but de mieux connaître les communautés végétales des tourbières en EIBJ et les scénarios futurs possibles de ces mêmes communautés, nous chercherons à comprendre les facteurs qui dirigent la structuration des communautés à différentes échelles spatiales afin d'établir des scénarios futurs possibles de ces communautés dans un contexte de changements climatiques. Pour structurer le travail autour de cet objectif, nous avons considéré trois étapes, correspondant aux trois chapitres principaux de la thèse.

### 1.6.1 Assemblage et définition des communautés végétales

Objectif 1 : Identifier les types de facteurs d'assemblage – (biogéographie ou latitude, environnementaux, stochastiques, différenciation de niche et facteurs biotiques) – engagés à chaque échelle spatiale, du territoire jusqu'au paysage. Cet objectif se décline en plusieurs sous-objectifs :

Sous-objectif 1.1 : À partir d'une analyse des communautés, produire une classification des communautés végétales des tourbières d'EIBJ en fonction des différents groupes taxinomiques.

Sous-objectif 1.2 : En partant de l'échelle du territoire, observer les types de facteurs qui influencent l'assemblage à chaque niveau spatial inférieur.

Sous-objectif 1.3 : Le susdit sous-objectif 1.2 tient comme hypothèse que chaque niveau spatial inférieur est sous l'influence des niveaux supérieurs. Autrement dit, l'effet de la latitude influence tous les niveaux inférieurs. Ce sous-objectif cherche à déterminer l'indépendance des facteurs d'assemblage des niveaux inférieurs (niveau régional) sans l'effet de la latitude.

### 1.6.2 Importance des facteurs environnementaux sur l'organisation des communautés

Objectif 2 : Évaluer l'importance des facteurs environnementaux pour expliquer la distribution des espèces entre les différents types de tourbières et les différents groupes taxinomiques.

Sous-objectif 2.1 : Déterminer les facteurs les plus importants pour expliquer la distribution des espèces.

Sous-objectif 2.2 : Évaluer, s'il y a lieu, les différences entre les réponses des espèces, organisées par groupe taxinomique, aux facteurs environnementaux.

### 1.6.3 Scénarios futurs des tourbières d'EIBJ

Objectif 3 : Évaluer les réponses possibles des tourbières (c'est-à-dire la profondeur de la nappe, la productivité et la composition des communautés) face au forçage climatique selon les différents scénarios d'émissions de gaz à effet de serre (GES). Cet objectif se décline en deux sous-objectifs :

Sous-objectif 3.1 : Évaluer les capacités de résistance ou de résilience des tourbières.

Sous-objectif 3.2 : Explorer les causes et les effets éventuels des points de basculements, qui pourront amener des changements dans le fonctionnement éco-hydrique et biologique d'une tourbière.

Il convient de noter que ce travail de modélisation est une première tentative pour le territoire d'EIBJ où des données temporalisées nécessaires à la calibration du modèle sont largement insuffisantes. Il ne sera pas question de connaître les différentes successions possibles de chaque tourbière, ni de chaque type de tourbière, mais plutôt



d'explorer les tendances générales à la lumière de ce que nous savons des fonctionnements éco-hydrique et biologique des tourbières d'EIBJ. La structure générale de la thèse nous amène d'abord à approfondir les connaissances sur les mécanismes d'assemblage des communautés, en partant des théories d'assemblage, puis en passant par une analyse des facteurs environnementaux, permettra d'obtenir les connaissances nécessaires à l'élaboration finale de scénarios futurs (Figure 1.6).

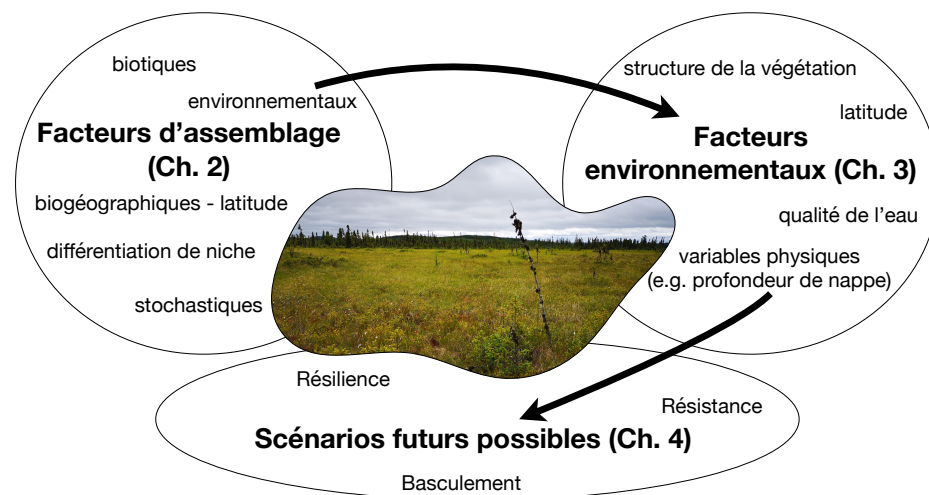


Figure 1.6 Schéma général de la thèse montrant les liens de progression entre les différents chapitres.



## CHAPITRE 2

### VEGETATION COMMUNITY ASSEMBLY PATTERNS IN QUEBEC BOREAL PEATLANDS: USING A SPATIAL HIERARCHICAL APPROACH

Marc-Frédéric Indorf, Tana Route, Yves Bergeron & Nicole J. Fenton

**En révision dans *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics***

## 2.1 Abstract

In the remote area of Eeyou Istchee James-Bay in north-western Québec, Canada, there is an important need to better understand vegetation communities and how they may interact with climate change and increasing human activities (mainly mining and hydroelectricity production). Since peatlands occupy 14-50% of the territory, we chose undisturbed peatlands to study vegetation community assembly patterns across a 1000 km gradient. We developed an innovative spatial-hierarchical approach combining classical ordination methods, indicator species analysis and randomisation techniques to test assembly hypotheses at various spatial scales and across different taxonomic groups. Contrary to expectations, environmental factors only proved to have a limited role in assembling communities at the regional scale. Instead, results strongly pointed to either stochastic processes or an interaction between opposing factors (competition and environmental filtering on one side and facilitation and dispersal on the other). Coarser grain factors (*e.g.* climate and physiography) at the territorial scale did prove important for distinguishing regional species pools of tracheophytes, sphagna, bryophytes and lichens, but not liverworts. At the finest scale, converging factors (*e.g.* facilitation) also proved significant. While contributing to baseline knowledge of peatland communities in the territory, our results show that different taxonomic groups respond differently to scale and that environmental factors either have a limited effect or are integrated with other scales and factors. This understanding of how different communities and taxonomic groups respond to various assembly factors is necessary for better understanding resistance-resilience capacities of these communities over the near future.

Keywords: null hypothesis, randomisation, community assembly patterns, hierarchical spatial scales, species co-existence

## 2.2 Résumé

Dans des territoires éloignés et peu peuplés comme l'Eeyou Istchee Baie-James dans le nord-ouest du Québec, Canada, il est nécessaire d'approfondir les connaissances sur l'organisation des communautés végétales, leurs interactions avec les changements climatiques et l'augmentation des pressions anthropiques (industries minières, production d'hydro-électricité et éco-tourisme). En raison de la place importante qu'occupent les tourbières dans ce territoire du Québec – entre 14 et 50% du paysage selon les régions – des tourbières intactes ont été choisies le long d'un transect de presque 1 000 km pour étudier les patrons d'assemblage des communautés. Nous avons développé une approche spatio-hiérarchique et innovante, combinant des méthodes classiques d'ordination, des analyses d'espèces indicatrices et des tests de modèle nul par randomisation afin de tester des hypothèses d'assemblages à diverses échelles spatiales et à travers différents groupes taxinomiques (trachéophytes, sphaignes, bryophytes, hépatiques et lichens). Contrairement à toute attente, les facteurs environnementaux n'ont montré qu'un rôle limité dans l'assemblage des communautés à l'échelle régionale, ce qui met en relief soit une importance des processus stochastiques, soit une interaction entre facteurs opposés comme la compétition d'un côté et la facilitation de l'autre. Des facteurs, tels que le climat et la physiographie, se sont montrés importants à l'échelle territoriale pour créer des pools d'espèces régionales de tous les groupes taxinomiques, à l'exception des hépatiques. À l'échelle du paysage, l'importance des facteurs convergents tels que la facilitation a été largement soulignée. Ces résultats ont démontré que les réponses par groupe taxinomique diffèrent à travers les échelles spatiales et que les facteurs environnementaux ont des effets limités ou intégrés à d'autres échelles ou facteurs. Ce travail participe également à la fondation de connaissances de référence pour les communautés floristiques des tourbières d'Eeyou Istchee Baie-James. Les connaissances acquises sont nécessaires pour mieux connaître les réponses des

différentes communautés et des divers groupes taxinomiques aux facteurs d'assemblage et pour mieux apprécier leurs capacités de résistance ou de résilience face aux changements futurs.

Mots-clés : hypothèse nulle, randomisation, patrons d'assemblage, échelles spatio-hiérarchiques, co-existence des espèces

### 2.3 Introduction

As habitats are lost or transformed globally due to climate change and economic development, conservation and adaptation imperatives of natural and human systems grow (Brooke, 2008; Gillson et al., 2013; Pykälä, 2019). In response to these imperatives, it is essential to have adequate understanding of how biodiversity is structured and of the adaptive capacities of species and ecosystems (Altermatt et al., 2020; Poiani et al., 2000). Drivers of biodiversity and community composition operate across both temporal and spatial scales (Götzenberger et al., 2012; Viana & Chase, 2019). For at least a century, these drivers have been theorised to describe, understand, and predict community assembly and species co-existence patterns. These theories include species selection based on dispersal traits and local abiotic conditions (Braun-Blanquet, 1928; Gleason, 1926; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), stochastic, mechanistic and non-random processes (Hubbell, 2001; Ricklefs, 1987; Tilman, 2004), and spatial and temporal patterns (Lortie et al., 2004; Vandermeer, 1972; Zobel, 2016). Despite the existence of these different approaches, identifying the underlying assembly processes behind biodiversity structuration remains an objective for the scientific community (Götzenberger et al., 2012; HilleRisLambers et al., 2012; Tilman, 2004).

Various methods have been developed to test these theories and their application. Heuristic methods, including ordination and clustering methods (Legendre & Legendre, 1998) as well as indicator species analyses (Glaser et al., 1990; Larocque et al., 2016; Lehmitz et al., 2020) identify gradients of species occurrences and abundances that can be linked to important ecological drivers such as water quality and hydrological regime. Another approach includes community comparisons using null models, which can make statistical inferences about specific patterns and hypotheses of species' co-existences (Gotelli, 2000; Götzenberger et al., 2012). However, their nominative capacity for specific factors is sometimes criticised (Fukami et al., 2005; Mod et al., 2020) and the pertinence of results depends entirely on the quality and formulation of hypotheses (Götzenberger et al., 2012).

The species pool theory has been more recently used to incorporate different theories and methods together so as to recognise and maximise the fundamental importance of each (de Bello et al., 2009; Zobel, 2016). Within the species pool framework, it is generally considered that filtering mechanisms operating at different spatial scales and in opposing directions progressively restrict or subdivide large geographical species pools into smaller local pools (Guisan et al., 2019; Jia et al., 2020; Scherrer et al., 2018), ultimately resulting in local community composition. However, to the best of our knowledge, there has been no attempt to directly combine heuristic gradient analyses and null model hypothesis testing within the framework of the species pool theory. Theoretically, such a combination could allow for gradients of environmental drivers to be considered, tested and verified within the species pool framework alongside specific patterns tested by the null model.

A commonly accepted idea is that divergence or differences between pools should occur across large geographical distances while convergence or similarities be observed at finer scales (Mod et al., 2020). There is also proof that species respond

differently to finer scale factors (Bueno de Mesquita et al., 2018) suggesting that community assembly patterns be similar for all taxonomic groups across coarser scales, yet different at finer scales. Divergence is often thought to arise from niche differentiation and abiotic factors (physical, geographical and environmental) while convergence can arise from biotic interactions (Götzenberger et al., 2012). Across a large geographical area, physiography, geological substrata, and precipitation and temperature regimes select or "filter" species into more regionalised pools (Bergeron et al., 1986). Environmental filtering or habitat filtering (Götzenberger et al., 2012; Pellissier et al., 2018) further separate pools into localised pools based on individual species' abilities to co-exist under finer-scale environmental conditions (*e.g.* water table depth, soil structure, physical and chemical properties of soil and water, and many more)(Maire et al., 2012). Niche differentiation or limiting similarity favours species co-existence by selecting species with traits that lead to effective resource exploitation (Maire et al., 2012) and reduced interspecific competition (MacArthur & Levins, 1967). Biotic interactions facilitate the co-existence of certain species or functional groups (*e.g.* facilitation, life form traits, dispersal traits, competitive exclusion and reproductive strategies) (Belyea & Lancaster, 1999; Götzenberger et al., 2012; Lortie et al., 2004; Scherrer et al., 2018; Zobel, 2016). However, dispersal traits and competitive exclusion can sometimes cause divergence (Gutiérrez et al., 2014). Lastly, random distributions can be the result of stochastic factors such as priority effects (Chase, 2003; Diamond, 1975; Tilman, 2004).

In this study, our primary objective was to disentangle community assembly processes operating at different spatial scales by comparing the similarity in species composition (measured by Jaccard indices) between species pools at each identified spatial scale across a territory of approximately 230 000 km<sup>2</sup>. Because ecosystems are complex, particularly wetlands and peatlands, a multi-taxon approach is necessary to obtain adequate information on the many ecological demands of species and communities as



well as the responses to filtering (Jokela et al., 2018; Slezák & Axmanová, 2016; Tinya et al., 2021; Wood et al., 2017). For this, we used vegetation communities of peatlands in north-western Québec, Canada to study assembly processes. Focal taxonomic groups were tracheophytes, bryophytes *sensu stricto*, sphagna, liverworts and lichens. An innovative spatial hierarchical approach was developed by combining randomisation and null hypotheses—inspired by de Bello *et al.* (2009) and Scherrer *et al.* (2018)—with heuristic methods: clustering and ordinations. This combination of partitioning methods and null models in a hierarchical framework was intended to combine gradient analysis and hypothesis testing of different ecological theories of assembly patterns across several spatial scales and taxonomic groups.

First, we hypothesised that specific filtering factors are associated with each of the identified spatial scales, thus creating several species pools at each inferior scale (Table 2.1). Our second hypothesis was that all taxonomic groups respond similarly to coarser scale factors, but at the finer landscape scale, different groups respond to different factors, showing either signs of convergence or divergence between communities. Because our predictions of expected assembly patterns for all taxonomic groups and spatial scales only considered divergence or convergence and never random species' distributions, we were able to make a third hypothesis: species' distributions are not random at any scale, suggesting that neutral processes be unimportant.

A second objective was to determine the independence of environmental factors (regional scale) from coarser-scale physical and geographical factors (territorial scale), a bottom-up approach. The hierarchical approach described above assumes that each spatial scale is dependent on all coarser scales, a top-down approach. However, it may be that some factors are important across the entire territory instead of being specific to a region. For example, water table depth of bogs could be an over-arching environmental factor that is independent of physical and geographical differences.

Table 2.1 Predictions of assembly processes associated with each spatial scale and the expected assembly direction (divergence or convergence) by taxonomic group.

Spatial scale	Surface area (km <sup>2</sup> )	Species pools	Filtering factors	Predicted patterns	Predicted responses
Territory	230 000	Regions	Physical Geographical Climatic	Divergence	All taxa
Region	10 000	Landscape types	Environmental (e.g. water table depth)	Divergence	All taxa
Landscape	dimensionless*	Individual peatlands	Niche differentiation (e.g. Resource and micro-habitat availability)	Divergence	Bryophytes Liverworts
			Biotic interactions (e.g. facilitation)	Convergence	Tracheophytes Sphagna Lichens

\* Based on community groupings or types issued from ordination and clustering methods.

## 2.4 Materials and methods

### 2.4.1 Study area

For this study, peatland vegetation communities were chosen in the north-western part of Québec (between 49°N and 53°N) in the municipality of Eeyou Istchee James-Bay (EIJB), which is part of the James Bay-Hudson Bay watershed. This territory of approximately 280 000 km<sup>2</sup> is relatively uninhabited (population density of 0.005 per km<sup>2</sup> in 2016 according to Statistics Canada) and thus minimally impacted by human activities. There is, however, a growing presence of hydro-electricity production, mining and eco-tourism activities since the middle part of the 20th century (Ministère

des Ressources naturelles et de la Faune, 2011). Cree and anicinapek First Nations have occupied the territory for at least 4000 years, and it is thought that these populations survived mainly by hunting and gathering (Wren et al., 2020). Few published vegetation studies exist for the territory, and as far as we know, there are no comprehensive studies including bryophytes.

Three study regions (Figure 2.1) were identified: *Casa Berardi* (C), *Nemaska* (N) and *Renard* (R); each covering 10 000 km<sup>2</sup>. These regions are situated along a 1000 km transect forming a latitudinal gradient stretching from the closed boreal forest vegetation zone (Casa Berardi and Nemaska) into the open boreal forest (Renard) (Morneau, 2021). Though officially in the closed forest zone, Nemaska is on the limit between the closed and open forest zones. The physiography of each region is inherited from post-glacial events occurring after the retreat of the Wisconsinian icepack which took place 8500-5500 years ago. The Lowlands of the EIJB territory, including Casa Berardi, were part of the post-glacial Ojibway Lake, which created what is referred to today as the clay belt. The limits of this lake and those of the Tyrrell Sea reached Nemaska, but not Renard (Dionne, 1978), highlighting the fact that Nemaska shows a mixture of influences from both post-glacial water cover and no water cover. More specifically, Casa Berardi has a flat topography typical of the Abitibi Lowlands, situated over a mafic rock base covered by a clay till and large amounts of organic matter. Mean elevation is between 200 and 300 m (Blouin & Berger, 2005). Nemaska, while at a slightly higher mean elevation between 200 and 400 m (Blouin & Berger, 2004), is located at the western limit of the Mistassini Highlands. Though its topography is marked by buttes and knolls of moraine and felsic rock, large deposits of organic matter are found in the lower areas. Renard, situated on the northern side of the Otish Mountains and the southern part of the Central Plateau of North Québec, is at a higher elevation, > 400 m. Despite a topography marked by small mountains, the southern part of this region has a similar geological and edaphic structure to N: moraine

and felsic rock with large deposits of organic matter. The northern part is marked by moraine and paragneiss with less extended accumulation of organic matter limited by rock formations (Ducruc et al., 2019).

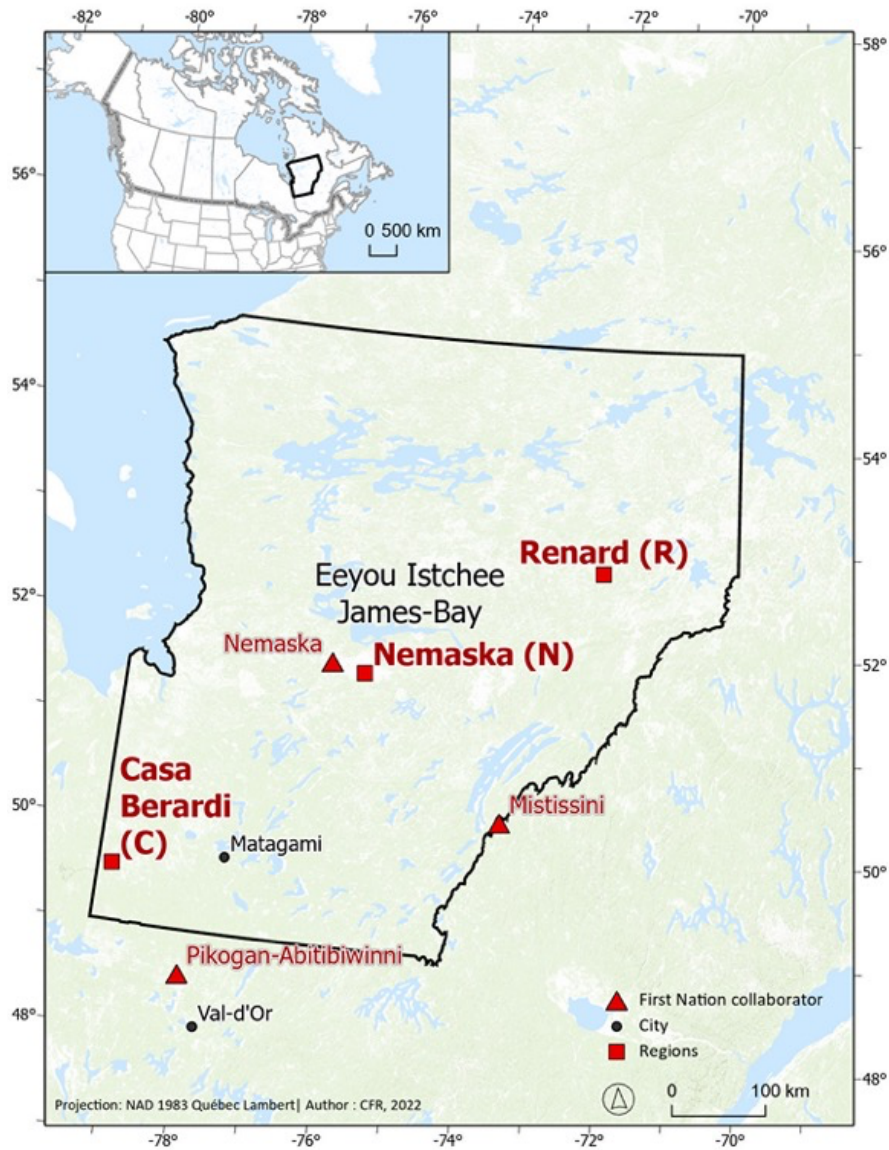


Figure 2.1 Site location of the three study regions in north-western Québec, Canada: Casa Berardi (C), Nemaska (N) and Renard (R).

On average, peatlands occupy about 11% of the territory, but in some parts of the James Bay Lowlands, they cover more than 40% (Pellerin & Poulin, 2013). In order to capture the diversity of these unique habitats, all potential peatland sites across the three regions were selected by remote sensing following guidelines described in Lebœuf et al. (2012). This method identifies peatlands based on vegetation structure obtained from

Landsat, Spot and Rapideye satellite images. Based on this approach, four dominant peatland types were identified for each region: Uniform Bog (C, N, R), Uniform Bog with Black Spruce (C, N, R), Uniform Fen (C, N, R), Feathered Fen (C), Ribbed Bog (N) and Structured Fen (R). This classification system was only used to guide site selection and assure representation of the peatland diversity. It was not used in the statistical analyses. Field visits were also carried out to evaluate accessibility, visual presence of human perturbation and accuracy of remote sensing to identify peatlands. Following this, three peatlands of each type in each region were selected, totalling 36 peatlands.

#### 2.4.2 Vegetation relevés and descriptive statistics

Species names for tracheophytes follow VASCAN (Brouillet et al., 2010+), which is based on APG III, while names for bryophytes *sensu lato* follow BRYOQUEL (Faubert et al., 2014+), and lichen names follow Brodo (Brodo et al., 2001). Species were organised according to five taxonomic groups: tracheophytes, bryophytes, sphagna, liverworts and lichens. Because of the unique role of Sphagnum species in peatlands (Rydin & Jeglum, 2013), this group was separated from the other bryophytes. Thus, the term *bryophytes* is used here to signify bryophyte species that are neither sphagna nor liverworts (*i.e.* bryophytes *sensu stricto*), while bryophytes *sensu lato* implies all three groups.

To capture full vegetation diversity, four methods were used. First, a square 25 m<sup>2</sup> plot was placed in a homogenous and representative vegetation community in the central part of the peatland following phytosociological criteria (Braun-Blanquet, 1928). All terricolous species (tracheophytes and bryophytes *sensu lato*) were noted. Abundances were estimated using the Braun-Blanquet scale for tracheophytes (Braun-Blanquet,

1928) and the Hult-Sernander scale for bryophytes (in Frey & Kürschner, 1995). A second linearised plot (1 m x 25 m) was randomly placed adjacent to the first plot and used to sample all micro-habitats for associated bryophyte species (*e.g.* peat hummocks, water pools, dead wood, exposed rock and more). This second plot was used to avoid trampling from surveying for terricolous species and its linearised form allowed to include more hummock and hollow formations than a square plot, thus augmenting the chances of encountering a larger diversity of micro-habitats. Relative abundances for these species were calculated in relation to the total number of collected micro-habitats and then weighted to account for differences between numbers of micro-habitats per site. Thirdly, lichen species occurrences (not abundances) were collected along two transects (2 m x 20 m) distantly spaced in 27 of the 36 peatlands. This data was collected in a separate study and was included in our analyses when possible (Route, 2020). Lastly, full species richness for each peatland was completed following an adapted version of the *Floristic Habitat Sampling* (Newmaster et al., 2005), in which all new species not encountered in plots or transects were noted. For this method, time (1 h) was used as a limit rather than space (*i.e.* a plot).

Unidentified specimens were identified in the laboratory and problematic ones reviewed by specialists of the genus. Rare species were not removed because of their high number. Excluding lichens, almost half of the observed species (88/204 or 43%) were observed in less than 5% of peatlands ( $n = 2$ ). Concerning lichens, only 14 out of 90 or 16% of species were observed in 5% of peatlands surveyed for lichens.

Species richness and pairwise Jaccard Similarity Indices were calculated for all possible pairs of species pools at each spatial scale. The Jaccard indices were calculated by the number of shared species over the total number of shared and unshared species for pools A and B. Once multiplied by 100, this index is actually the percentage of shared species between communities A and B ( $J = |A \cap B| / |A \cup B|$ ).

### 2.4.3 Statistical analyses

Statistical tools used can be divided into two classes: heuristic and null model hypothesis testing. Heuristic methods—ordinations and clustering (Legendre & Legendre, 1998) and indicator species analyses (Borcard et al., 2011; De Cáceres et al., 2010)—were used to identify and classify different community types by their inherent structure and organisation (Whittaker, 1978). These analyses were also used to create the dimensionless landscape scale of the spatially hierarchical study design (Table 2.1). The species-abundance matrix was used without lichens because these were only represented by occurrence data. R (version 4.0.3) was used for all statistical tests. A Hellinger transformation (using the *vegan* package version 2.5-7) was applied to abundance data because of the high number of zeros in the species matrix. Partitioning following the Ward's method (*stats* package 4.0.3) was used for each taxonomic group. The number of partitions (*k*) was set to three as this number was the most common and allowed to better compare the different partitioning results. Ordination of peatlands was done by PCoA (*ape* package 5.5) and the dendrogram obtained with the Ward's Method was projected onto the ordination graphs as lines connecting the sites. Colours and shapes were used to identify the partitions defined above (Figure 2.2).

Indicator species analyses—done with the *multipatt* function of the R library *indicspecies* (version 1.7.7)—were used to identify species specific to site partitionings and to extrapolate general ecological characteristics of each peatland type. Lichen occurrence data was also subjected to indicator species analyses based on the partitionings obtained above. Information on biological needs of individual species suggesting specific ecological conditions were gathered in published local flora (Ayotte & Rochefort, 2019; Brodo et al., 2001; Faubert, 2012; Frère Marie-Victorin, 1995).



The second statistical method used randomised null models to test specific hypotheses of community assembly patterns at each spatial scale (Gotelli, 2000; Monson, 2014). These quantified deviation of observed patterns from random distributions of species (Gotelli, 2000; Götzenberger et al., 2012; Monson, 2014). Negative or positive species associations as shown by null models were considered signatures of specific filters (de Bello et al., 2009; Gotelli, 2000) and used to infer which processes are operating between species pools (Guisan et al., 2019; Scherrer et al., 2018; Zobel, 2016). This approach also has the ability to calculate significance values (*p-values*) to statistically validate results from partitioning methods (Gotelli, 2000; McShane et al., 2002).

Distributions of the null hypotheses were obtained using a Monte Carlo approach (de Bello et al., 2009), and 999 randomised species pools were created for each spatial scale by randomly assigning species to species pools. Only species occurrences were used and lichens were included. The number of species per pool as observed in the field was fixed, and sampling was done without replacement according to procedure SIM9 in Gotelli (2000). Jaccard Similarity Indices were computed for each pair of species pools of the randomised communities, at each spatial scale. The average of the Jaccard indices calculated from the observed communities was then plotted against the distribution of the randomised Jaccard indices, *i.e.* the null hypothesis. This determined when observations were more similar (convergence) or different (divergence) than expected in relation to the null hypothesis distribution. For example, if the observed Jaccard index was 30% similarity and was located within the 2.5% of the left tail end of the null hypothesis centred around 50%, then the observed communities were considered more different than expected and thus divergent. The opposite side of the distribution would signify convergence or similarity amongst observed communities. P-value thresholds of 1% and 5% were determined with regard to both tails of the unimodal null hypothesis distribution.

## 2.5 Results

### 2.5.1 Species richnesses

A total of 294 species were identified, covering all five taxonomic groups. While bryophytes *sensu lato*, tracheophytes and lichens each represented approximately one third of the total species richness, bryophytes *sensu lato* were the most diverse (111 species) and lichens the least (90 species). Mean species richness for individual communities was 90, but this dropped to 49 when lichens were removed. Species names can be found in Annexe A and frequencies of alpha and beta diversities in Annexe B.

### 2.5.2 Peatland community types

Partitioning methods consistently produced three main groups of communities across all taxonomic groups considered, whether considered together or individually. However, the resulting groups of peatlands were not always the same between taxonomic groups. Figure 2.2A and Table 2.2 present the partitioning results for all taxa. The proposed names correspond to two criteria that were identified by the partitioning results: amount of Black Spruce canopy cover and spatial localisation (south = Casa Berardi, north = Nemaska and Renard). Only bryophytes did not show community structuration along these lines (forming the Other Peatland class in Table 2.2).

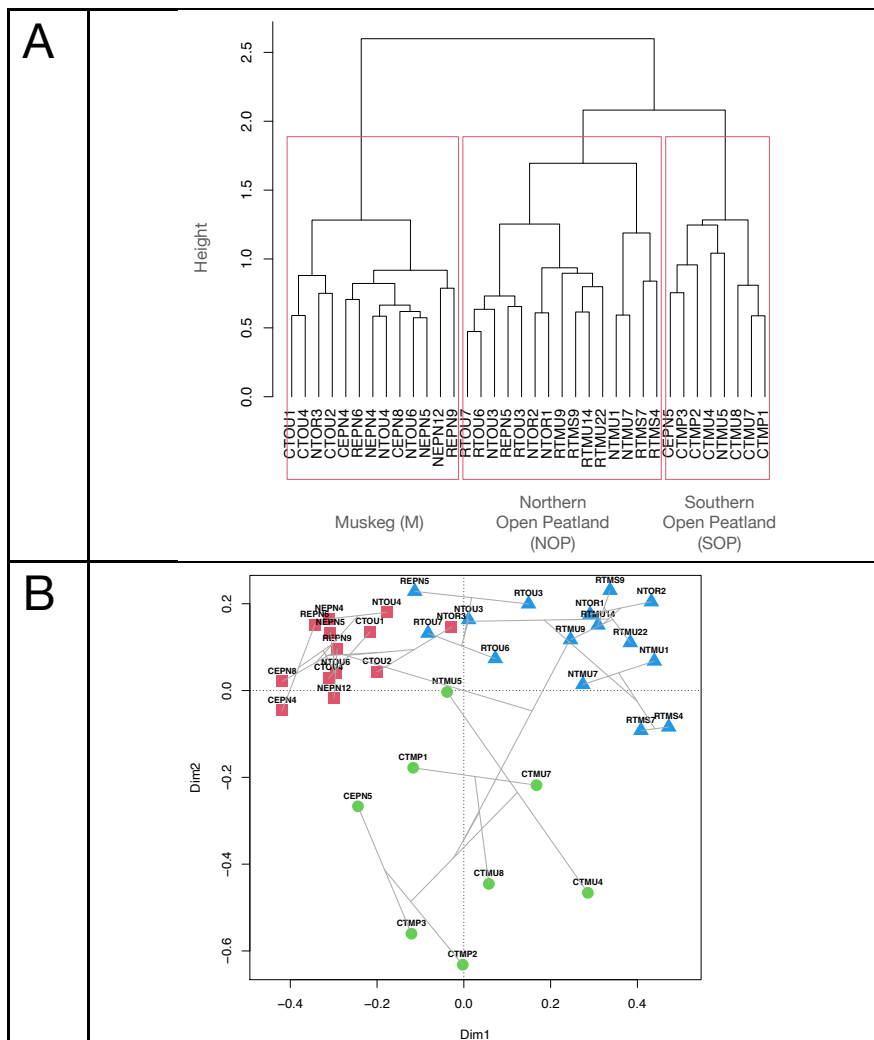


Figure 2.2 Results of clustering and ordination analyses. In A, the Ward's clustering results on species abundances after a Hellinger transformation with the three main peatland types outlined in red. Codes at branch ends identify each peatland. In B, PCoA of peatland sites based on species abundance data with Ward's clustering method (A) superimposed, as shown by the lines. Red squares refer to the *Muskeg* type (M), green circles the *Southern Open Peatland* type (SOP) and the blue triangles the *Northern Open Peatland* type (NOP). Total explained variance for the represented axes is 29%. All taxa are considered, except lichens.

Table 2.2 Peatland classification assignments for each site (1st column). Groupings of sites are indicated for each taxonomic group. Groups were obtained by synthesising partitioning results from PCoA and Ward's clusterings for each taxonomic group. Symbols for each of the three peatland types are as follows: M = Muskeg; SOP = Southern Open Peatland; NOP = Northern Open Peatland. NB. the 1st column corresponds to the dendrogram in Figure 2A. Other Peatland refers to a grouping that could not be identified as one of the three dominant peatland types based on community composition.

Site	All taxa	Tracheophytes	Sphagna	Bryophytes s.s.	Liverworts
CEPN4	▲	▲	▲	▲	▲
CEPN8	▲	▲	▲	▲	▲
CTOU1	▲	▲	▲	Other Peatland	▲
CTOU2	▲	▲	▲	▲	▲
CTOU4	▲	▲	▲	Other Peatland	▲
NEPN12	▲	▲	▲	▲	▲
NEPN4	▲	▲	▲	▲	▲
NEPN5	▲	▲	▲	▲	▲
NTOR3	▲	~	▲	▲	▲
NTOU4	▲	▲	▲	▲	~
NTOU6	▲	▲	▲	▲	▲
REPN6	▲	▲	▲	▲	▲
REPN9	▲	▲	▲	▲	▲
CEPN5	▲	▲	▲	▲	▲
CTMP1	▲	▲	▲	Other Peatland	▲
CTMP2	▲	▲	▲	▲	▲
CTMP3	▲	▲	▲	▲	▲
CTMU4	▲	▲	▲	▲	▲
CTMU7	▲	▲	▲	Other Peatland	▲
CTMU8	▲	▲	▲	▲	▲
NTMU5	▲	▲	▲	▲	▲
NTMU1	~	~	~	Other Peatland	~
NTMU7	~	~	~	▲	~
NTOR1	~	~	~	▲	~
NTOR2	~	~	~	▲	~
NTOU3	~	▲	~	▲	~
REPN5	~	▲	~	▲	~
RTMS4	~	~	~	▲	~
RTMS7	~	~	~	▲	~
RTMS9	~	~	~	▲	~
RTMU14	~	~	~	▲	~
RTMU22	~	~	~	▲	~
RTMU9	~	~	~	▲	~
RTOU3	~	~	~	▲	~
RTOU6	~	~	~	▲	~
RTOU7	~	~	~	▲	~

M	SOP	NOP
▲	▲	~

### 2.5.3 Indicator species analysis

The Muskeg (M) community type, or Black Spruce Bog, is defined by its presence of mature (> 4 m) individuals of *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh. This species was observed in all peatlands, but only in Muskegs did its canopy cover average 10%, occasionally reaching 40%. For comparison, cover in Open Peatlands averaged 1%. Partitioning for each taxonomic group consistently placed many of the same sites in this category (Table 2.2), showing that this type is highly supported by all taxa, particularly liverworts.

Indicator analyses (Figure 2.3) showed only three indicator species for this type ( $p$ -value < 0.05). However, there were many rarer species with a high positive predictive value and extremely low fidelity (Annexe C). These species are generally associated with forested habitats, confirming the importance of trees in this community type (Faubert, 2012; Frère Marie-Victorin, 1995). Similarity, measured by Jaccard indices, showed that on average, M communities shared 45% of their species pools (Annexes D and E).

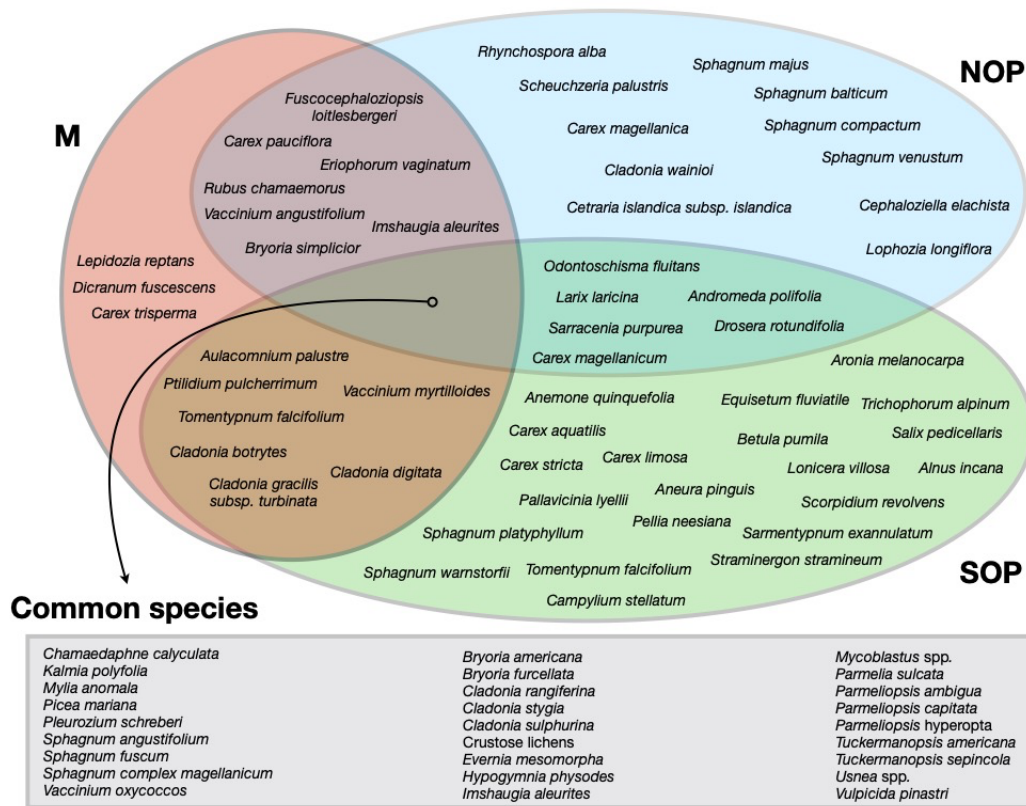


Figure 2.3 Venn diagram of significant indicator species ( $p$ -value  $< 0.05$ ). Species were determined by species indicator analyses for each peatland type and pairs of types. Common species are present in  $> 90\%$  of all sites. Complete indicator species lists are in Annexe C. M = Muskeg type; NOP = Northern Open Peatlands; SOP = Southern Open Peatlands.

Open Peatland communities were distinguished by their lack of mature tree cover (average of 1%). But there was a latitudinal separation of these into Southern Open Peatlands (SOP) and Northern Open Peatlands (NOP). The term *fen* seems inadequate to describe these open peatlands, especially the NOP, as they were systematically lacking many of the brown mosses and tracheophytes usually associated with fens (Ayotte & Rochefort, 2019; Faubert, 2012; Frère Marie-Victorin, 1995). Still, indicator analysis provided six species associated with poor fens (Figure 2.3).

The SOP type was mostly supported by bryophytes and liverworts (Table 2.2). Partitioning according to tracheophytes and sphagna identified 50% of these peatlands as M. Indicator species for the SOP type included many species generally associated with fen-type conditions (Figure 2.3). These communities, however, only share 36% of their species pools, the lowest similarity measure of the three community types.

The NOP type was mainly distinguished by sphagna and liverworts, and was the only type with lichen indicator species. Bryophytes were not able to identify this group. Highly significant indicator species ( $p$ -value  $< 0.01$ ) are principally northern species associated with poor fen conditions (Ayotte & Rochefort, 2019; Faubert, 2012; Frère Marie-Victorin, 1995). Mean similarity for this group reached 48%. However, several of these indicator species could be linked to specific substratum (*e.g.* exposed rocks, decaying animals and large open water pools). These include *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske, *Pinus banksiana* Lamb., *Racomitrium microcarpum* (Hedw.) Brid., several *Splachnaceae* species, and *Utricularia cornuta* Michaux (Annexe C).

Indicator species for pairs of peatland types showed that the M type shares affinities with both SOP and NOP, but these affinities were not found between SOP and NOP. For example, a species occurring in SOP and M, but never in NOP (*e.g.* *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.), was concentrated in the south, but could exist in the north because of its affinity with M. The inverse was true with the M-NOP pair (*e.g.* *Rubus chamaemorus* L.)

#### 2.5.4 Spatial hierarchical analysis by randomisation

In the previous step, partitioning methods and indicator analyses identified three community types present at the landscape scale, but with differences between taxonomic groups (Table 2.2). In the next step, species pools at each spatial scale (territory, region and landscape) were compared to randomised species pools of the same scale to identify underlying assembly processes. Community types from the previous step were incorporated to create the landscape scale. Table 2.3 shows randomisation results and p-values for all taxonomic groups and observed assembly trends.

At the territorial scale the three regional pools differed significantly for all taxa except for liverworts. At the regional scale—comparing types of communities within each region—a random species distribution was observed for all groups in both Casa Berardi and Nemaska, apart from liverworts. Significant divergence was observed for all groups at Renard. Liverworts were the only group to show divergence at Casa Berardi. The influence of liverwort patterns on overall community composition was also observed when all species were considered together. When lichens were added, this pattern changed so that community types became slightly less significant in the north (Nemaska and Renard), but not in the south (Casa Berardi).



Table 2.3 Significance of randomisation tests (\* = p-value <0.05, \*\* = p-value <0.01, ns = not significant). All tests were done with species groupings determined by previous partitioning methods, except for lichens which followed the classification system used during the prospecting stage (Lebœuf et al., 2012). "-" equates to non-applicable (*i.e.* this situation did not occur in the partitioning results). *Divergence* indicates that species pools are more different than expected, and *convergence* means more similar than expected. C stands for Casa Berardi, N for Nemaska and R for Renard.

Spatial scale	Species pool	All taxa	Tracheophytes	Bryophytes s.s.	Sphagna	Liverworts	Lichens
Territory	Region	divergence **	divergence **	divergence *	divergence **	ns	divergence **
Region	Region C	divergence * (with lichens: ns)	ns	ns	ns	divergence **	ns
	Region N	ns (with lichens: divergence *)	ns	ns	ns	ns	ns
	Region R	divergence ** (with lichens: divergence *)	divergence **	divergence **	divergence **	divergence **	divergence **
Landscape	C : Muskeg	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	-
	N : Muskeg	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	-
	R : Muskeg	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	-
	C : SOP	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	convergence **	-
	N : SOP	-	-	-	convergence **	convergence **	-
	R : SOP	-	-	-	convergence **	convergence **	-
	C : Other peatland	-	-	convergence **	-	-	-
	N : NOP	convergence **	convergence **	-	convergence **	convergence **	-
	R : NOP	convergence **	convergence **	-	convergence **	convergence **	-

At the landscape scale—comparing individual communities within each type (*e.g.* M) and region—convergence was always observed. More interestingly however is the fact that despite the observed convergence, Jaccard similarity indices show the peatland communities of any given type sharing only 36-61% similarity. Species randomisations produced communities with 20-26% similarity which is lower than the observed similarities (Annexe D). These low observed similarity values suggest that despite strong converging influences, there are influential secondary diverging factors.

## 2.6 Discussion

### 2.6.1 Assembly patterns across spatial scales and taxonomic groups

The observed signs of divergence, convergence and random distributions across spatial scales showed different assembly patterns operating at each scale, validating the first hypothesis. These results highlighted the importance and confirmed initial predictions of diverging biogeographical factors across the territorial scale and converging biotic interactions at the finer landscape scale (*e.g.* facilitation and symbiosis). In contrast, our predictions for assembly patterns at the regional scale did not foresee the observed random distributions in the south (*cf.* Tables 2.1 and 2.3). The observed random distributions reject the importance of environmental factors for these regions and suggest stochastic processes or opposing signs of convergence and divergence that ultimately cancel each other out (*e.g.* environmental factors or niche differentiation versus biotic interactions). This was unexpected in our predictions as ecological studies of community assemblies, particularly vegetation communities tend to focus mainly on environmental factors (Callaway, 2007). Environmental factors were shown to be important at Renard in the north.

While the second hypothesis was validated, confirming differences between taxonomic groups, results were contrary to our expectations. Differences were observed at the coarser scales and not at all at the landscape scale between individual communities. However, despite differences between taxonomic groups, diametrically opposing patterns were never observed between groups, meaning that convergence and divergence were never observed concomitantly at the same spatial scale. Instead, either convergence or divergence mixed with random distributions were observed.

The third hypothesis was rejected suggesting that neutral processes be more important than expected. This was especially true at the regional scale, but also at the territorial scale, where liverworts exhibited random distributions instead of the predicted divergence. Priority effects via historical contingency could be an important factor and are known to have long-lasting effects as the environmental context changes (García-Girón et al., 2022). Species and community evolution are also known to influence stochastic patterns of community composition (Vellend, 2016). The high amount of unexplained variance in our data observed in the ordinations may also concur with the importance of priority effects and eco-evolutionary interactions between species during colonisation and establishment (De Meester et al., 2016). Peatland communities in EIJB are known to have undergone many changes over the course of their history, including the last 50 years (Magnan et al., 2019; Magnan et al., 2021), but it is uncertain how many of these changes were directly influenced by environmental changes, stochastic factors or eco-evolutionary events. Our results suggest that stochastic events be an integral part of the community assembly processes across peatlands in EIJB.

### 2.6.2 Assembly patterns at the territorial scale

The spatial distribution of the selected regions allows to identify a latitudinal gradient, which is itself representative of several coarse scale factors (*cf.* §2.4.1 Study area) as well as evolutionary (Stegen et al., 2013; Vellend, 2016) and historical events (Jiménez-Alfaro et al., 2018; Messaoud et al., 2007). However, the study design does not allow to distinguish between these factors.

The significant proof of divergence for all taxa together, tracheophytes, sphagna, bryophytes and lichens, suggests that these groups respond to specific physiographic patterns perhaps related to the latitudinal gradient. It was already proven that higher lichen diversity in more northern peatlands of EIJB is correlated with habitat heterogeneity caused by exposed rocks in peatlands (Route, 2020). While the gradient effect on the other groups was not directly studied here, there are some possible explanations. Tracheophyte diversity is known to generally decrease with latitude (Weiser et al., 2018), and climate and geology may be important drivers for tracheophyte distributions in Eastern Canada (Anderson & Ferree, 2010). The lower clay tills of Casa Berardi and the higher gneiss outcrops at Renard may have direct influences on the tracheophyte distributions. Sphagna are known to be particularly adapted to the colder and more open boreal forest (Shaw, Devos, et al., 2010) which might suggest that they be more diverse at Renard than at Casa Berardi. Our indicator analyses show that the sphagna communities are particularly important for vegetation communities of NOP. However, for liverworts the latitudinal gradient cannot be considered as stochastic processes—as shown by the observed random distribution—are more important than biogeographical factors. Stochastic phenomena are already known to have an important influence in forest bryophyte and liverwort assembly patterns in the southern part of the studied territory (Fenton & Bergeron, 2013), and this seems to also be the case in peatlands, especially for liverworts.

### 2.6.3 Regional scale patterns

As previously mentioned, environmental factors were only proven important in the northernmost part of the studied territory. For the other two regions, stochastic or an interaction between diverging and converging factors created the observed random distribution pattern. Surprisingly, changes in divergence patterns for all taxa were observed when lichens were included, despite lichens showing different signs of divergence when considered separately (Table 2.3). Is this simply a numerical artefact or could it be that by adding lichens, underlying non-significant trends of divergence within other taxonomic groups become significant when associated with lichen data? Does this suggest facilitation where, for example, species of one functional group (*e.g.* tree species) facilitate the presence of another functional group (*e.g.* epiphytic lichen species) (Brooker et al., 2008; Bruno et al., 2003)? This would suggest that a group of functionally similar species generally restricted to one habitat type be associated with another group of functionally similar species. However, individual phylogenetic diversities would show only random distributions.

Lastly, the divergence observed only in liverworts at Casa Berardi is difficult to associate with solely environmental factors as it would be expected that factors such as water table depth be also important for several taxonomic groups. It may very well be that other diverging factors are present, such as niche differentiation or habitat heterogeneity (Mills & Macdonald, 2004; Vitt et al., 1995). Just as lichens at the regional scale are dependent on habitat heterogeneity, liverworts may also be dependent on habitat heterogeneity caused by abiotic or biotic factors (*e.g.* competitive exclusion) at a finer scale.

#### 2.6.4 Landscape scale assembly factors

Convergence of individual communities grouped by community type and by region was contrary to our prediction of different assembly patterns for each taxonomic group, highlighting the importance of biotic interactions. However, there remained a large amount of variability between the communities. Randomisation produced communities with extremely low similarity (20-26%) within types. At the same time, observed communities showed 36-61% similarity, leaving often more than 50% to species turnover. Thus, there is a dominant converging pattern amidst other random or diverging factors pointing to secondary diverging factors also present at the landscape scale. These factors could be niche differentiation, competitive exclusion, habitat heterogeneity and perhaps other finer scale environmental factors not previously identified. Combinations of differing assembly factors are known to exist and interact, such as facilitation and competitive exclusion (Callaway, 2007; van Bergen et al., 2020), creating sometimes communities difficult to explain by simply using environmental factors. These factors are also known to not be static in time, but respond to changes in abiotic or climatic factors (Callaway, 2007; Koyama & Tsuyuzaki, 2013). However, biotic interactions are difficult to elucidate with simple occurrence data (Butterfield et al., 2010). Our results do seem to show a mixture of opposing factors, which may also differ amongst taxonomic groups.

#### 2.6.5 Individual species and community assembly patterns

In this study, species were not considered individually except for the indicator species analyses. Only taxonomic groups were considered for studying assembly patterns. However, indicator species are important to consider because they provide direct evidence specific to certain environmental or biotic conditions (De Cáceres et al., 2010;

Fattorini et al., 2019). For example, the only bryophyte indicator species of M, *Dicranum fuscescens* Turner and *Lepidozia reptans* (L.) Dumort., are typical of decaying wood, a micro-habitat found at a very fine spatial scale. They are not necessarily representative of the coarser scale habitat (M), but imply a significant presence of mature trees able to provide certain micro-habitats such as decaying wood or ligneous litter. Important species across the boreal biome such as *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburg were not indicative because of their general presence, but total coverage of adult individuals (> 4 m) was significant for determining M.

Indicator species for pairs of peatland types suggest that different assembly processes may be operating. Species limited by the latitudinal gradient in Open Peatlands are not limited by this gradient in M. This suggests that M be providing habitats allowing these species to bypass the latitudinal gradient—a biological corridor (Moreno & Guerrero-Jimenez, 2019)—or their presence be from former environments that have already transitioned to a different successional stage, creating a time-delayed extinction (Tilman et al., 1994).

#### 2.6.6 Utility of the spatial-hierarchical approach using the null hypothesis method

This approach was able to identify signals of convergence, divergence or random distributions at different spatial scales caused by underlying assembly processes. While previous studies using this approach focused on finer spatial scales, our use of a coarser spatial scale (~230 000 km<sup>2</sup>) did provide interpretable results. Furthermore, when hypotheses or predictions were rejected, it pointed out other possible processes. In our case, the partial absence of environmental factors at the regional level was unexpected.

Instead, the observed random distributions suggested possible stochastic processes that were not considered in the original predictions.

However, three important questions remain. Do signs of convergence, divergence or random distributions truly point to these processes? Because the assigning of specific assembly processes to a specific spatial scale is based on theoretical assumptions with little experimental testing (Kraft et al., 2011), it could be that some processes may act across several scales or simply at different scales than expected (Mod et al., 2020). For example, facilitation and symbiotism could be active across all spatial scales because the same species would be grouped together at every spatial scale, creating signs of convergence (Mod et al., 2020). Our data does not directly support this as convergence was only observed at the community scale, however it does not rule out the possibility of functional groups interacting positively across several spatial scales. Thus, hypotheses and interpretations of assembly patterns in data must be formulated within the limits of these theoretical assumptions.

Does the creation of a dimensionless spatial scale (landscape scale in this study) based on measures of similarity distances introduce a numerical or statistical bias? This may have over accentuated either convergence between individual communities of each type (landscape scale), or divergence between community types (regional scale). While convergence between communities at the landscape scale was clearly observed, species were permuted within each community type. This means that the random distributions were created fully based on only the species of a given type and that convergence at the landscape scale was not an artefact of the partitioning methods. However, at the regional scale, it is surprising that most of the community types created by partitioning methods were not validated by significant signs of divergence. Had the types been divergent, there would be reason to doubt the link between environmental factors and types. However, this was not the case. So, including a dimensionless scale



in a spatially hierarchical design was able to increase the number of spatial scales studied and to include community assembly information that may have been lost by a purely spatially structured design.

Lastly, could the observed assembly patterns be the result of several processes interacting at the same spatial scale? In this case, processes would be difficult to separate by a simple randomisation as their influences would be integrated together (Scherrer et al., 2018). For example, a random species distribution may be the result of two opposing forces (*e.g.* convergence from facilitation and divergence from niche differentiation), and not simply stochastic processes. In our case, this does not seem to be the case at neither the territorial nor landscape scales, but it may be occurring at the regional scale where random distributions were observed. Another example is the overwhelming convergence at the landscape scale, despite high turnover rates between communities. This confirms biotic interactions, but strongly implies that other diverging or random processes be involved.

#### 2.6.7 Large-scale biogeographical factors or environmental factors?

In response to the second objective, large-scale territorial factors clearly have more influence than regional scale environmental factors in our study zone. However, regional environmental factors may be integrated with finer (Kraft et al., 2014) or coarser scale factors due to spatial correlation (*e.g.* geology, historical contingency such as glacial retreat or even fire events, and other territorial factors) (Lindström & Langenheder, 2011). This spatial correlation may be the reason that environmental factors are significant in the north. Because environmental factors are very diverse, some, such as water table depth, peat structure and more, may weakly influence community assembly patterns. Meanwhile other factors including pH and water quality

may be more correlated to territorial factors such as geology and physiography, and thus have more influence on assembly patterns. All the same, whether they are unimportant or integrated with other factors, environmental factors do not stand out as having a large and independent influence on community assembly.

## 2.7 Conclusion

In this study, a spatially hierarchical framework was used to organise hypotheses of community assembly patterns across a large region. Scale was shown to be important in considering assembly patterns and differences were observed between taxonomic groups. While random distributions of species at the regional scale discredit the hypothesis of environmental factors as main drivers, it hints at what other factors could be engaged at this scale (stochastic processes or an interaction between diverging and converging processes). Our results also highlight the importance of considering multiple taxonomic groups to have a more complete understanding of the various ecological factors influencing peatland communities.

Combining the randomisation approach with partitioning methods (clustering and PCoA) proved to be beneficial in organising and classifying communities, and in considering other elements of community assembly that would have been missed from a purely spatially constructed design. Randomisation did prove that vegetation classes were often not influenced by regional scale environmental factors, and that other processes are more important such as biotic facilitation and biogeographic factors. However, it may be that environmental factors are integrated with other factors at different scales: coarser scale factors such as geology or physiography or finer scale biotic interactions and habitat heterogeneity.

From a conservationist angle, understanding the way different processes interact across different spatial scales helps concentrate efforts where they are the most effective. Since environmental factors seem to have little importance in influencing vegetation communities within peatlands, it may be more beneficial to increase understanding of biotic interactions, possible stochastic processes (*e.g.* dispersion) and the role/s of various territorial scale factors behind the latitudinal gradient. In the context of a changing climate, further exploration of how these assembly processes may change with climate scenarios and individual indicator species will be necessary for adapting and informing management decisions.

## 2.8 Acknowledgments

We are grateful for our field assistants Lysandre Bourgouin and Juliette Larrivée. We thank Debra Madill for language revision and Stéphanie Pellerin for her precious help in clarifying the text.



## CHAPITRE 3

# ENVIRONMENTAL DRIVERS OF VEGETATION IN BOREAL PEATLANDS OF QUEBEC

Marc-Frédéric Indorf, Yves Bergeron & Nicole J. Fenton

**En préparation pour *Mires and Peat***

### 3.1 Abstract

Plant communities are directly rooted in their environment and depend on local conditions. Thus, understanding the intricate interactions between communities and their environment is necessary for improving knowledge on ecosystem functions and roles in biogeochemical cycles (e.g. C, N, water and more). However, selecting the most pertinent variables can be complicated, and even statistically useless, in the case of too many variables. Because vegetation communities in peatlands of Eeyou Istchee James-Bay (EIJB), Québec, have rarely been studied mainly due to inaccessibility, 35 peatlands were chosen, and vegetation and environmental data were collected between 2018 and 2019. We expected Water Table Depth (WTD) to be the most influential driver of plant communities, along with various water quality variables such as pH and Ca. Environmental data were grouped into four categories, and variable selection by Redundancy Analysis (RDA) was done separately for each category and each taxonomical group (tracheophytes, sphagna, liverworts and bryophytes – mainly brown mosses). Following this step, the effects of the chosen variables on vegetation were analysed through variance partitioning and RDAs. Vegetation structure variables (e.g. shrub cover) were the most important, but various water quality and physical characteristics (e.g. WTD and Peat Depth) also had significant effects. Occasionally, latitude had an impact, but this was most likely related to geological or climatic gradients. Differences between taxonomic groups were also observed. These results exposed the complexity and difficulty of explaining the connections between environmental variables and the peatland communities in EIJB. There may be some unmeasured variables related to habitat heterogeneity or to climate that are also driving vegetation. Other non-environmental variables related to biotic interactions or stochasticity may also be at play. Future studies would benefit by investigating these lesser explored drivers of species distributions.

**Keywords:** variance partitioning, Eeyou Istchee James Bay, bryophyte, Sphagnum, liverwort, vascular plant, tracheophyte

### 3.2 Résumé

Les végétaux sont intimement dépendant de leur environnement. Comprendre l'interaction entre communautés végétales et l'environnement, c'est mieux connaître le fonctionnement d'un écosystème et ses rôles dans des cycles biogéochimiques comme ceux du C, de l'N, de l'eau et d'autres éléments. Toutefois, la sélection de variables doit composer avec la nécessité, d'une part, de choisir des variables statistiquement pertinentes et, d'autre part, de réduire la redondance entre variables. Etant donné le faible nombre d'études sur les communautés végétales des tourbières en Eeyou Istchee Baie-James (EIBJ), Québec, principalement en raison de l'inaccessibilité, 35 tourbières ont été sélectionnées et des données environnementales et végétales ont été relevées entre 2018 et 2019, dans le but d'améliorer les connaissances des facteurs expliquant la végétation. Nous avons posé l'hypothèse que la profondeur de nappe (PN) soit la variable la plus importante pour la distribution des espèces, suivie de plusieurs variables indiquant la qualité de l'eau comme le pH et le Ca. Pour simplifier leur sélection, les variables ont été organisées en quatre catégories avant de choisir, par Analyse canonique de redondance (ACR), les plus explicatives d'entre elles par catégorie et par groupe taxinomique (trachéophytes, sphaignes, hépatiques et bryophytes – principalement les mousses brunes). Les effets des variables choisies ont ensuite été étudiés à l'aide du partitionnement de la variance et des ACR. Contrairement à nos attentes, les variables liées à la structure de la végétation, c'est-à-dire le recouvrement arbustif, arborescent et d'autres, se sont montrées les plus influentes, tandis que diverses variables de qualité de l'eau et des caractéristiques physiques comme la PN et l'épaisseur de tourbe, ont présenté

également des effets significatifs. La latitude montrait un effet occasionnel, mais qui était probablement la conséquence des gradients géologiques et climatiques. Des différences entre groupes taxinomiques ont aussi été relevées. Ces résultats démontrent la complexité et la difficulté de relier la végétation des tourbières jamésiennes aux variables environnementales. Nous ignorons pour l'instant l'existence d'autres variables potentiellement plus explicatives comme celles du climat et de l'hétérogénéité des micro-habitats, ou d'autres impliquées dans des interactions biotiques ou des processus stochastiques d'assemblage des espèces. Ces points encore peu étudiés en EIBJ méritent d'être davantage explorés à l'avenir.

Mots-clés : partitionnement de la variance, Eeyou Istchee Baie-James, bryophyte, Sphagnum, hépatique, plante vasculaire, trachéophyte

### 3.3 Introduction

Peatland vegetation is often thought to be driven by environmental conditions such as water chemical composition or water quality, hydrology (Tahvanainen, 2004; Vitt & Chee, 1990), peat characteristics and geology (Glina et al., 2019). In fairly inaccessible areas of high peatland concentrations such as the James Bay-Hudson Bay Lowlands (Gorham, 1991; Yu, 2012), some research has touched on paleoecology and hydrology (Arlen-Pouliot & Payette, 2015; Jutras et al., 2009; Magnan et al., 2019; Ulanowski & Branfireun, 2013; van Bellen et al., 2018), but little has examined the interactions between vegetation biodiversity and environmental variables influencing ecohydrological functions of peatlands. Because these different aspects of peatlands contribute to global biogeochemical cycles (e.g. C and N cycles) (Loisel et al., 2014; Turetsky, 2003; Yu, 2012), it is important to improve our understanding of the



interaction between vegetation and environmental conditions especially in understudied areas of large geographical importance.

As a type of wetland, peatlands are highly dependent on water, (Price, 2001; Rydin & Jeglum, 2013) whose characteristics have been long recognized as a major driving force of various peatland functions (Weber, 1908). For example, the vertical catotelm-acrotelm model based on Water Table Depth (WTD) (Clymo, 1984; Ingram, 1978; Ivanov, 1981) has influenced modern understanding of peatland hydrology and decomposition processes. In short, the fluctuating water table level impacts oxygen availability in the surficial peat layer of the acrotelm, whereas the saturated conditions of the catotelm strongly limit oxygen needed for decomposition.

Water table depth, in turn, is directly driven by different aspects of peatland hydrology: hydrological conductivity and peat porosity, evapotranspiration rates and precipitation amounts, groundwater sources and discharge amounts, as well as upward capillary pull in peat (Bengtsson et al., 2016; Bertrand et al., 2021; Fraser et al., 2001; Miller et al., 2015). These all directly influence the quality or chemical composition of water; first, upward movements bring dissolved minerals from lower ground sources that are richer in minerals and nutrients. Hence, knowing the water chemistry can also provide insights into local hydrology, especially when this is not known. Secondly, nutrient-poor precipitations dilute the nutrient content in the surficial part of the water table. At the same time, cationic exchanges caused by *Sphagnum* alter water composition at a small scale (Andrus, 1986; Vicherová et al., 2017). Together, variations in these hydrological characteristics amongst peatlands create a nutrient gradient (Bridgham et al., 1996; Rydin & Jeglum, 2013; Warner & Asada, 2006) going from nutrient-poor sites (ombrophic and oligotrophic bogs) to nutrient-rich sites (minerotrophic fens). This nutrient gradient is generally thought to influence vegetation communities

(Tahvanainen, 2004; Vitt & Chee, 1990) based on species' needs and specific niches; however, the effect is not always direct or obvious (Locky et al., 2005).

Vegetation structure, via the relative abundance of plant functional groups based on height (Tree, Shrub, Herbaceous, Bryophyte, etc.) and their resulting litter differences, directly affects mineralization rates as well as the physical and chemical characteristics of peat structure, thereby affecting hydrology and nutrient cycling (Del Giudice & Lindo, 2017; Turetsky et al., 2008; Verhoeven & Toth, 1995). Ecohydrological conditions are further influenced by sphagna through variations in vertical capillary flow (Andrus, 1986; Holden, 2009; Vicherová et al., 2017) and water quality control (Andrus, 1986; Verhoeven & Liefveld, 1997). Vegetation structure can also influence luminosity and humidity at a very fine scale (e.g., canopy cover), affecting individual species such as bryophytes or the regeneration of larger tracheophytes (Barbé et al., 2016; Monteiro et al., 2023).

Latitude has a known general influence on plant species distributions across the planet (Wells, 1981), but this influence differs depending on spatial scale and taxonomic group (Route, 2020; Wang et al., 2016). Latitudinal influence is also known to co-vary with macro-environmental factors such as evolutionary histories of families and species (Weiser et al., 2018), geology (Anderson & Ferree, 2010), climate, solar radiation and the limits of historical glaciations (Anderson & Ferree, 2010; Gignac et al., 2000; Nicholson et al., 1996).

These variables interact with each other via a complex network of autogenic and allogenic feedbacks within the peatland system (Waddington et al., 2015), often creating statistical collinearity between variables (Dormann et al., 2013). In order to facilitate variable selection, environmental variables can be organized into four categories: 1) latitudinal effects relating to macro-scale factors, 2) local physical

characteristics, including water table depth, peatland thickness and the chemical composition of peat, 3) water chemistry or water quality, and 4) vegetation structure (Andersen et al., 2011; Locky et al., 2005; Pouliot et al., 2011; Sjörs, 1950). While it is uncommon for studies to consider variables from all these categories together, all categories are recognized as playing important roles in peatland functions, either directly, indirectly, or in interaction.

In this study, we sought to further understand the relative roles of these environmental drivers (latitude, local physical characteristics, water quality and vegetation structure) on multi-taxonomic vegetation communities (tracheophytes and bryophytes) in peatlands of EIJB using variance partitioning techniques. We hypothesized that physical characteristics have a primary effect on vegetation communities, that water quality variables have a secondary impact, that vegetation structure has a third-ranking influence, and lastly, that the latitudinal gradient has a minor effect, often in interaction with other categories.

For each of these categories, we were also interested in identifying the most important variables for each category. We expected to find Water Table Depth (WTD) to be the most important physical characteristic, Shrub and tree covers for vegetation structure, and pH, Ca and other elements usually found as cations to be important measures of water quality.

Lastly, we hoped to better understand how different taxonomic groups in EIJB respond to these different categories and variables. We expected sphagna to be more sensitive to physical characteristics (e.g. WTD), liverworts to vegetation structure (e.g. tree cover), and tracheophytes and bryophytes to water quality (e.g. pH, Ca, Mg, etc.).

### 3.4 Materials and methods

#### 3.4.1 Study area

For this study, 35 peatlands were visited in the central northwestern part of Québec (between 49°N and 53°N) in the municipality of Eeyou Istchee James-Bay (EIJB), which is part of the James Bay-Hudson Bay watershed. This study area covers approximately 280 000 km<sup>2</sup>. On average, peatlands occupy about 11% of the territory, but in some parts of the James Bay Lowlands, they cover more than 40% (Pellerin & Poulin, 2013).

Three study regions (Figure 3.1) were identified in EIJB: *Casa Berardi* (C), *Nemaska* (N) and *Renard* (R), each covering 10 000 km<sup>2</sup>. These regions were situated along a 650 km transect forming a latitudinal gradient stretching from the closed boreal forest vegetation zone (Casa Berardi and Nemaska) into the open boreal forest (Renard) (Morneau, 2021). Though officially in the closed forest zone, Nemaska is on the limit between the closed and open forest zones. The general climate of the territory is marked by annual precipitation amounts between 700 mm and 900 mm and mean annual temperatures between -3°C and 1°C (Magnan et al., 2019; Ouranos, 2021; Payette & Bouchard, 2001; Thibault & Payette, 2009).

All three study regions are in the geological province of Lake Superior, which is part of the Canadian Shield. This province is mainly composed of acidic granite and gneiss (from about 2 500 million years ago) resulting from the metamorphosis of sedimentary, volcanic and intrusive rocks from the Archaean Eon (Payette & Bouchard, 2001). The southern part of our study territory around Casa Berardi is dominated by mafic rocks high in magnesium and iron, while felsic rocks with higher concentrations of silicon

and aluminum become more prevalent further north around Renard (Ducruc et al., 2019).

The physiography of each region is inherited from post-glacial events occurring after the retreat of the Wisconsin Ice Sheets which took place in EIJB 8 500-5 500 years ago. The Lowlands of the EIJB territory, including Casa Berardi, were covered by the proglacial Lake Ojibway, which created the physiographic feature referred to today as the Clay Belt. The northern part of the Clay Belt, including the region of Casa Berardi, was covered several times by the Cochrane readvances, leaving behind calcareous till deposits brought from the more northern Hudson Platform (Hardy, 1977). Further north, the limits of the post-glacial Tyrrell Sea reached Nemaska, but not Renard (Dionne, 1978), highlighting the fact that different sectors of Nemaska, depending on elevation, may or may not have been influenced by post-glacial water covers (Hardy, 1977; Vincent & Hardy, 1977). The surficial deposits observed today are the direct consequences of these events (Figure 3.1).

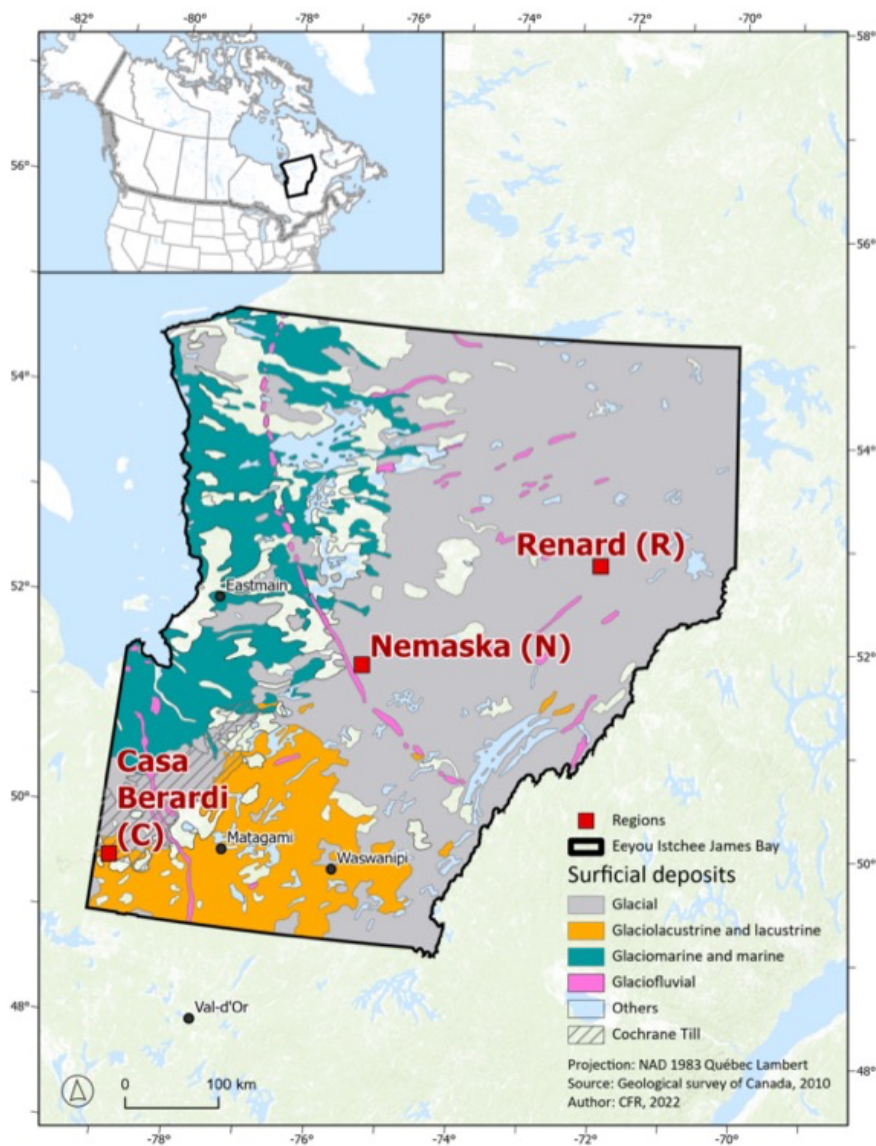


Figure 3.1 Locations of the three study regions in northwestern Québec, Canada: Casa Berardi (C), Nemaska (N) and Renard (R). Lacustrine deposits correspond largely with the area covered by Lake Ojibway, while marine deposits were left by the Tyrrell Sea (Dionne, 1978).

More specifically, Casa Berardi has a flat topography typical of the Abitibi Lowlands with an extended organic layer overlying a clay-till substratum with some calcareous influences. Elevation is between 200 and 300 m (Blouin & Berger, 2005). Nemaska,

while at a slightly higher elevation between 200 and 400 m (Blouin & Berger, 2004), is located at the western limit of the Mistassini Highlands with topography marked by buttes and knolls of moraine. Thick organic layers are found in the lower-lying areas. Renard, situated on the northern side of the Otish Mountains and on the southern part of the Central Plateau of Northern Québec, is at a higher elevation of > 400 m. Despite a topography marked by small mountains, the southern part of the region around Renard has a similar geological and edaphic structure to Nemaska. Generally, peat extension is limited by rock formations.

While the hydrology of the territory is not well documented on the spatial resolution of the individual studied peatlands, each of the study regions is part of a different major watershed. Casa Berardi is located in the Harricana River Watershed. Nemaska is mainly in the Rupert River Watershed, while a small portion around the village of Nemaska is in the Pontax River Watershed. Renard is at the head of the Eastmain River Watershed, upstream from its partial deviation towards the La Grande River for hydroelectric purposes (Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire de la Baie-James, 2010).

#### 3.4.2 Data collection

To capture the diversity of peatlands across the territory, all potentially accessible sites were selected by remote sensing following guidelines described in Leboeuf et al. (2012). This method identifies peatlands based on vegetation structure determined from Landsat, Spot and Rapid Eye satellite images. This was only used to guide site selection and ensure representation of the peatland diversity. It was not used in the statistical analyses as a grouping variable. Field visits were also carried out to evaluate accessibility, visual presence of human perturbation and accuracy of remote sensing

categories in identifying the presence of peatlands in accordance with official descriptions of humisols, for example, a peat thickness > 40 cm (Groupe de travail sur la classification des sols, 2002; Zoltai & Vitt, 1995)

Field data collection took place during the summer season (mid-June to mid-August) of 2018 and 2019. A plot was placed in the centre of each peatland following phytosociological criteria for achieving a homogenous and representative vegetation community (Braun-Blanquet, 1928; Gillet, 1998; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). The plot served for vegetation relevés and cover percentages of each vegetation stratum. A small well was dug in the plot's centre for collecting water and peat samples. Collected environmental data (Table 3.1) was grouped into four categories: latitude, physical characteristics, vegetation structure and water quality. Response variables were vegetation data.

### 3.4.3 Vegetation data

Vegetation relevés included tracheophytes and bryophytes *sensu lato*. Bryophytes *sensu lato* were divided into three clades for the sake of this study focused on peatlands: bryophytes *sensu stricto*, liverworts and sphagna. In peatlands, bryophytes, more specifically the polyphyletic group of brown mosses, tend to be associated with more alkaline and minerotrophic conditions (Du Rietz, 1954; Sjörs, 1950; Vitt, 2006). Sphagna were considered separately from the other bryophytes because of their roles in peatland ecohydrology (Andrus, 1986). For the remainder of this paper, bryophytes will refer to bryophytes *sensu stricto*.

Vegetation community types were previously identified based on the observed abundances of tracheophytes, all bryophyte species and lichens (Indorf et al., in



revision). This resulted in three peatland vegetation categories for EIJB: Muskegs, Southern Open Peatlands (SOP) and Northern Open Peatlands (NOP). Some species were specific to both Southern and Northern Open Peatlands. These species can be referred to as being with the Open Peatland category.

#### 3.4.4 Spatial and physical data

Spatial data was represented by latitude degrees for each peatland plot.

Physical variables represented topography, hydrology and peat decomposition states. Water Table Depth (WTD) was measured from the peat surface (generally the exposed *Sphagnum capitula*) down to the water surface at the centre plot. In the case of a non uniform peat surface, the median peat elevation was used. Elevation of the plot was determined using Google Earth. Because of spatial autocorrelation in elevation data, data was centred for each region by subtracting the average elevation of the region. Peat thickness was measured by manual probing every 10 m along a randomly placed transect, starting from the centre point to the peatland edge. The edge was determined by either a change in vegetation (cover or community composition) or a peat thickness of less than 40 cm. The arithmetic mean of thickness measures was used in our analyses.

Total carbon (C) and nitrogen (N) percentages were measured in dried organic peat samples (Leco Trumac CNS Analyser, LECO Corporation, USA), and then used to create C:N mass ratios for use as a measure of mineralization (Del Giudice & Lindo, 2017; Trinder et al., 2008; Wang et al., 2014). These ratios were strongly correlated with bulk density (Pearson's correlation coefficient ( $\rho$ ) = -0.70,  $t$  = -5.53,  $p$ -value =  $3.8 \times 10^{-6}$ ) and less strongly correlated with the more subjective von Post indices

of decomposition (von Post, 1924) (Kendall's tau: -0.38,  $z = -2.91$ ,  $p\text{-value} = 0.004$ ); hence, C:N was used as a proxy for mineralization measures. Peat electrical conductivity and pH were measured within 12h after collection by saturation with distilled water in an approximate 1:1 volume ratio (Rydin & Jeglum, 2013).

Vegetation structure was calculated as the percent cover per vegetation stratum, with tracheophyte strata being defined by height: Herbaceous: <0.6 m; Shrubs: 0.6-4.0 m; Trees: >4 m. Four metres is a recognized threshold for identifying mature trees in Québec Wetlands (Lebœuf et al., 2012). Cover percentages were grouped into classes following the Braun-Blanquet scale for tracheophytes (Braun-Blanquet, 1928) and the Hult-Sernander scale for bryophytes and lichens (in Frey & Kürschner, 1995). Cover by dwarf and seedling trees (<4 m) was calculated by subtracting the cover of the tree stratum from the added sum of covers for each tree species as measured during the vegetation relevés. Individual tree species cover was evaluated without consideration of vegetation strata, and thus represents the total cover of dwarf and mature trees ( $\% \text{ dwarf trees} = \sum(\% \text{ individual trees species}) - \% \text{ tree stratum}$ ). Thus, the dwarf tree variable represents both seedlings and more mature trees that have not reached a dominant vegetation stage.

#### 3.4.5 Water quality or water chemistry

Approximately 24 hours (minimum of six hours) following well digging, field measurements and waters amples were collected. In the case of rainfall, samples and measurements were collected 24 hours after the last rainfall. Water quality measurements (water pH, electrical conductivity and Total Dissolved Solids (TDS)) were measured *in situ* once each year (2018 and 2019) at approximately the same date using a handheld pH meter (Oakton™ Testr PCTS 50 Waterproof Pocket

pH/Cond/TDS/Salinity Tester). Yearly data were averaged together. Before averaging, pH was also converted into  $H^+$  concentrations (ppm); however, our statistical analyses did not show that these concentrations were more explanatory than pH. In fact, these two variables were highly correlated (Pearson's  $\rho$ : -0.80,  $t = -7.74$ ,  $p$ -value =  $6.4 \times 10^{-9}$ ), thus  $H^+$  was removed from our analyses.

Water samples for analyses of total trace element contents were collected in 2019, filtered at  $0.45 \mu m$  within 6-8 hours after collection, preserved with  $HNO_3$  and kept refrigerated at  $4^\circ C$  until analysis 4-5 months later at H2Lab in Rouyn-Noranda, Québec, Canada. These metals were aluminum (Al), boron (B), cadmium (Cd), calcium (Ca), chrome (Cr), cobalt (Co), copper (Cu), iron (Fe), magnesium (Mg), manganese (Mn), molybdenum (Mo), nickel (Ni), potassium (K), selenium (Se), silicon (Si) and zinc (Zn). Due to unexpected difficulties with filtering peatland water, total chlorine was not measured. Analysis was done by Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (ICP-MS) following local guidelines (Centre d'expertise en analyse environnemental du Québec, 2020; Fernandez-Turiel et al., 2000). B, Cd, Co and Mo were removed from the database because of low detection levels.

Samples for measuring Total Inorganic Carbon (TIC), Total Organic Carbon (TOC), total phosphorus (P) and total nitrogen (N) percentages were collected without filtering and stored at  $4^\circ C$  in glass vials prewashed with acid. These were analyzed at the GRIL—Université du Québec à Montréal (UQAM) analytical laboratory. TIC and TOC were analyzed with an OI Analytical Aurora 1030W TOC Analyzer (<https://www.oico.com/1030W>) using a persulphate oxidation method. Total N was evaluated with a continuous flow analyzer (OI Analytical Flow Solution 3100 ©) using an alkaline persulphate digestion method, coupled with a cadmium reactor, following a standard protocol (Patton & Kryskalla, 2003). Total P was analyzed using a standard protocol (Wetzel & Likens, 2000). Transportation difficulties related to site

inaccessibility made the collection and analysis of specific ions impossible, thus only total concentrations were analyzed. Thus our data is not able to express quantities of labile elements.

Table 3.1 Descriptive statistics of measured variables describing peatlands. The listed variables were selected from the original 58 following tests of Pearson's  $\rho$  and Principal Component Analysis (*cf.* §3.4.6). NB. Dwarf tree cover refers to individuals of tree species that have not reached 4 m in height. This includes seedlings and older trees that do not reach a normal height due to local climate and hydrological conditions.

Category	Variable	ID	mean	min	max	Standard deviation	Units
Spatial distribution	Latitude	Latitude	51.37	49.31	52.82	1.31	degrees
Physical characteristics	Centred elevation	Cen_elevtn	0	-42.08	64.92	26.17	m
	Mean peat thickness	Peat_depth	155.84	32.50	310.00	66.73	cm
	Living peat thickness	Living_Peat	6.87	0.00	20.00	4.41	cm
	Water Table Depth	WTD	-19.10	-50.00	0.00	12.33	cm
	Peat conductivity	Cond_Peat	27.85	15.80	47.40	7.85	S.m-1
	C:N mass ratio	C.N	54.39	17.81	122.87	23.90	ratio
	Peat C	C_Peat	46.49	42.46	53.80	2.56	%
	Peat N	N_Peat	1.09	0.36	3.02	0.64	%
Vegetation structure	Tree cover (>4m)	Tree_cov	4.84	0.00	37.50	9.92	%
	Shrub cover	Shrub_cov	13.50	0.00	62.50	16.98	%
	Herb cover	Herb_cov	71.79	37.50	87.50	17.24	%
	Bryophyte cover	Bryo_cov	71.29	20.00	75.00	12.55	%
	Lichen cover	Lichen_cov	2.70	0.00	37.50	6.50	%
	Dwarf tree cover (<4m)	Dwf_tree_cov	21.20	0.50	52.50	17.35	%

Table 3.1 continued

Category	Variable	ID	mean	min	max	Standard deviation	Units
Water quality	Water pH	pH_H20	4.55	3.97	6.02	0.52	
	Water conductivity	Cond_H20	38.60	20.60	73.80	12.07	S.m-1
	Water TDS (Total Dissolved Solids)	TDS_H20	28.45	15.25	49.55	9.34	mg.L-1 (ppm)
	Aluminum	Al	0.1206	0.0003	0.9630	0.1841	mg.L-1 (ppm)
	Calcium	Ca	1.0243	0.0150	6.6000	1.5090	mg.L-1 (ppm)
	Chrome	Cr	0.0092	0.0008	0.0245	0.0069	mg.L-1 (ppm)
	Copper	Cu	0.0004	0.0003	0.0017	0.0004	mg.L-1 (ppm)
	Iron	Fe	0.4643	0.0200	3.2800	0.6452	mg.L-1 (ppm)
	Magnesium	Mg	0.3840	0.0100	2.0900	0.5227	mg.L-1 (ppm)
	Manganese	Mn	0.0176	0.0003	0.3667	0.0613	mg.L-1 (ppm)
	Nickel	Ni	0.0004	0.0003	0.0017	0.0003	mg.L-1 (ppm)
	Potassium	K	0.2141	0.0250	1.1500	0.2023	mg.L-1 (ppm)
	Selenium	Se	0.0010	0.0003	0.0026	0.0008	mg.L-1 (ppm)
	Silicon	Si	4.5829	0.4800	15.7000	3.8778	mg.L-1 (ppm)
	Zinc	Zn	0.0161	0.0030	0.0360	0.0075	mg.L-1 (ppm)
	Phosphorus	P	34.1	9.1	133.0	28.9731	mg.L-1 (ppm)
	Total Inorganic Carbon	TIC	5.8582	1.7402	12.4400	2.3342	mg.L-1 (ppm)
Total Organic Carbon	TOC	26.9427	11.1825	49.5350	10.5333	mg.L-1 (ppm)	
Nitrogen	N	0.6048	0.2300	1.9210	0.3684	mg.L-1 (ppm)	

### 3.4.6 Statistical methods and variable selection

Vegetation data (both species abundances and vegetation cover) were submitted to a Hellinger transformation (Borcard et al., 2011) to reduce the effects of high frequency of absences. Trace elements and nutrients measured in ppm ( $\text{mg.L}^{-1}$ ) received a centred log-ratio transformation to reduce the effects of closure in the matrix (Aitchison, 1984; Bondu et al., 2020). Rare species were determined as being present in 5% or fewer of sites (<2 of 35 sites) and removed before analysis.

Statistical collinearity between variables (Dormann et al., 2013) was verified using correlation analyses (Legendre & Legendre, 1998) and Principal Component Analysis (PCA) (Husson et al., 2011). Correlation analyses between continuous variables were calculated with Pearson's Correlation Coefficient ( $\rho$ ) (Legendre & Legendre, 1998). In the presence of a semi-qualitative variable (e.g. vegetation structure), Kendall Rank Correlations were used (Hollander et al., 2014). A threshold of  $|0.7|$  and  $\alpha < 0.05$  were used to identify significant collinearity. Water electrical conductivity and Total Dissolved Solids (TDS) are known to be correlated with water quality (Asada et al., 2003; Larocque et al., 2016; Ratcliffe et al., 2017), but our data did not show any significant correlations between these and other variables. They were excluded from further ordination analyses as they represent a general state instead of specific elements and also as a precautionary measure to avoid redundancy.

Because of over-parameterization of the full model with 32 variables and the exploratory nature of the objectives, variable selection for each taxonomic group was done with forward selection using Redundancy Analysis (RDA) (Legendre & Legendre, 1998; ter Braak, 1986) based on an  $R^2_{\text{adj}}$  that surpasses the  $R^2_{\text{adj}}$  of the entire model (Blanchet et al., 2008; Borcard et al., 2011). Following variable selection, Variance Inflation Factors (VIF) less than 10 were used to verify multicollinearity

(Asada et al., 2003; Borcard et al., 2011; Capblancq & Forester, 2021). This step selected individual variables for each category based on their statistical power to explain the variance within the species matrix for each taxonomic group. While this method is a powerful method for reducing the number of explanatory variables, it suffers from possible collinearity between variables. Because RDAs are based on regression models, they search from a group of variables (that may not be independent) for the variables that best explain the variance observed in the response matrix. This does not guarantee that selected variables are fully representative of real ecological causal relations (Capblancq & Forester, 2021; Mac Nally, 2000). For this purpose, PCA ordinations of each category of variables can be found in the appendices (Annexe F). These ordinations serve as a reference to better understand what selected variables are represented throughout this paper.

Partial RDA was then used to analyze relationships between species distributions—represented by the matrix of species abundances (Y matrix)—and categories of environmental data (X matrices). Types of communities were previously identified (Indorf et al., in revision), and these types are represented by ellipses added to ordinations in this paper, so as to visualize species distributions with regard to site groupings. The *addEllipse* function of the *SIBER* package in R was used to create ellipses. Variance partitioning on RDA results was validated by ANOVA tests of significance when possible.

Because certain community types tended to pull ordinations (e.g. SOP) and also to explore the effects of the latitudinal gradient, variance partitioning with partial RDA was redone with various combinations of community types: Muskegs-NOP, Muskegs alone and SOP-NOP.

All statistical analyses were completed in the R environment (version 4.2.2). Hellinger transformations, RDA, forward variable selection and variance partitioning were done with the *vegan* package (version 2.6-4), centred log-ratio transformations were done with the *compositions* package (version 2.0-4), correlations were done with the *stats* package (version 4.2.2) and PCA was done with the *FactoMineR* package (version 2.6).

### 3.5 Results

The main objective of this study was to consider the relative roles of different categories of environmental drivers on species distributions, while taking into consideration differences between taxonomic groups. This was accomplished by first considering the importance of each category of variables, then examining which variables were selected and how they related to the other variables of that category.

#### 3.5.1 Variance partitioning by category of variables

Liverworts were the only group driven by all four environmental variable categories (Figure 3.2). This group also had the highest total explained variance (32%) of the taxonomic groups. Sphagnum communities were the least explained by environmental variables (12%). Otherwise, total explained variances for all species together, tracheophytes, and bryophytes, were respectively 26%, 29% and 26%.



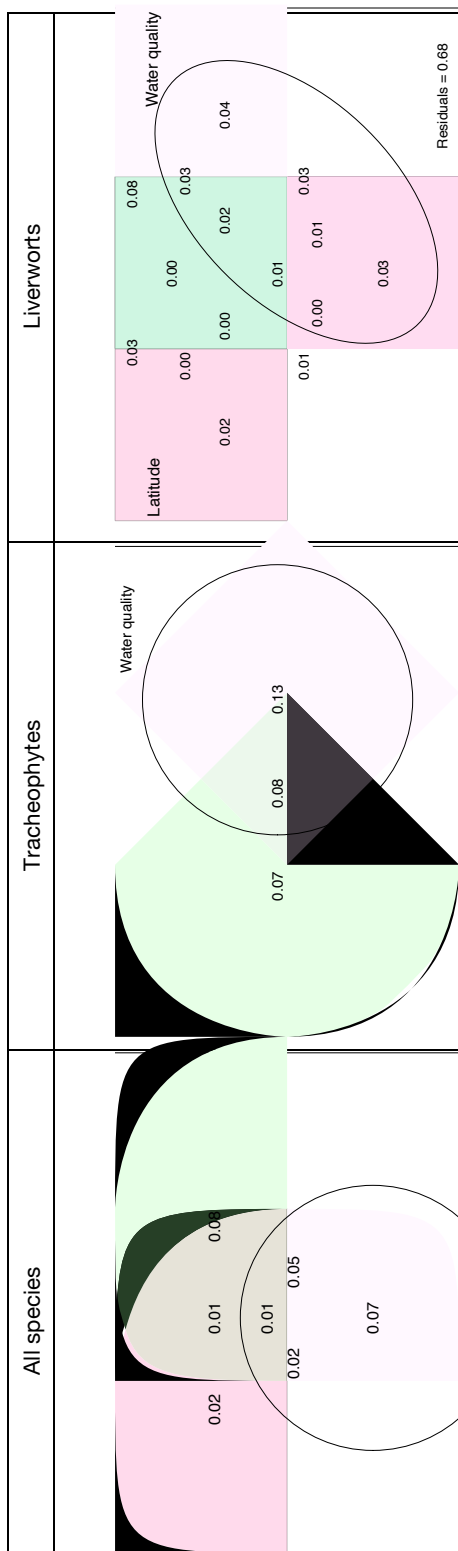
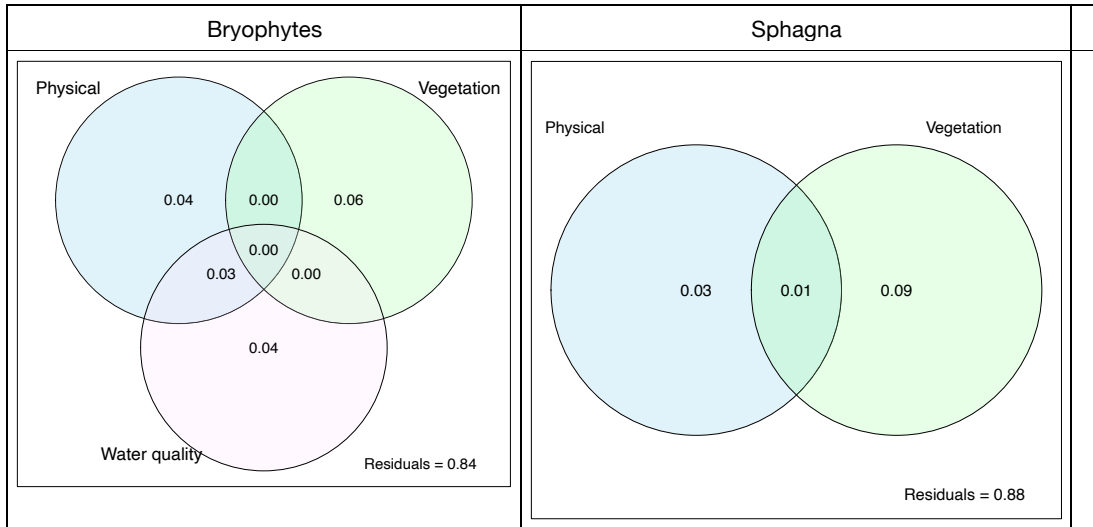


Figure 3.2 Variance partitioning of significant variables ( $\alpha < 0.05$ ) for each taxonomic group. Venn diagrams were created with the varpart function of the vegan package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests. The explained variances shown by overlapping areas cannot be tested, and therefore, are only presented as relative information. Variance numbers correspond solely to the area with which they are associated. For example, for sphagna, the individual explained variance by physical variables is 3%, but this is separate from the 1% that occurs in interaction with vegetation structure. Physical variables were eliminated from the all-species model since the p-value threshold was higher than 0.05 (p-value = 0.052). Otherwise, WTD and Living Peat Thickness would explain 3% with the other variables included. For tracheophytes, latitude explained about 1% of the variance, but with a p-value of 0.086; hence it was also removed from the model.

Figure 3.2 continued



Looking into the explained variances by environmental categories, vegetation structure was the most important as it explained the highest amount of variance for each group, except for tracheophytes for which it explained only 7%, less than water quality characteristics (13%). Physical characteristics were not important for tracheophytes, but were for all other individual groups (liverworts, bryophytes and sphagna), explaining between 3%-4%. When all species were considered together, physical characteristics explained 3% of the variance, but their effect was slightly insignificant ( $p$ -value = 0.052). Water quality was by far the most important explanatory category for tracheophytes, but for bryophytes and liverworts, it showed an effect similar to that of physical characteristics. Only for sphagna did water quality have no significant effect. Latitude, while only significant for liverworts, showed an influence on tracheophytes, albeit slightly insignificant, explaining about 1% of the variance ( $p$ -value = 0.09).

Amongst tracheophytes, the interaction between vegetation structure and water quality explained 8% of the variance, whereas vegetation alone explained only 7%. Despite this interaction, water quality still explained 13% independently of other variables. For bryophytes, vegetation structure showed no interaction with other variables, but physical characteristics and water quality both showed interactions explaining 3% of the species distributions. Liverwort distributions could be explained by the important interactions between the following environmental variables: latitude-water quality (3%), physical characteristics-water quality (3%) and physical characteristics-vegetation (2%).

### 3.5.2 Selected variables by category and their influence on vegetation

After observing the overall influence of each category of variables, the next step was to analyze the gradients of selected variables within each category, taxonomic group and peatland type. The dispersion of sites and species along the ordination axes (Figure 3.3) showed which species were particularly influenced by each gradient and to which peatland type they were most related (as determined by site scores in the RDA). One general observation is that SOP species tend to be outlying, except for sphagna, hence pulling ordination analyses.

When all species were considered together, their distributions clearly aligned along two main gradients. The first axis, or principal gradient, was mainly driven by vegetation structure, and the second gradient by latitude and water quality, the latter being particularly represented by Mg (Figure 3.3). The species distributions in the ordinal space showed clear distinctions in relation to the peatland types (cf. §2.2.1).

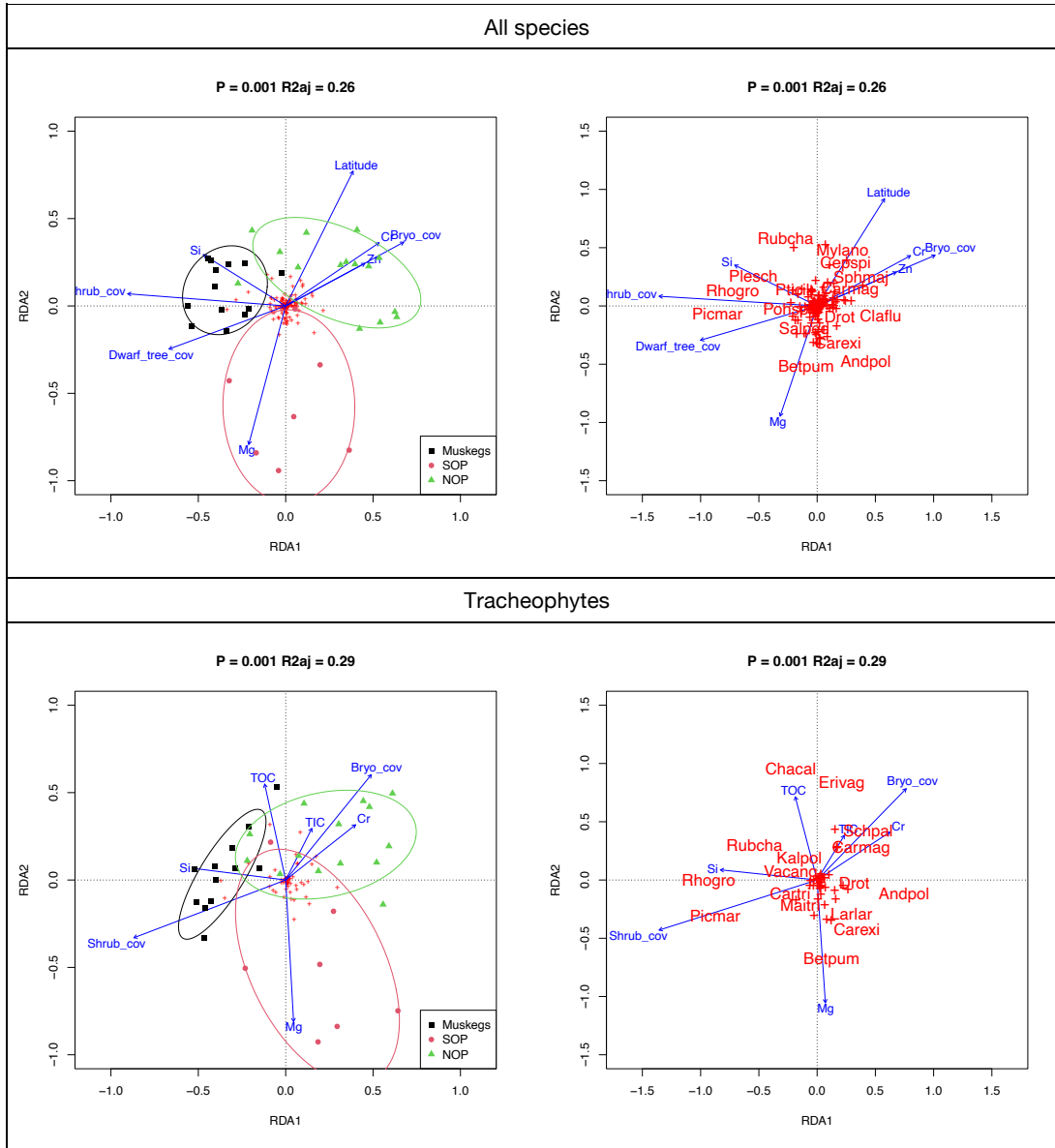


Figure 3.3 Ordinations based on selected environmental variables. On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations.

Figure 3.3 continued

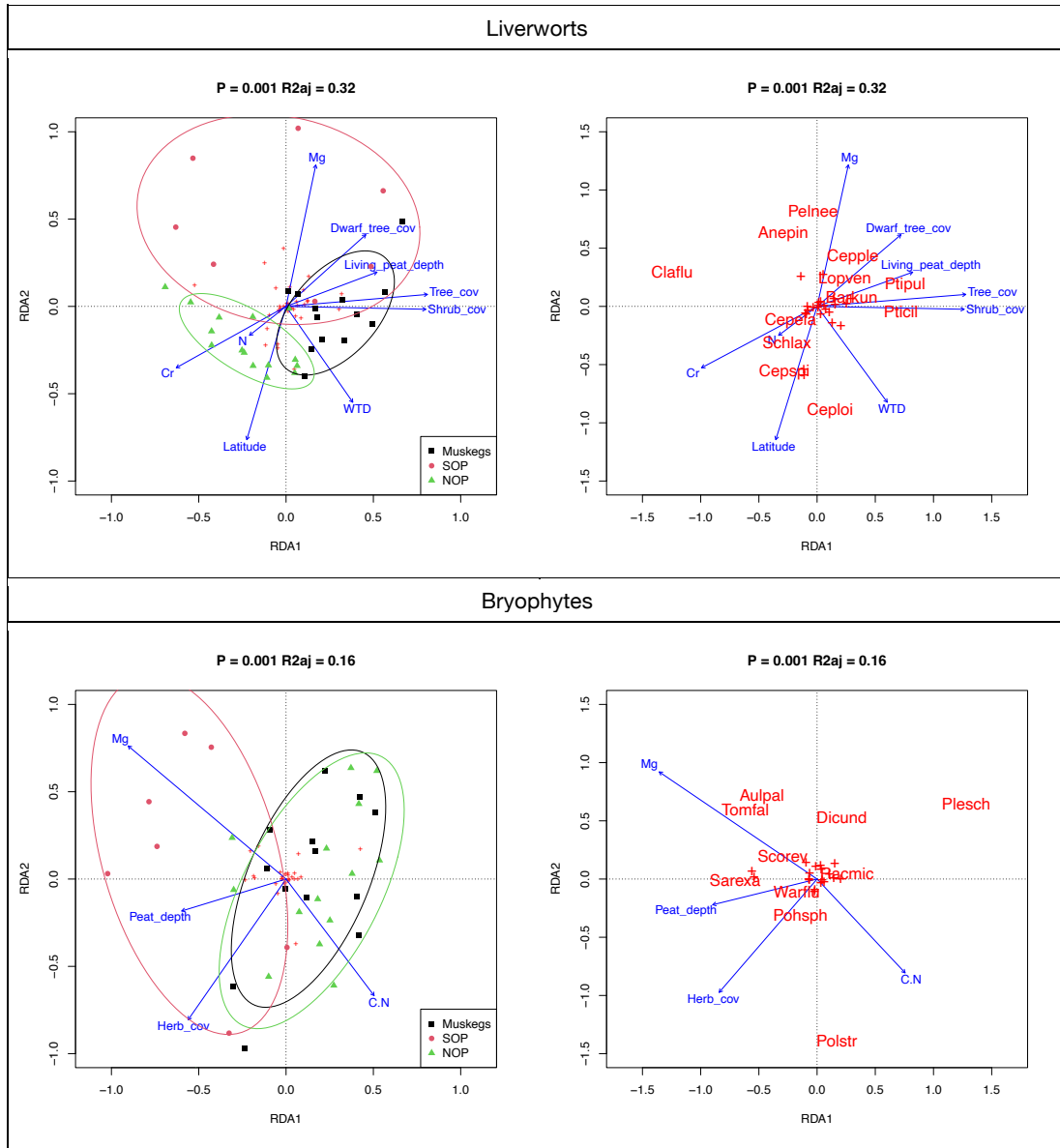
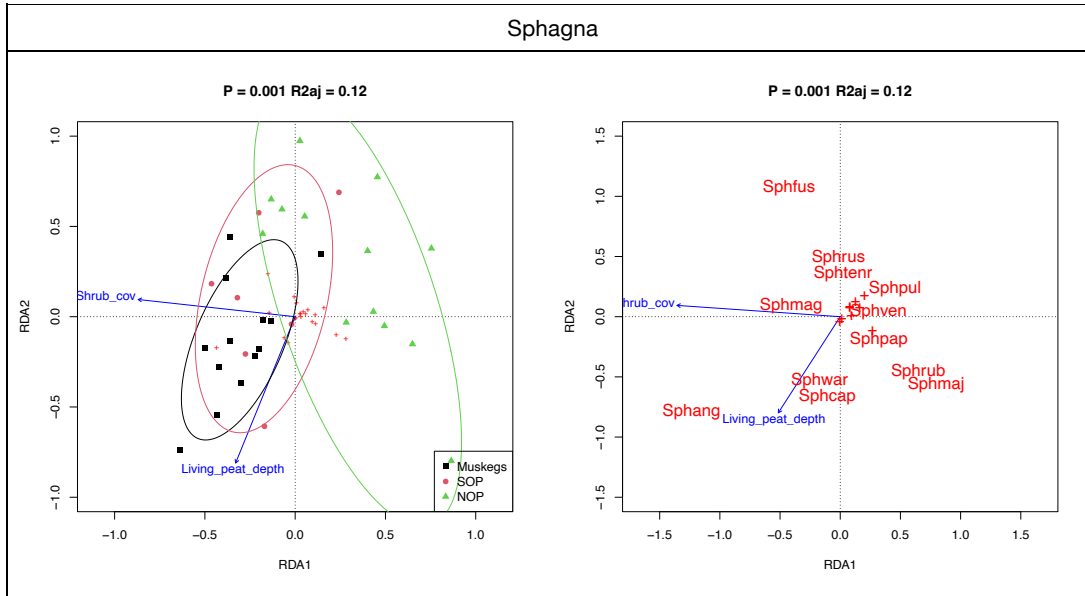


Figure 3.3 continued



Vegetation structure, generally shrub cover, was most related to the first axis in all the ordinations, except for bryophytes. The most important vegetation variable for bryophytes, herbaceous cover, was shared between the first two axes (Figure 3.3). Because the variable selection process was repeated for each taxonomic group and for each category of variables, occasionally other vegetation cover types were found to be significant in certain cases. Dwarf and tree covers were also important for liverworts, and bryophyte cover was important for tracheophytes.

The separate ordinations of tracheophytes and liverworts also showed distinct communities along environmental gradients, but with slightly less distinction than all species together. For bryophytes, SOP species clearly responded to environmental variables (physical characteristics and water quality), whereas Muskeg and NOP communities did not differ in their responses to environmental variables. Sphagnum species of NOPs, on the contrary, responded differently from other communities, while

there was no difference between Muskeg and SOP species in their responses to environmental variables (mainly vegetation cover).

Ordinations also showed which species are particularly related to certain environmental gradients. For liverworts, vegetation variables had a general positive effect on species typically associated with the boreal forest (e.g. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain. and *P. ciliare* (L.) Hampe), but a negative effect on species of Open Peatlands (e.g. *Lophozia longiflora* (Nees) Schiffn.). For tracheophytes, shrub cover had a positive effect on Muskeg species (e.g. *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburg and *Rhododendron grænländicum* (Oeder) Kron & Judd), but a negative one on species of Open Peatlands (e.g. *Andromeda polifolia* var. *latifolia* Aiton). The opposite was true for bryophyte cover which had a positive effect on Open Peatland species and a negative effect on Muskeg species. For sphagna, species more abundant in Muskegs and SOPs were more positively influenced by shrub cover (e.g. *Sphagnum* complex *magellanicum* Flatberg & Hassel), whereas NOP species were more negatively influenced (e.g. *S. majus* (Russow) C.E.O. Jensen, *S. rubellum* Wilson, and *S. venustum* Flatberg). Herbaceous cover for bryophytes was not specific to any peatland type, but tended to positively influence species that typically accompany sphagna (e.g. *Pohlia sphagnicola* (Bruch & Schimp.) Broth. and *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid.), whereas forest species were more negatively influenced by herbs (e.g. *Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid. and *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitten).

Water quality had varying influences, as shown by the selected variables. Mg consistently showed a positive effect on all SOP species except for sphagna, and a slightly negative effect on NOP species. Mg represents, though not strongly correlated with, Ca, Mn, pH and other metals often found as cations in water (Annexe F). For liverworts, Cr and total N (as well as other organic elements) showed positive influences on NOP species (e.g. *Lophozia longiflora* and *Cephaloziella spinigera*

(Lindb.) Warnst., *Myrica anomala* (Hook.) Gray). For tracheophytes, various water quality variables had opposing effects. Si proved important for Muskegs (e.g. *Rubus chamaemorus* L., *Rhododendron grœnlandicum* and *Picea mariana*), TOC and Cr for NOPs (e.g. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench and *Eriophorum vaginatum* L. for TOC, and *Scheuchzeria palustris* L. and *Carex magellanica* subsp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiitonen for Cr), and Mg for SOPs (e.g. *Betula pumila* Linnaeus, *Carex exilis* Dewey, and *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch). These patterns for tracheophytes were also still visible when all species were considered together, suggesting that tracheophytes have a dominating influence on community composition.

Contrary to other categories, selected physical variables differed depending on the taxonomic group. For liverworts, Living Peat Thickness seemed important for species of SOPs and Muskegs. The WTD-C:N gradient, significant for liverworts and bryophytes, had a clear effect on specific species. Amongst liverworts, lower water tables favoured Muskeg species in the north (e.g. *Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri* (Schiffn.) Vána & L. Söderstr.), and higher water tables favoured SOP species (e.g. *Aneura pinguis* (L.) Dumort., *Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr., and *Odontoschisma fluitans* (Nees) L. Söderstr. & Vána). For bryophytes, higher C:N (deeper WTD) was not related to latitude, but did favour the more ombrotrophic and forest species of Muskegs (e.g. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. and *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid.), whereas shallower WTDs and lower C:N favoured brown mosses of SOP (e.g. *Tomentypnum falcifolium* and *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.). In addition, Mean Peat Thickness (Peat\_depth) showed some positive influences on SOP bryophyte species (e.g. *Sarmentypnum exannulatum* (Schimp.) Hedenäs, *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange & C.E.O. Jensen, and *Tomentypnum falcifolium* (Renauld ex Nichols) Tuom.). For sphagna, Living Peat Thickness seemed to have positive influences on species that prefer slightly wetter habitats (*Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow)



C.E.O. Jensen, *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. rubellum* Wilson, and *S. majus* (Russow) C.E.O. Jensen), and negative influences on slightly more dry-tolerant species: *S. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., *S. russowii* Warnst., and *S. tenerum* Sullivant in A. Gray. For all species together, physical variables were not found to have a significant effect based on the chosen statistical threshold ( $\alpha < 0.05$ ) and hence, were removed before RDA. However, it must be recognized that the observed p-value (p-value = 0.052) is extremely close to being significant (Figure 3.2), therefore suggesting that selected physical variables (WTD and Living Peat Thickness) may indeed have an influence on species distributions.

Latitude appeared important only for liverworts with a few species particularly associated with northern latitudes (e.g. *Cephaloziella spinigera*, *Calypogeia sphagnicola* (Arnell & J. Perss.) Warnst. & Loeske and *Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri*) and certain SOP species present especially at southern latitudes (e.g. *Pellia neesiana*, *Aneura pinguis* (L.) and *Fuscocephaloziopsis pleniceps* (Austin) Vána & L.Söderstr.)

### 3.5.3 Variance partitioning after removal of selected sites

Because SOP species often weighted ordinations, analyses were redone without these sites: rare species were once again removed and the variable selection by category was done by variance partitioning (cf. §3.4.6 Statistical methods and variable selection). The amount of explained variance changed after SOP removal (Figure 3.4). Tracheophytes, and especially sphagna, had increased  $R^2$  values, with explained variance in sphagna more than doubling (from 12% to 25%). Bryophytes and liverworts had reduced  $R^2$  values. The explained variance for all species together was almost the same, 26% versus 25% without SOPs.

The importance of vegetation structure notably increased for all taxonomic groups except for bryophytes, where it disappeared. Latitude became more important for all groups except sphagna, even appearing where it had previously shown no significant influence (i.e. bryophytes and tracheophytes). Physical characteristics disappeared from all models except for sphagna, where its explanation power increased from 3% to 11%. Sphagna made up the only group that showed no major change in selected variables with or without SOPs, yet it showed a strong increase in the explained variance.

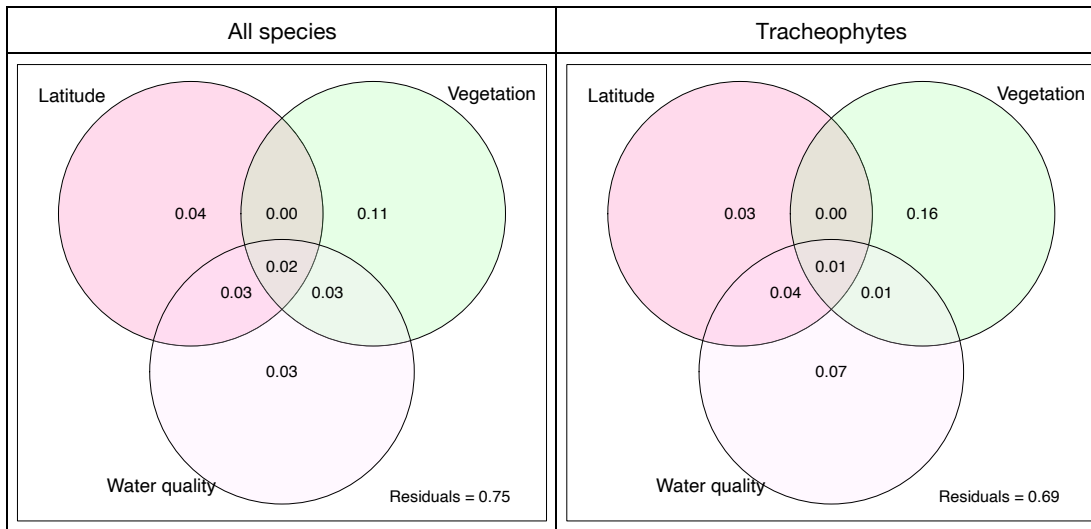
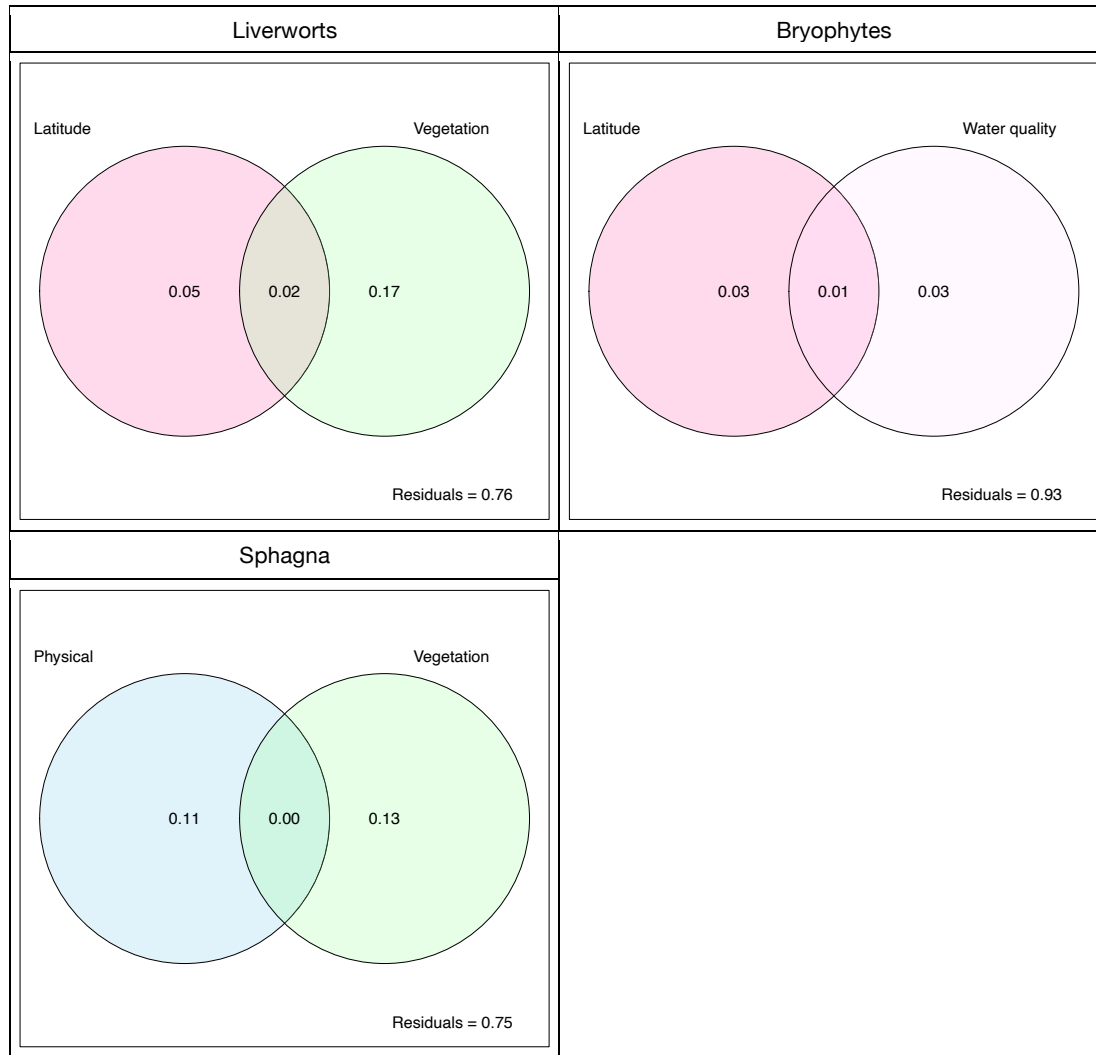


Figure 3.4 Variance partitioning of significant variables ( $\alpha < 0.05$ ) without SOPs. On the left are Venn diagrams of variance partitioning for each taxonomic group without SOP sites, created with the varpart function of the vegan package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests.

Figure 3.4 continued



While water quality became less important for all groups, even becoming non-significant for liverworts, selected variables changed for each taxonomic group. With SOPs present, Mg (with its related variables) was the most influential for all groups except for sphagna (Figure 3.5). Without SOPs, Cr (representing Se positively and pH negatively) became the most important variable for all species together and tracheophytes, while TOC (with its associated organic elements) became important for

bryophytes. Mg was negatively correlated with latitude (Pearson's  $\rho = -0.58$ ,  $t = -4.10$ ,  $p\text{-value} = 0.0003$ ), thus explaining SOP species, whereas Cr was strongly positively correlated with latitude (Pearson's  $\rho = 0.70$ ,  $t = 5.6557$ ,  $p\text{-value} = 2.66 \times 10^{-06}$ ) and NOP species. Despite ordinations suggesting that pH be related to Mg and Cr (Annexe F), it could be concluded that it also be correlated with latitude. However, there was no correlation between pH and latitude (Pearson's  $\rho = -0.03$ ,  $t = -0.1539$ ,  $p\text{-value} = 0.88$ ).

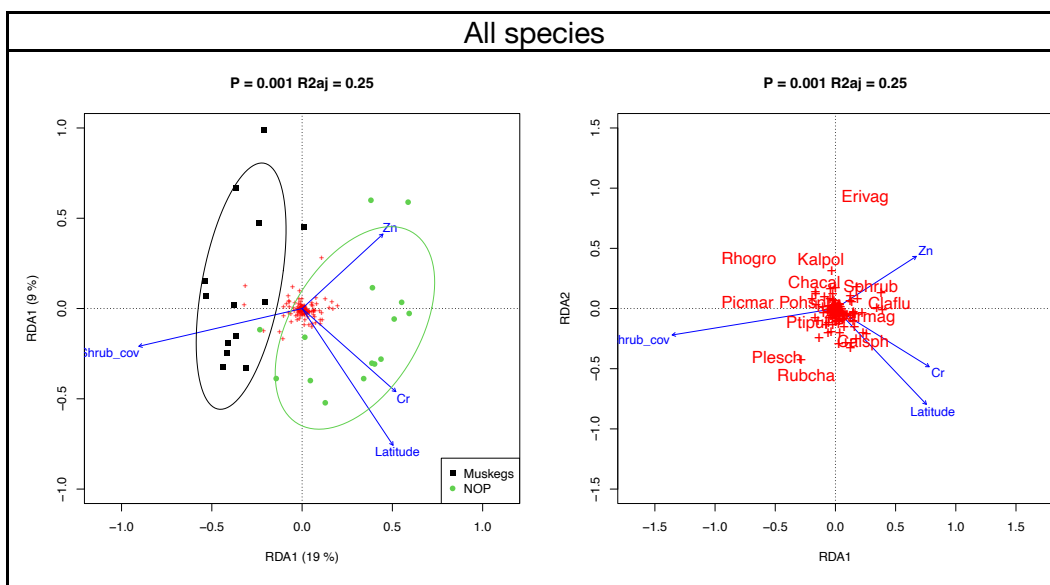


Figure 3.5 Ordinations based on selected environmental variables once information from SOPs was removed. On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations.

Figure 3.5 continued

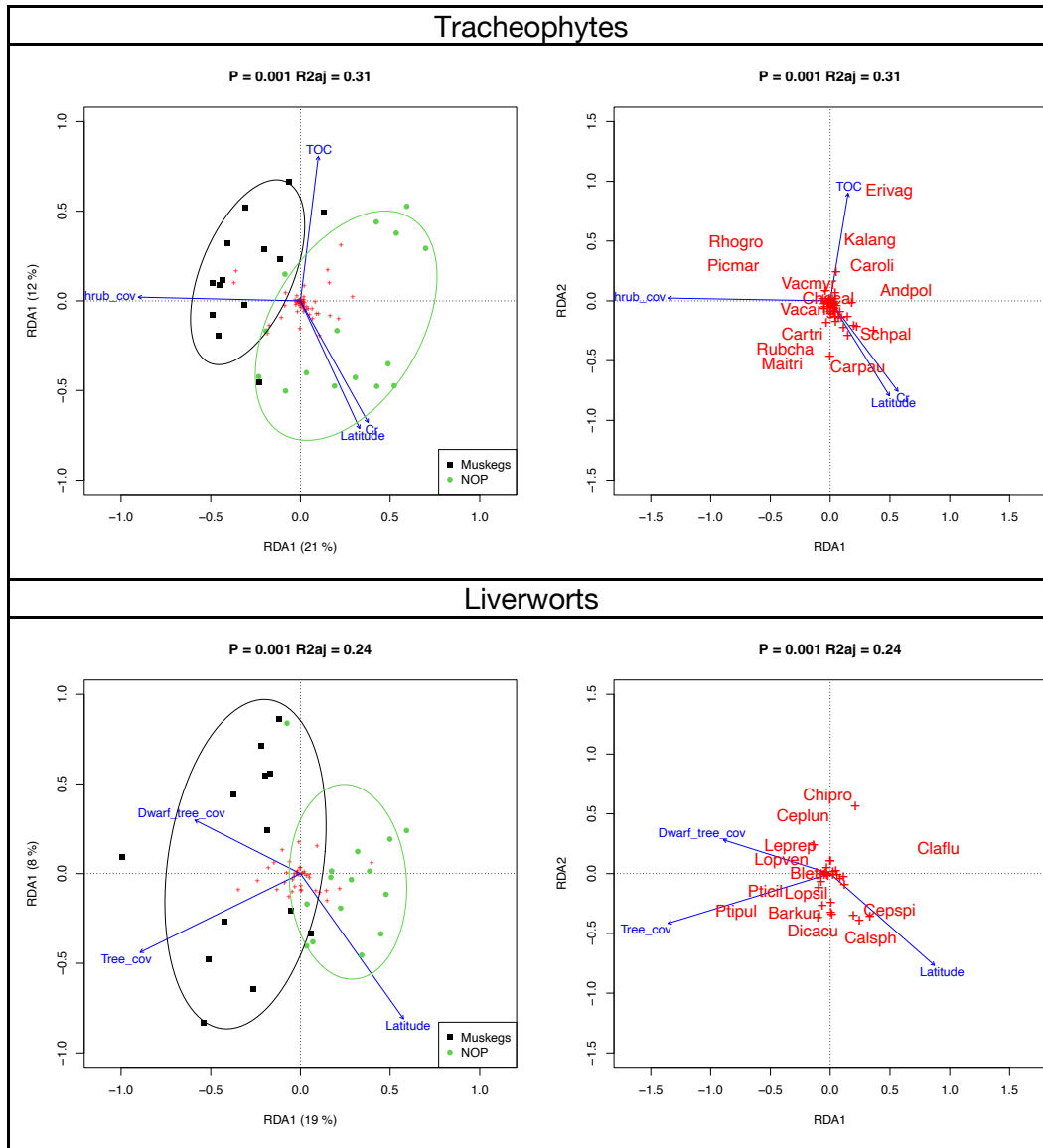
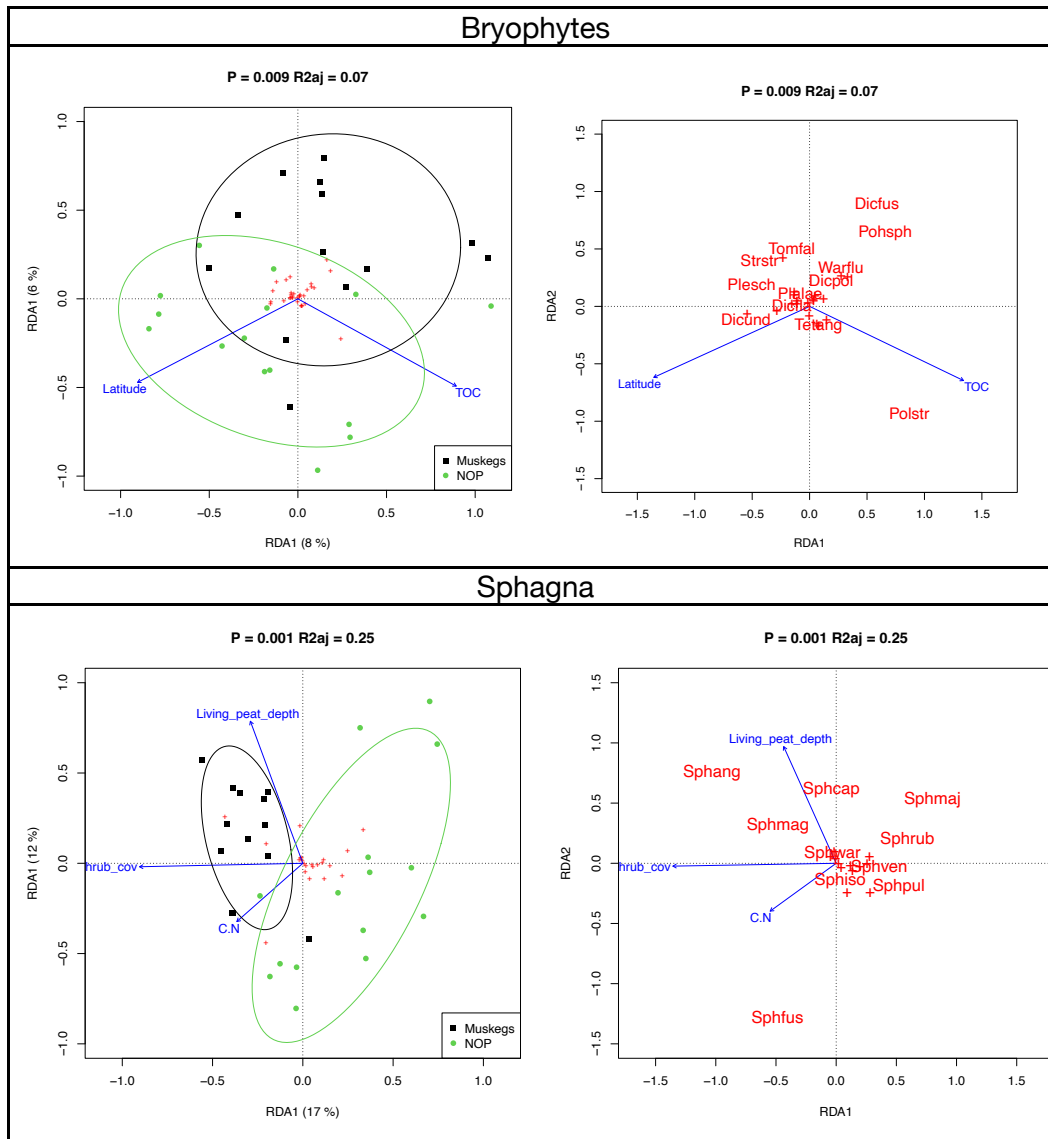


Figure 3.5 continued



Interestingly, physical variables only appeared important for sphagna once SOPs were removed (Figure 3.5), though they were secondary to Shrub cover. Physical characteristics did not seem to distinguish between NOP and Muskeg species, but instead seemed to highlight gradients of ecological niches or physical traits. Living Peat Thickness was greater in the presence of more productive species (e.g. *Sphagnum*

*angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen and *Sphagnum* complex *magellanicum* Brid.), while C:N (and associated WTD) positively influenced hummock species (e.g. *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr.) and negatively influenced wetter hollow species (e.g. *Sphagnum majus* (Russow) C.E.O. Jensen).

Because of the importance of latitude in several models, two sets of tests were also conducted to isolate characteristics observed across the entire latitudinal gradient. Graphs are in the Annexes G and H. First, Muskeg sites were removed, leaving only sites specific to each latitudinal extreme (SOP and NOP). Latitude alone was important for explaining bryophytes, and it had a secondary effect on sphagna. For the other groups, it had no effect. In fact, SOP and NOP species were often separated by dwarf tree cover, WTD and water quality variables related to pH and organic elements (e.g. N). Secondly, Muskegs were tested alone because of their presence along the entire gradient. Both sphagna and bryophytes showed no differentiation across Muskeg communities. However, both tracheophytes and liverworts responded to latitude. Tracheophytes also responded to tree cover, and liverworts to water quality characteristics related to Al (such as Ca).

### 3.6 Discussion

This study shows that peatland vegetation in EIJB is partly organized along various environmental gradients and that taxonomic groups have specific responses to variables. While variance partitioning helped to understand species' responses, many of the original expectations were not fully met.

### 3.6.1 The importance of vegetation structure over other variables

Contrary to our expectations, physical characteristics did not show a dominating influence on vegetation communities. Even more surprising was the fact that WTD was almost never selected as an important variable for physical characteristics, though this was related to C:N ratios. However, despite their weak explaining power, these variables, along with water quality characteristics, did help distinguish SOP species from those of other peatland types.

Instead of physical characteristics, vegetation structure proved to be a strong driver of species distributions, similar to peatlands in central Canada (Locky et al., 2005). Vegetation structure was originally considered a deterministic environmental variable able to drive shade and humidity characteristics of microhabitats. However, in some cases, it may represent biotic interactions and participate in determining niche differentiation. For example, competition between sphagna and tracheophytes, where sphagna's faster growth rate leads ultimately to a reduction in the survival of some tracheophytes (Pouliot et al., 2011), can be considered a negative biotic interaction. This was particularly obvious when an epiphytic liverwort—*Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain—appeared particularly influenced by Living Peat Thickness (Figure 3.3). While it is difficult to imagine a direct effect of Living Peat Thickness on *P. pulcherrimum*, it is possible that the surficial living peat layer influences phorophyte presence necessary for epiphytes. However, because the living peat layer could not explain general tree cover in our data (F statistic = 1.331,  $R^2_{\text{adj}} = 0.01$ , p-value = 0.26), there may be other indirect effects of living peat on epiphytes. Furthermore, RDAs were not able to explain observable patterns of vegetation structure by environmental variables. The high explanation power of herbaceous cover on bryophytes (Figure 3.3) could also indicate a facilitating effect between herbs and bryophytes, particularly in SOP communities where they dominate. These hints of



biotic interactions confer with previous results, showing them to be important at the local scale for distinguishing vegetation communities (Indorf et al., in revision).

Water quality, on the other hand, did seem to have a secondary effect as hypothesized, though its effect varied depending on the taxonomic group and the inclusion of SOPs. Water quality was important for distinguishing species of SOP communities, showing that the chemical composition of water in SOPs was different from other habitats. This is most likely a consequence of the water interactions with the underlying carbonate sediments from the Cochrane Tills (Hardy, 1977). Because the explained variance for bryophyte species dropped by more than half when SOPs were removed (16% to 7%)—the largest change amongst all groups considered—it can be concluded that the specific water quality (and herbaceous cover) of SOPs is important for bryophyte diversity. A similar interpretation can be drawn for liverworts which were likewise less well explained by water characteristics after SOP removal. However, because liverwort diversity also seemed to be influenced by habitat heterogeneity associated with Muskegs, this group apparently has an advantage in other peatland types, whereas bryophytes (particularly brown mosses) are restricted to more calcareous and minerotrophic conditions.

Interestingly, water quality showed no general influence on sphagna. This is surprising because of recognized gradients of minerotrophy amongst *Sphagnum* species, including species observed in EIJB (e.g. *Sphagnum compactum* Lam. & DC., *S. lindebergii* Schimp., *Sphagnum platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.), *S. riparium* Ångström, Warnst., *S. subsecundum* Nees, and *S. warnstorffii*, Russow) (Faubert, 2012; Gignac et al., 1991; Vicherová et al., 2017). Since these more fen-associated sphagna were rarely observed, it is possible that their existence be limited by competition from herbaceous species or from important amounts of ground sources bringing in too many nutrients and calcium bicarbonates (Vicherová et al., 2017). Thus, because of the

relative absence of these more fen-associated species, and the fact that only about 20% of our sites could be truly considered fen-like based solely on pH, there is no obvious minerotrophic gradient across sphagna in our data.

Lastly, latitude did have a small effect (between 2% and 5% of the variance); however, contrary to our expectations, it appeared both as a direct effect explaining about 2% of the variance (4% without the SOPs), and as an interaction with water quality, explaining about 2% again (3% without the SOPs). This suggests that despite most species not being directly influenced by the latitudinal gradient across EIJB, some do respond positively to this gradient (e.g. *Cephaloziella spinigera*, *Myliia anomala*, *Rubus chamaemorus* and *Sphagnum majus*). Interestingly, the exclusion of environmental data from Muskeg communities in the models proved that NOP and SOP peatlands had very specific ecohydrological conditions, whereas Muskegs represented more continuous and homogenous conditions across the entire territory, with some latitudinal differences that could not be related to specifically measured variables in this study.

Both latitudinal and longitudinal gradients are known to influence peatland types, both in structure and in biodiversity (Glaser, 1992; Vitt et al., 1995). However, depending on the spatial scale considered, the influence may be either geological, such as at the regional scale (Tahvanainen, 2004), or climatic (precipitations and temperature) at a more continental scale (Gignac et al., 1991; Glaser, 1992; Ruthsatz et al., 2020; Zhaojun et al., 2011). At the same time, other studies have found that climate was a secondary factor to water quality and geography at the continental scale (Nicholson et al., 1996). In EIJB, the climatic gradient is not as dramatic as in more coarser scale studies across Canada (Nicholson et al., 1996; Vitt et al., 1995). While summers are longer and humid in the south, and slightly shorter and drier in the north (Ouranos, 2021), these differences were not important when compared to other studies. So it is probable that eutrophic and alkalinity gradients are at play (Hájek et al., 2006), these

being related to geological differences such as the carbonate Cochrane Tills of Casa Berardi and the erratic granite and gneiss moraines of Renard (Ducruc et al., 2019; Hardy, 1977). Yet, it may be that these climatic differences are enough for certain species such as *Rubus chamaemorus* and *Sphagnum majus*.

### 3.6.2 Differences between taxonomic groups and selected variables

As shown above, differences in responses to environmental categories were observed between taxonomic groups. These differences generally confirmed our original hypotheses, but not always as expected. Selected variables within each category showed that each taxonomic group reacted to different variables and that SOP created conditions different from other peatland types.

Sphagna did respond to physical characteristics (C:N and Living Peat Thickness), especially following SOP removal (Figure 3.5), but only secondary to vegetation structure (i.e. Shrub cover) which was important for distinguishing between species of NOPs and those of SOPs and Muskegs (Figure 3.3). Living Peat Thickness, which is known to be dependent on WTD, is related to growth traits and the biology of *Sphagnum* species (Bengtsson et al., 2016; Hayward & Clymo, 1982; Laing et al., 2014).

Surprisingly, WTD was not selected as an important physical characteristic for sphagna. It was, however, positively correlated with C:N (Pearson's  $\rho = 0.57$ ,  $t = -3.9836$ ,  $p\text{-value} = 0.0004$ ) and is known to have strong effects on decomposition rates (Belyea & Malmer, 2004; Clymo, 1984) and the recycling of C and N (Loisel et al., 2014; Yin et al., 2022). Because of the inherent type I errors associated with the variable selection process (Mac Nally, 2000), WTD cannot be dismissed as an

important variable, especially because of its known influence on other variables and niche differentiation (i.e. hollow versus hummock species) (Gauthier, 2001; Grosvernier et al., 1997; Hayward & Clymo, 1983; Locky & Bayley, 2006). Another cause for the apparent lack of WTD influence on individual species may be related to methodology. WTDs were measured once in a central position of each peatland. Thus, the data does not consider temporal water table fluctuations (Kim et al., 2021), nor spatial differences related to surface heterogeneity (Andersen et al., 2011; Hayward & Clymo, 1983) that are important for determining microhabitats and species distributions (Gauthier, 2001; Grosvernier et al., 1997; Hayward & Clymo, 1983; Locky & Bayley, 2006). Therefore, it may very well be that WTD has more influence on a smaller spatial scale than what was considered in this study.

Liverworts did respond most to vegetation structure, suggesting that habitat heterogeneity be important for this group (Boudreault et al., 2018; Campbell & Rochefort, 2001; Fenton & Frego, 2005; Vitt et al., 1995). Tree stand and canopy cover in the North American boreal forest influence microhabitat conditions necessary for bryophytes and liverworts (Caners et al., 2013; Fenton & Bergeron, 2008). Similar mechanisms are most likely to occur in treed peatlands. In this study, the more forested Muskegs probably provide a greater number of habitats necessary for higher liverwort diversity than Open Peatlands. The complex vegetation structure of Muskegs seems to be favourable for a wide diversity of microhabitats, and consequently, a greater diversity of liverworts. At the same time, species of the Open Peatlands responded negatively to ligneous cover (e.g. *Odontoschisma fluitans*), suggesting that Open Peatlands provide habitats for certain species that cannot find their niche in Muskegs. However, the various causes of habitat heterogeneity in peatlands have not been directly studied to the best of our knowledge aside from recognizing the existence of a microtopographical gradient (Campbell & Rochefort, 2001).

Tracheophytes were most explained by water quality (13%), which was different from other taxonomic groups. Bryophytes were also sensitive to water quality (4%), but less than vegetation structure (6%). However, for both tracheophytes and bryophytes, the importance of water quality was largely dependent on the SOPs, pointing to more minerotrophic conditions that are important for herbaceous plants and brown mosses (Locky et al., 2005; Tahvanainen et al., 2002; Warner & Asada, 2006). Once SOPs were removed, the explaining power of water quality dropped for both tracheophytes and bryophytes (to 7% and 3% respectively). For bryophytes, TOC (and related organic elements) was most important, but it was not correlated with latitude and may be related to various factors such as WTD, decomposition, leaching, hydrology and taxonomic groups (Koskinen et al., 2011). Since tracheophytes from each of the three peatland types were found to be distributed along gradients of three different metals (Mg: SOP species, Si: Muskegs, and Cr: NOPs ) (Figure 3.3), there may very well be geochemical interactions between sediments, bedrock and hydrology (Bendell-Young & Pick, 1995; Struyf & Conley, 2009; Tahvanainen, 2004). For example, Mg—including Ca and related variables—may very much be related to the underlying Cochrane tills of Casa Berardi (Figure 3.1). The correlations between latitude and both Mg and Cr confirm possible ecological gradients across the territory.

While geochemical interactions were not studied directly here, these results concur with other studies showing that underlying substrata drive tracheophyte distributions (Anderson & Ferree, 2010), and groundwater composition influences surficial water conditions (Cooper et al., 2015; Fraser et al., 2001; Larocque et al., 2016). Further studies between geology, surficial deposits and vegetation are necessary to understand possible constraints to vegetation migration under climate change in EIJB.

### 3.6.3 Low explaining power of environmental variables

Our approach was able to use environmental data to explain between 12% and 32% of the variation observed in our species dataset, depending on the taxonomic group. Variation in the liverworts was best explained by environmental variables at the peatland scale (32%), even though specific microhabitat conditions were not considered. While the full model with all variables was not realistic in regard to 35 sites due to over-parameterization, selected variables were able to provide information about plant distributions in EIJB peatlands. However, variables such as vegetation structure partially represent biotic interactions, thus potentially lowering the explained variance by purely deterministic environmental variables. Reconsidering liverworts, about 10% of the explained variance was attributed to vegetation structure (Figure 3.2), thus potentially lowering the 32% to 22% for environmental variables. It may be that facilitation exists between herbaceous cover and bryophyte species, as this interaction was not specific to any peatland type.

In a previous study, biotic interactions were found to have the greatest effect at the local scale in EIJB peatlands, and the latitudinal gradient shown to be important for coarse scale environmental factors (Indorf et al., in revision). The current study did suggest that environmental factors, including latitude, have a limited influence on species distributions. However, spatial scales of environmental drivers differ between species, peatland types and environmental variables.

Compared to measurements from other peatlands around the world, the range of most variables was relatively small, but not abnormal (Limpens et al., 2006; Loisel et al., 2014; Nicholson et al., 1996). In fact, almost all of our peatlands would be considered to be ombrotrophic bogs or extremely poor fens based on pH alone (Gorham & Janssens, 1992; Sjörs, 1950; Vitt & Chee, 1990; Wheeler & Proctor, 2000). Because

of these limited gradients of environmental variables and the low explaining power of our models (low  $R^2$ ), species distributions and community composition are probably also dependent on other types of drivers whether they be biotic (Götzenberger et al., 2012; Lortie et al., 2004; Scherrer et al., 2018) or stochastic (Chase, 2003; Diamond, 1975; Fenton & Bergeron, 2013; Tilman, 2004).

### 3.7 Conclusion

The main objective was to better understand the role of environmental factors in determining species distributions across peatlands in EIJB. Environmental variables were grouped into four categories—latitude, physical characteristics, vegetation structure and water quality—in order to facilitate variable selection, variance partitioning and understanding of their effects on vegetation. RDA ordinations highlighted two main gradients: vegetation structure (shrub cover) and Mg-latitude (Figure 3.3). General trends for species of each peatland type were driven by specific factors (Table 3.2).

Table 3.2 Recapitulation of significant factors for all species distributions within each peatland type.

<b>Muskegs</b>	<b>Southern Open Peatlands</b>	<b>Northern Open Peatlands</b>
Shrub cover (and tree cover)	Dwarf/seedling tree cover	Bryophyte cover
Dwarf/seedling tree cover		Low shrub and dwarf/seedling tree covers
Si	Mg (Ca, pH...)	Cr
All latitudes	Southern latitudes (over the Cochrane Tills of the Clay Belt)	Northern latitudes (over acidic glacial deposits)

Despite these general trends, species responses differed depending on taxonomical groupings and individual species' biological needs. Vegetation structure was the most important for explaining variance in the species matrix, with shrub cover appearing in almost all models. Physical characteristics varied between peatland types and taxonomic groups. WTD was rarely selected as an important variable during the variable selection process, but this is probably due to the spatial scale where this information was collected. The surficial microtopographical gradient known to influence species distributions was not considered here and it may have had a more important influence than the generalized WTD measurements that were used. WTD measurements for each species observation may have proven to be more explanatory. Water quality characteristics and latitude both showed important influences on vegetation communities, but their effects varied between species and peatland types.

This study highlighted the complexity and uniqueness of peatlands in EIJB and the interactions between species and vegetation structure, physical characteristics, water quality and latitude. Though this study did not look at the specific relationship between geology and peatland vegetation, it pointed out that water quality characteristics may be dependent on underlying substrata, thus providing a chain of intermediary interactions between the mineral and bedrock layers and the surficial peatland vegetation, all facilitated by hydrology. The small amount of explained variance in the models suggests that other types of factors may also be important for determining species distributions, both biotic and stochastic.

In the context of a changing world, and because of the important roles of peatlands in various biogeochemical cycles, understanding the interactions between vegetation and various driving factors is important to mitigate the negative effects of these changes. While this study aimed to provide a base-line reference for EIJB peatlands, it



highlighted the need to further develop our understanding of vegetation, geology, hydrology and the ecology of different species present in these habitats.



## CHAPITRE 4

### EXPLORATION DES EFFETS FUTURS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES TOURBIÈRES ET LEURS COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN EYYOU ISTCHEE BAIE-JAMES, QUÉBEC

Marc-Frédéric Indorf, Yves Bergeron & Nicole J. Fenton

**En préparation pour *Botanique (Botany)***

#### 4.1 Résumé

Les tourbières jouent au niveau planétaire divers rôles importants dans les cycles biogéochimiques. Dans un contexte de changements climatiques, il y a un besoin de mieux connaître les scénarios futurs possibles, ainsi que les points de basculements de ces milieux, afin de prévoir des répercussions éventuelles sur les cycles biogéochimiques et la nature des services rendus. Le modèle DigiBog, dans sa version 1-D, a été calibré avec des données moyennes issues des 36 tourbières d'Eeyou Istchee Baie-James, Québec. Ce modèle a servi d'outil d'exploration pour simuler les niveaux de la nappe d'eau avec des données climatiques en forçage, obtenues par le projet CMIP5 sous deux scénarios d'émissions anthropiques futures. La nappe moyenne des tourbières devrait baisser légèrement d'ici 2100, ce qui pourra amener une transition des tourbières vers des systèmes plus ombrotrophes. Plus que les températures, les précipitations devraient être déterminantes à l'avenir. À l'échelle de quelques années, les tourbières semblent en mesure de résister aux aléas climatiques grâce aux nombreuses boucles internes. Cependant, en cas d'augmentation de la fréquence des événements extrêmes, par exemple une chute importante des précipitations après plusieurs années d'augmentation, les tourbières pourraient basculer vers d'autres systèmes non humides. Malgré les incertitudes dans les simulations, les tourbières devraient être en mesure de s'adapter aux conditions futures.

Mots-clés : profondeur de nappe, DigiBog, CMIP5

## 4.2 Introduction

Au cours du XX<sup>e</sup> siècle, la composition des communautés végétales et la répartition géographique de leurs habitats ont connu, au niveau planétaire, des modifications en lien avec des changements climatiques accélérés (Gonzalez et al., 2010; Rosenzweig et al., 2007). Pour faire face aux changements actuels et futurs, et pour développer des mesures de conservation et de gestion adéquates, il est important d'avoir des outils de modélisation adaptés pour connaître les trajectoires possibles et établir leurs causes sous-jacentes. Le projet actuel cherche à approfondir les connaissances et les prévisions à moyen terme pour l'avenir d'un type d'habitat au sein d'un territoire donné, et ici plus précisément, des tourbières du territoire administratif d'Eeyou Istchee Baie-James au Québec.

Environ un cinquième des tourbières de la planète se trouvent au Canada (Glooschenko et al., 1993; National Wetlands Working Group, 1997; Roulet, 2000; Tarnocai, 2009) avec une forte concentration dans les Basses-Terres de la Baie James qui s'étendent entre les provinces de Québec et d'Ontario (deuxième plus grande concentration au monde (Gorham, 1991)). Contrairement à la situation des tourbières en Europe (Manneville et al., 2006), 90 % des tourbières canadiennes n'ont pas subi de pressions anthropiques directes (Poulin, Rochefort et al. 2004). On pense que la majorité des tourbières se trouve en région boréale et sub-arctique (Rydin & Jeglum, 2013; Xu et al., 2018) mais l'incertitude est grande en raison des différentes façons de caractériser les tourbières (Joosten & Clarke, 2002). Au Québec, ces milieux occupent environ 11 % du paysage, et ce taux peut augmenter jusqu'à 50 % selon les régions comme dans les Basses-Terres de l'Abitibi (Pellerin & Poulin, 2013). En tant qu'écosystème, elles hébergent une biodiversité végétale et faunistique spécifique (Warner & Asada, 2006), participent aux cycles biogéochimiques au niveau planétaire (ex. cycles du carbone et de l'azote) (Wang et al., 2015; Yu, 2012) et rendent des services aux

hommes tels que la régulation hydrologique et l'accès aux sources de nourriture, lui permettant la récolte des baies et la chasse à l'orignal (Bois-Charlebois, 2018; Kimmel & Mander, 2010).

Ces écosystèmes se distinguent des autres milieux humides en raison d'une productivité primaire qui dépasse largement la minéralisation de la matière organique. Le déséquilibre entre productivité et minéralisation est la résultante des conditions anoxiques dues à une saturation importante liée à une nappe d'eau proche de la surface du sol, empêchant, voire ralentissant, la minéralisation de la matière organique (Clymo, 1984; Ivanov, 1981). Cette conceptualisation a donné lieu au modèle diplotelmique (Ingram, 1978) distinguant deux zones dans la colonne de tourbe. La partie plus profonde de la colonne de tourbe, qui est submergée en permanence, est appelée le *catotelme*, et la partie superficielle subissant les variations de la nappe phréatique est l'*acrotelme*. La hauteur de la nappe détermine deux formes de décomposition – le *catotelme* étant *anoxique* et l'*acrotelme* *oxique* – déterminées par le taux d'oxygène dans chaque partie.

Depuis ces publications séminales sur l'influence de la nappe d'eau, des chercheurs ont continué à étudier différents aspects des tourbières — biologique, hydrologique et écologique — et leurs recherches ont mis en avant une grande complexité de processus éco-hydriques et autogènes (Bacon et al., 2017; Belyea & Baird, 2006; Morris et al., 2015; Waddington et al., 2015), de nombreuses boucles de rétroaction (Belyea & Clymo, 2001) et de délais temporeux (Swindles et al., 2012; Wastiaux, 2008). Cette complexité permet aux systèmes tourbeux une grande résistance aux perturbations externes tels les changements climatiques, et leur confère donc une remarquable résilience. Mais les réponses sont généralement non-linéaires, parfois inattendues (Morris et al., 2015; Page & Baird, 2016; Turetsky et al., 2014) et même dans certains cas, sans lien avec le forçage externe (Swindles et al., 2012).

En EIBJ, des études paléo-écologiques ont établi des liens entre la profondeur de la nappe, la variabilité climatique et la composition des communautés végétales (Arlen-Pouliot & Payette, 2015; Loisel & Garneau, 2010; Magnan et al., 2019; van Bellen et al., 2013). Plus particulièrement, l'influence des précipitations nettes sur la nappe semble plus importante que celle des températures (Booth, 2010; Charman, 2007), mais seulement si la profondeur de la nappe n'est pas proche de la surface (Chaudhary et al., 2017). Cependant, il nous faut garder à l'esprit que ces observations historiques correspondent à des changements climatiques survenus pendant l'Holocène et que la vitesse des changements actuels dépasse celle des changements passés (Tarnocai, 2009).

La clé de voûte de la modélisation des tourbières se trouve alors dans la profondeur de la nappe. Malgré cette caractéristique commune à toutes les tourbières, la complexité des interactions de facteurs autogènes et allogènes diffère pour chacune (Belyea & Baird, 2006; Morris et al., 2015) ainsi que l'évolution des interactions à travers le temps (Tsyganov et al., 2019). Il convient de souligner également l'influence de la végétation dans ce système. Elle influence notamment la conductivité hydrologique et la rétention de l'eau par l'action capillaire (Bengtsson et al., 2016; Bertrand et al., 2021; Fraser et al., 2001; Miller et al., 2015), mais elle doit composer avec les conditions saturantes imposées par la nappe d'eau (Andrus, 1986; Granath et al., 2010; Mao et al., 2018). Une nappe d'eau plus haute favorise les communautés plus hydrophiles, par exemple de caracées, tandis qu'une nappe plus basse favorise les espèces plus ombrotrophes comme les sphaignes et les éricacées.

La calibration de plusieurs modèles a été faite avec des données historiques issues des analyses de carottes de tourbe extraites des tourbières tempérées ou en marge de la région boréale (ex. Baird et al., 2012; Froelking et al., 2010; Heijmans et al., 2008; Mahdiyasa et al., 2022; Morris et al., 2012; Yu et al., 2003). En revanche, nous avons

relevé l'existence de seulement trois publications ayant tenté la modélisation de scénarios futurs sous l'effet des changements climatiques. (Bertrand et al., 2021; Chaudhary et al., 2017; Parish et al., 2008). Et, à part Parish *et al.* (2008) qui traite l'ensemble des tourbières de la planète, aucune des trois n'aborde les tourbières boréales, qui sont peut-être les plus abondantes (Joosten & Clarke, 2002).

Dans l'optique d'améliorer nos connaissances sur les communautés végétales des tourbières boréales, et pour prévoir leurs comportements face aux changements climatiques, nous cherchons à mieux comprendre les influences des changements de températures et de précipitations sur le fonctionnement éco-hydrique des tourbières d'Eeyou Istchee Baie-James à l'horizon de 2100. Le modèle DigiBog dans sa version en une dimension (Morris et al., 2015) a été choisi comme outil d'exploration, car il a déjà servi pour étudier les phénomènes passés des tourbières en EIBJ (van Bellen et al., 2018).

En raison de l'augmentation prévue des températures et des précipitations, pour les hautes latitudes (Lee et al., 2021; Parish et al., 2008), nous nous demandons si les tourbières d'EIBJ sont en mesure d'absorber ces changements et de maintenir leur fonctionnement éco-hydrique. Notre prédiction en réponse à cette question est que le fonctionnement éco-hydrique des tourbières d'EIBJ demeurera stable en raison d'une interaction antagoniste entre la hausse des températures (stimulant la productivité et la décomposition) et la hausse des précipitations (alimentation de la nappe). Celle-ci suggère que les communautés de plantes devraient demeurer stable. C'est pour cela que nous souhaitons mieux connaître les points de basculement, s'il y en a, et dans quelles circonstances climatiques ces basculements peuvent se produire. Dans notre prédiction, nous nous attendons à voir des réponses du système tourbeux plus marquées par des changements dans le régime des précipitations que dans celui des températures.



Pour répondre à ces questions, nous utilisons des données climatiques simulées pour le territoire d'étude selon deux prévisions des émissions de gaz à effet de serre (GES), RCP 4.5 et 8.5, ainsi que des trajectoires climatiques linéaires sans variation pour isoler les effets des températures et des précipitations.

### 4.3 Matériel et méthodes

#### 4.3.1 Territoire d'étude

Trente-six tourbières entre les 49° et 53° parallèles au Québec ont été visitées entre 2018 et 2019 pour effectuer des inventaires botaniques et prendre des mesures d'épaisseur de tourbe et de profondeur de nappe (Figure 4.1). Ces données ont servi à la calibration du modèle plus tard. Ce territoire d'étude se trouve au sein de la forêt boréale de la MRC d'EIBJ entre la forêt boréale continue et la taïga plus au nord (Groupe de travail sur la stratification écologique, 1995). La végétation dominante de la partie méridionale est la pessière à mousses à canopée plus fermée tandis que la partie septentrionale se trouve dans la pessière à lichens à canopée plus ouverte (Payette & Rochefort, 2001; Saucier et al., 2010). Les températures moyennes annuelles entre 1981 et 2010 pour l'ensemble de la région tournent autour de -1,1°C avec une moyenne estivale autour de 13°C. Les précipitations annuelles pour la même période se situent entre 750 et 850 mm (Ouranos, 2021).

La formation des tourbières de la région remonte à environ 7 000 ans, après le retrait des masses d'eau du Lac Ojibway et de la Mer de Tyrrell, qui a suivi le retrait de la calotte glaciaire laurentidienne de la dernière glaciation dite de Wisconsin (Dionne, 1978; Vincent & Hardy, 1977). Aujourd'hui, les tourbières en EIBJ sont souvent

reliées entre elles par un réseau dense de milieux humides (Dionne, 1978) indiquant une conductivité hydrologique potentiellement très élevée entre tourbières, qui serait très influencée par la topographie.



Figure 4.1 Localisation du territoire d'étude, l'Eeyou Istchee Baie-James, dans le Nord-du-Québec, Québec, Canada

#### 4.3.2 Description du modèle DigiBog et sa tourbière prototype

Dans sa version en une dimension du modèle (cf. Morris et al., 2015), la tourbière est représentée par une seule colonne de tourbe composée de cohortes de litière. Chaque année ou itération, trois actions principales sont complétées :

1. la *décomposition intégrée* : Le degré de décomposition représenté par la masse volumique est calculé pour chaque cohorte de litière, puis la somme des épaisseurs de toutes les cohortes donne l'épaisseur de la tourbe totale. Les taux de décomposition de chaque cohorte dépendent de la température et du degré de saturation selon la profondeur de la nappe d'eau.
2. l'*évacuation de l'eau* : L'évacuation des excédents en eau se fait principalement par la conductivité hydrologique, qui dépend des propriétés physiques de la tourbe, ainsi que de la connectivité au réseau hydrologique (Devito et al., 2005; Rosa et al., 2018). Les excédents en précipitations annuelles dépassant l'épaisseur de l'acrotelme doivent être éliminés par ruissellement. Les propriétés physiques, telle la porosité, dépendent de la décomposition.
3. la *productivité annuelle* : La productivité des végétaux crée annuellement une nouvelle cohorte de tourbe, ou de litière, qui sera soumise à la décomposition aux itérations suivantes. La température et le niveau de la nappe influencent les taux de productivité. Dans la version utilisée du modèle, les différents types de végétaux avec leurs formes de litière spécifiques ne sont pas pris en compte.

La Figure 4.2 schématise le fonctionnement du modèle selon ces trois actions. Les Annexes I et J contiennent respectivement un schéma plus détaillé et la description des

équations du modèle. Deux entrées climatiques sont utilisées : les précipitations cumulées nettes et la température moyenne de chaque pas de temps.

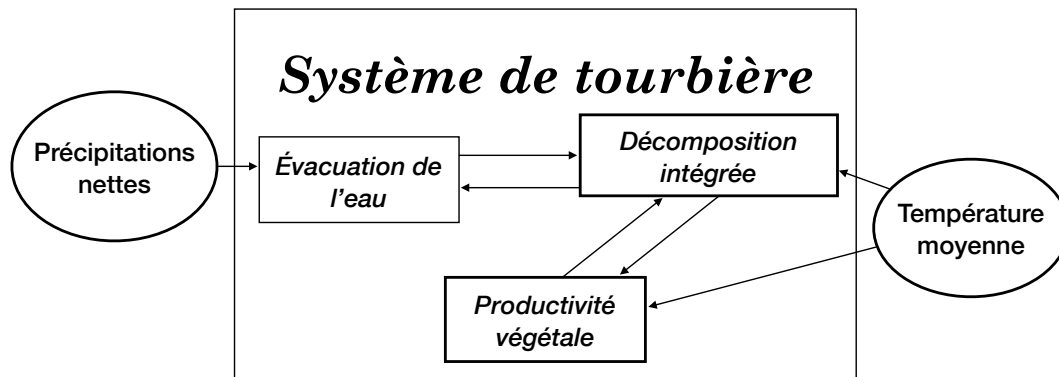


Figure 4.2 Schématisation simplifiée du modèle DigiBog en 1-D avec les trois actions principales, les deux facteurs externes et les directions des flux d'information. Un schéma plus détaillé se trouve dans l'Annexe I.

Les précipitations nettes représentent la part des précipitations restant après l'évapotranspiration. En raison des difficultés de calcul de l'évapotranspiration, un taux fixe de 36 % du volume total de précipitations est utilisé. Ce taux a été calculé à partir de l'équation de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948; van Bellen et al., 2018), qui calcule l'évapotranspiration potentielle à partir des températures moyennes et les heures d'ensoleillement selon la latitude. Par ailleurs, ce taux de 36 % correspond aux résultats de deux études : une, qui a estimé ce taux autour de 33 % pour une forêt boréale au Québec (Isabelle et al., 2020) et l'autre, qui a estimé ce taux autour de 36 % des précipitations dans le budget hydrologique de l'ensemble des cours d'eau d'EIBJ (Nadeau et al., 2022).

### 4.3.3 Simulations, scénarios climatiques et calibration

#### 4.3.3.1 Modèles climatiques globaux et régionalisés (MCG/MCR)

Les données climatiques de précipitations et de températures du territoire d'étude ont été obtenues d'Ouranos (2021) par simulation selon 10 modèles climatiques régionalisés (MCR) (Tableau 4.1). Ces modèles sont issus du cinquième Coupled Model Intercomparaison Project (CMIP5) (Charron, 2016), un effort collectif et international pour produire différentes versions d'interprétation des effets climatiques selon les prévisions des émissions de GES en prenant en compte des phénomènes globaux de circulations atmosphériques et océaniques. Avec ces modèles climatiques globaux (MCG) servant d'appui pour représenter des phénomènes planétaires, des MCR ont été élaborés pour simuler des températures et précipitations à l'échelle fine d'un degré de latitude pour un degré de longitude, d'environ 45x45 km pour le Québec (Charron, 2016). La comparaison des différentes simulations régionalisées permet de produire des intervalles de confiance [10 % ; 90 %] autour de la moyenne et ainsi de prendre en compte la variabilité dans les prévisions du climat futur à travers les différentes simulations du climat global (Figure 4.3).

La période de simulation de données allant de 1950 à 2000 s'appelle l'« horizon de référence ». Celle-ci permet de calibrer et valider les différents MCR avec les données du terrain. En raison d'un manque de stations météorologiques assez anciennes pour fournir ces données pour l'ensemble du territoire d'étude, elles ont été produites par interpolation.

Tableau 4.1 Liste des dix modèles climatiques globaux (MCG) utilisés pour développer les modèles climatiques régionalisés (MCR). L'institut responsable de chaque modèle ainsi que le pays où siège l'institut sont indiqués.

<b>Nom du MCG</b>	<b>Institut responsable</b>	<b>Pays</b>
ACCESS1-3	ARC Centre of Excellence for Climate System Science (ARCCSS)	Australie
CanESM2	Environnement et Changement climatique Canada	Canada
CMCC-CMS	Fondazione Centro Euro-Mediterraneo sui Cambiamenti Climatici	Italie
GFDL-ESM2M	Geophysical Fluid Dynamics Laboratory (GFDL) of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)	USA
HadGEM2-CC	Met Office Hadley Centre du Royaume-Uni (réalisations supplémentaires apportées par l'Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Brésil)	Royaume-Uni
INM-C4	Institute for Numerical Mathematics	Russie
IPSL-CM5A-LR	Institut Pierre Simon Laplace	France
IPSL-CM5B-LR	Institut Pierre Simon Laplace	France
MPI-ESM-LR	Max Planck Institute for Meteorology	Allemagne
NorESM1-M	Norwegian Earth System Model	Norvège

À partir de l'an 2000 et jusqu'à 2100, deux scénarios d'émissions de GES ont été utilisés pour faire tourner chaque MCR. Ces scénarios, les RCP 4.5 et 8.5, développés par le GIEC, représentent deux hypothèses d'émissions futures. La RCP 4.5 représente une stabilisation des émissions à leur niveau de 2013 tandis que la RCP 8.5 correspond à une augmentation constante des émissions.

#### 4.3.3.2 Calibration du modèle

Ce modèle a été développé et calibré pour les tourbières océaniques européennes en climat tempéré (Belyea & Clymo, 2001; Morris et al., 2015). Dans le cas des tourbières boréales et continentales, il n'est donc ni adapté à gérer les écarts importants entre les températures hivernales et estivales, ni le surplus d'eau lors de la fonte des neiges au printemps. Cependant, en absence d'un modèle développé et calibré pour la région boréale et continentale, et plus précisément pour le nord-ouest du Québec, l'application d'un modèle pré-existant à une telle région demeure principalement d'ordre exploratoire et non pas prédictif. Par conséquent, et malgré les limites du modèle DigiBog,, son emploi permet de simuler des réponses possibles aux données de forçage d'une tourbière prototype, comme cela a déjà été réalisé pour élucider les causes de phénomènes survenus tardivement dans l'Holocène (van Bellen et al., 2018). Ensuite, l'exploration des réponses de cette tourbière prototype sert d'outil pour élaborer différentes trajectoires et points de basculements possibles pour les tourbières jamésiennes face aux changements climatiques.

En raison de la nature exploratoire de cette étude, le modèle DigiBog a été calibré pour produire une colonne de tourbe (le prototype) qui correspond aux caractéristiques moyennes des tourbières observées dans cette étude. Les données climatiques pour réaliser la calibration sont celles de l'horizon de référence entre 1950 et 2000 (*cf.* §6.1. Territoire d'étude). Ce climat a servi de forçage pour créer le prototype après 7 000 itérations, l'âge maximal des tourbières d'EIBJ. Selon nos observations de terrain obtenues en 2018 et 2019, les tourbières d'EIBJ possédaient une nappe phréatique d'environ -12,2 cm sous la couche muscinale vivante de la tourbe [les quantiles de 25 et de 75 % correspondent à -5,5 et -19,5 cm respectivement]. L'épaisseur de cette couche muscinale était en moyenne 6,9 cm. La hauteur moyenne de la colonne de tourbe au-dessus du substrat imperméable — la couche vivante incluse — mesurait d'environ

156 cm [les quantiles 25 et 75 % correspondent à 102 et 193 cm]. Certaines épaisseurs de tourbe dépassaient toutefois les 3m, distance maximale de la sonde utilisée.

Pour éviter un hiatus entre la moyenne des conditions climatiques de l'horizon de référence et les simulations prédites par chaque MCR, l'intervalle delta a été calculé chaque année avec l'année précédente pour chaque simulation climatique. Ce delta a été ensuite appliqué à la moyenne de l'horizon de référence pour créer la suite de données climatiques annuelles. Ceci permettait d'avoir une continuité entre les conditions climatiques utilisées pour créer le prototype et celles employées pour faire tourner le modèle.

#### 4.3.3.2.1 Données climatiques simulées

Dans l'ensemble, toutes les simulations prédisent une augmentation des températures et des précipitations pendant toutes les périodes de l'année (Figure 4.3). Seules les précipitations estivales ne suivent pas clairement cette tendance à la hausse et leur degré de confiance est le plus bas de toutes les simulations. Les températures hivernales, malgré une hausse importante d'environ 7° devraient rester toujours inférieures à 0°C. L'augmentation des précipitations hivernales suggère que le couvert neigeux sera renforcé. La hausse des températures au printemps montre que la date de la fonte des neiges devrait s'avancer progressivement au cours du siècle mais que les températures moyennes devraient rester autour de 0°. Le retour de la neige à l'automne devrait se faire de plus en plus tard avec la hausse des températures automnales, mais les températures automnales demeurent en fin de siècle, malgré tout, assez fraîches (entre 3 et 9° selon les scénarios). La faible hausse de températures printanières et automnales suggère que la productivité végétale ne devrait pas être beaucoup stimulée, contrairement à la période estivale (Granlund et al., 2021). Probablement,



l'évapotranspiration suivra la même tendance que pour la productivité : une augmentation faible ou limitée en périodes printanière ou automnale, et une augmentation importante en été.

Actuellement, la fonte des neiges au printemps est une source d'eau qui dépasse les besoins des tourbières, les remplissant à leur niveau maximal et laissant l'excédent en eau s'évacuer rapidement par ruissellement latéral (Balliston & Price, 2022; Chaudhary et al., 2017; Nadeau et al., 2022). L'augmentation des précipitations pendant toutes les saisons à l'exception de l'été devrait donc dépasser les besoins courants des tourbières à moins d'un déficit anormalement grand pendant la période estivale. Pour cette raison et en tenant compte du fait que le modèle est calibré pour des tourbières atlantiques européennes, nous avons décidé d'utiliser seulement les données estivales pour explorer les réponses possibles aux différents aléas climatiques. Modéliser les autres saisons revient donc à modéliser l'évacuation des excédents en eau. L'intérêt du choix d'un trimestre estival se justifie aussi par un risque d'augmentation du stress hydrique en raison des précipitations moins certaines en été et la hausse plus certaine des températures.

Pour les températures estivales (Figure 4.3), les trajectoires moyennes des deux scénarios devraient se différencier à partir de 2025 avec un écart marqué entre elles de 2 à 3 degrés en fin de siècle. Dans les deux cas, il devrait y avoir une augmentation des températures moyennes pour arriver à des températures nettement différentes de la période de référence.

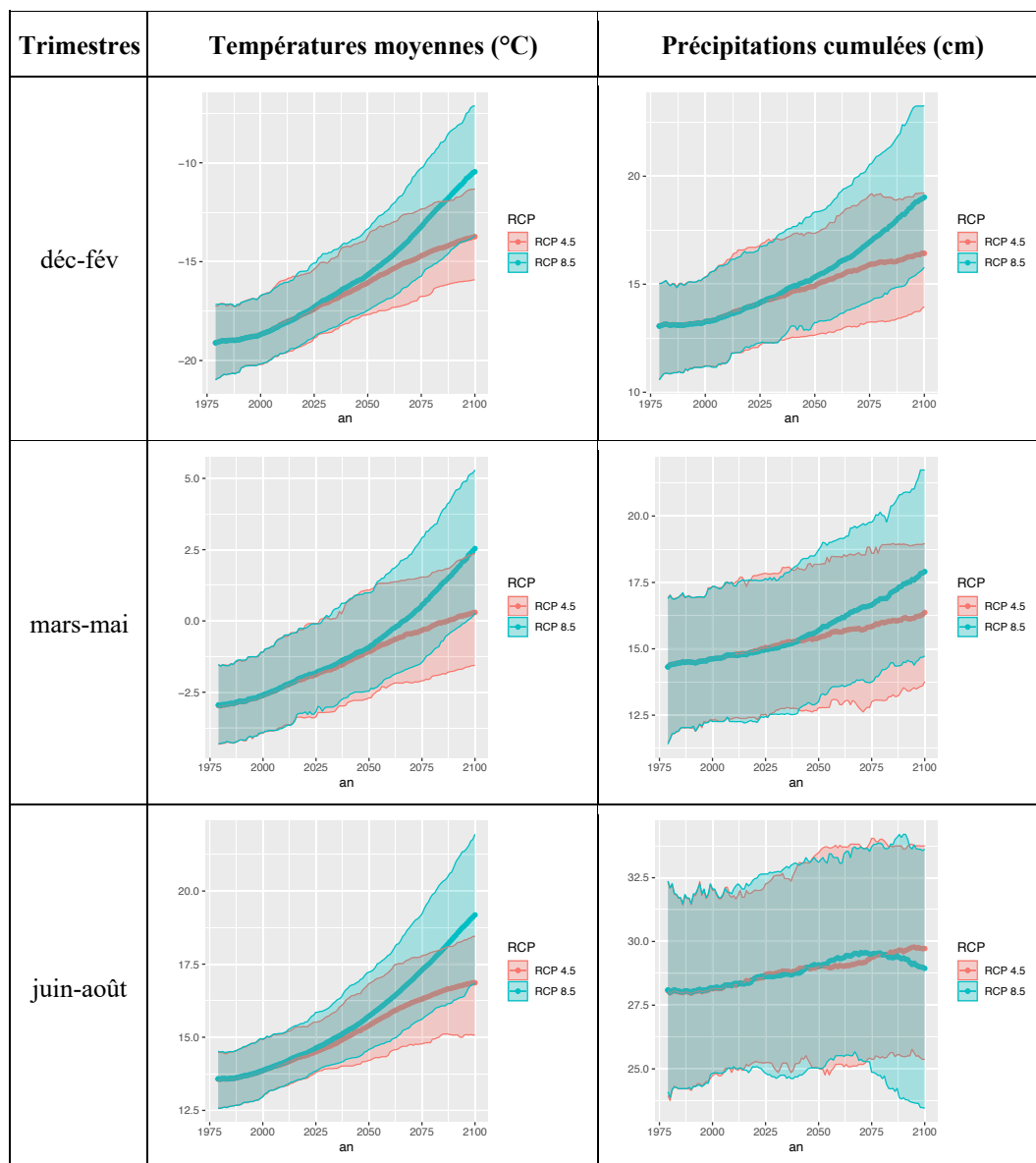
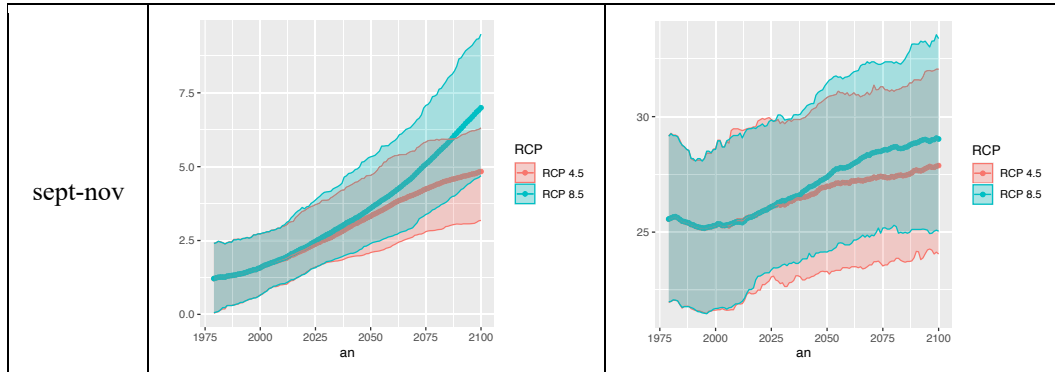


Figure 4.3 Résultats des simulations des MCR pour le territoire d'étude (EIBJ) par trimestre et sous les RCP 4.5 et 8.5. Les lignes foncées représentent la moyenne glissante sur 30 ans. Les intervalles de confiance autour de ces moyennes correspondent à 10 et à 90 %.

Figure 4.3 suite



Quant aux précipitations estivales (Figure 4.3), il y aura une tendance vers une faible augmentation générale des précipitations avec peu de différence entre les deux scénarios. Selon la RCP 8.5, il devrait y avoir une légère baisse de précipitations dans le dernier quart du siècle (signe de sécheresse). La magnitude des intervalles de confiance ajoute beaucoup d'incertitude aux tendances des précipitations. Cette ambiguïté dans les données de précipitations simulées résulte des difficultés des MCG à modéliser les précipitations (Parish et al., 2008) mais aussi des difficultés spécifiques au territoire d'EIBJ dues à la faible quantité de données brutes nécessaires à la calibration et à la validation des MCR (Charron, 2016). En comparant les deux scénarios climatiques en fin de siècle entre eux (et pas avec le début), on remarque que sous la RCP 4.5, le climat estival devrait être moins chaud et plus humide que sous la RCP 8.5, où il devrait être plus chaud et moins humide (Tableau 4.2).

Tableau 4.2 Moyennes des températures et précipitations estivales simulées en 2000 et en 2100 pour le territoire d'étude. Les *delta* ( $\Delta$ ) ou différences entre la fin et le début du siècle sont donnés. Des descriptions comparatives sont aussi données pour décrire les différences entre scénarios en fin de siècle.

RCP	Facteur climatique	an 2000	an 2100	$\Delta$	Descriptions comparatives
RCP 4.5	Températures (°C)	14,0	17,0	3,0	<i>moins chaud—plus humide</i>
	Précipitations (cm)	28,2	29,7	1,5	
RCP 8.5	Températures (°C)	14,0	19,7	5,7	<i>plus chaud—moins humide</i>
	Précipitations (cm)	28,3	28,7	0,4	

#### 4.3.3.3 Données pour tester les effets isolés des températures et des précipitations

Les phénomènes climatiques sont rarement linéaires dans le temps mais modulent en permanence. De plus, la variabilité inter-annuelle des températures et des précipitations rend difficile l'interprétation des réponses du modèle. Afin d'isoler les effets spécifiques des températures de ceux des précipitations, nous utiliserons également des données climatiques linéaires. Ces données sont fabriquées selon trois options :

1. une augmentation linéaire entre la moyenne en 2000 et la moyenne en 2100 (les  $\Delta$  du Tableau 4.2),
2. une absence de changement entre les années 2000 et 2100
3. et une diminution du même degré que pour l'augmentation pour les mêmes années (les  $\Delta$  du Tableau 4.2 multiplié par -1).

Dans un contexte général où une augmentation des phénomènes climatiques est généralement attendue pour la fin du siècle, le troisième cas de figure semble irréaliste. Cependant, à courte échelle temporelle (5-10 ans environ), des diminutions de températures et de précipitations sont possibles. Il se peut alors que la réponse du système tourbeux à courte échelle temporelle soit différente de la réponse à l'échelle du siècle, d'où l'importance de considérer des baisses de températures et de précipitations.

La combinaison de ces trois cas de figure avec les deux paramètres de forçage nous donne neuf scénarios de données linéaires, qui sont à reproduire deux fois pour les deux RCP. Le scénario linéaire n° 1 correspond aux données simulées par les MCR (Figure 4.3), mais avec une trajectoire linéaire et sans fluctuation (Tableau 4.3).

Tableau 4.3 Description des combinaisons de trajectoires linéaires pour créer neuf scénarios possibles. Les  $\Delta$  positifs sont les moyennes de ceux observés parmi les MCR entre les années 2000 et 2100. Les  $\Delta$  négatifs sont les  $\Delta$  positifs multipliés par -1. Ces neuf scénarios sont appliqués aux  $\Delta$  issus de la RCP 4.5 et de la RCP 8.5.

n° de scénario	Direction des températures	$\Delta^{\circ}\text{C}$ RCP 4.5	$\Delta^{\circ}\text{C}$ RCP 8.5	Direction des précipitations	$\Delta$ cm RCP 4.5	$\Delta$ cm RCP 8.5
1	↗	3,0	5,7	↗	1,5	0,4
2	↗	3,0	5,7	→	0	0
3	↗	3,0	5,7	↘	-1,5	-0,4
4	→	0	0	↗	1,5	0,4
5	→	0	0	→	0	0
6	→	0	0	↘	-1,5	-0,4
7	↘	-3,0	-5,7	↗	1,5	0,4
8	↘	-3,0	-5,7	→	0	0
9	↘	-3,0	-5,7	↘	-1,5	-0,4

## 4.4 Résultats

### 4.4.1 La variabilité climatique et les réponses de la tourbière prototype

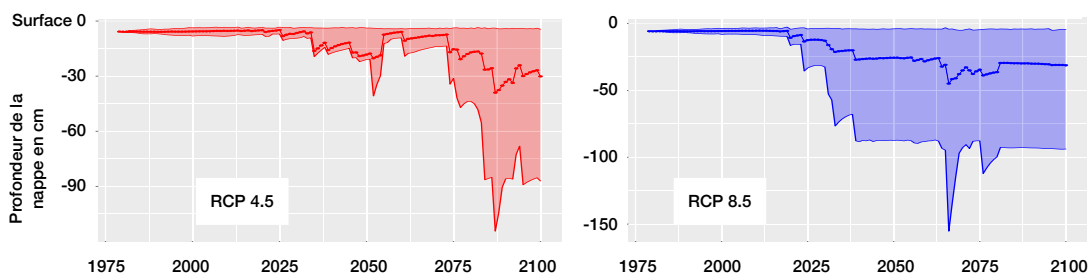


Figure 4.4 Pour la tourbière prototype, les prévisions pour la nappe d'eau selon les deux scénarios, RCP 4.5 (à gauche) et RCP 8.5 (à droite). La ligne de 0 cm représente la surface de la tourbe et les valeurs négatives, la distance entre la surface et la nappe : la profondeur de nappe. La courbe foncée correspond aux valeurs moyennes des dix simulations de chaque année et la zone colorée entre les deux lignes externes représente l'intervalle de confiance [10 et 90 %] dans les dix simulations.

Les sorties du modèle (Figure 4.4) indiquent premièrement que la nappe d'eau ne devra pas monter ; soit elle restera constante jusqu'en 2100, soit elle descendra. Les deux scénarios s'accordent pour suggérer que globalement, à la fin du siècle actuel, la nappe d'eau moyenne devra descendre d'environ 20-25 cm pour arriver à -30 cm sous la surface de la tourbe. L'intervalle de confiance suggère que selon les deux scénarios d'émissions, une nappe à -90 cm sera aussi possible. La différence principale entre les deux scénarios est la date à laquelle le basculement s'installe, vers 2075 pour la RCP 4.5 et 2025 pour la RCP 8.5.

Malgré ces prévisions d'une baisse de la nappe, l'incertitude représentée par les intervalles de confiance augmente d'environ 1800 % entre 2000 et 2100, et cette incertitude majeure est la conséquence principale des difficultés pour modéliser les

précipitations pour la région d'EIBJ (*cf.* §4.4.3.2.1 Données climatiques simulées). Mais cet intervalle de confiance masque les particularités de chaque simulation. Pour illustrer ce point, la Figure 4.5 montre une sélection de simulations représentatives des tendances générales observées en sortie du modèle DigiBog.

Les courbes de températures sont relativement similaires pour l'ensemble des MCR malgré une augmentation nettement inférieure aux autres pour la simulation Inm-C4. En revanche, les courbes de précipitations diffèrent largement entre elles. Par exemple, les MCR ACCESS1-3 et Inm-C4 (Figure 4.5) prédisent une augmentation des précipitations estivales de plus de 1 cm sur 100 ans (de 28 cm en 2000 et de 29,5 cm en 2100). Le modèle CanESM2 suggère une situation inverse où les précipitations diminuent de 1 cm d'ici la fin du siècle. Le dernier modèle du tableau (HadGEM2) montre une courbe de précipitations avec des phénomènes cycliques devenant de plus en plus extrêmes avec le temps.

En comparant ces courbes avec les sorties du modèle DigiBog – niveau de la nappe sous la surface de la tourbe dans la colonne à droite (Figure 4.5) – avec les simulations de températures et de précipitations, nous remarquons que les courbes de niveau de la nappe suivent les courbes de précipitations. Les variations observées dans les courbes de niveau de la nappe restent à l'intérieur d'un intervalle de 10 cm.

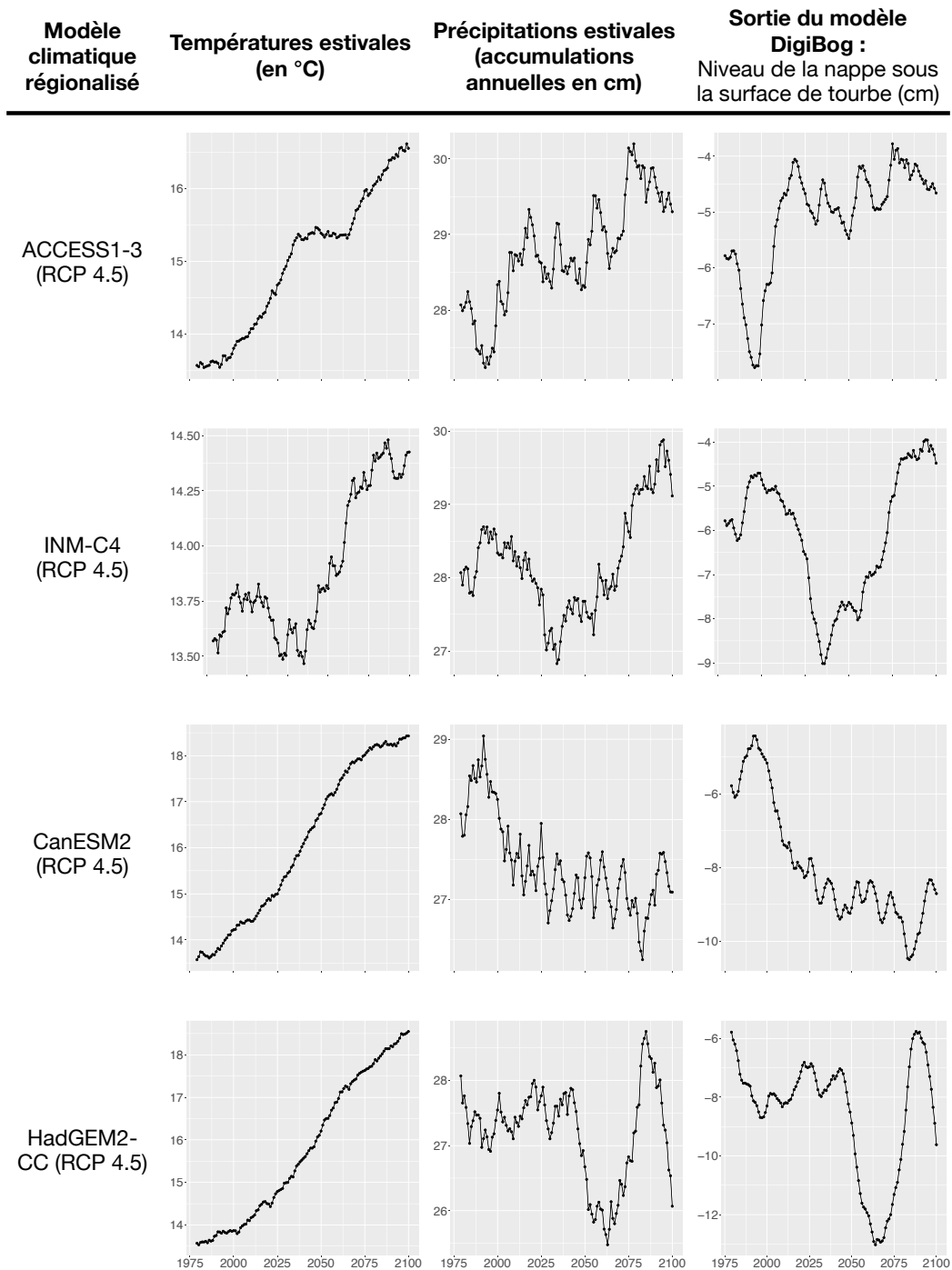


Figure 4.5 Les courbes de températures et de précipitations selon 4 MCR pour le territoire d'EIBJ (2 premières colonnes) et la courbe de la nappe d'eau en sortie du modèle DigiBog. Les courbes vont de 1979 à 2100. Les échelles des ordonnées ne sont pas homogénéisées.



La Figure 4.5 présente les situations les plus communes parmi les 20 simulations. La Figure 4.6 montre des exceptions à ces tendances générales. Celui-ci présente les sorties de deux MCR, mais selon les scénarios RCP 4.5 et 8.5. À première vue, l'aspect général des courbes de températures et de précipitations ne montre rien d'exceptionnel par rapport à celles de la Figure 4.5, mais celles des précipitations de la Figure 4.6 montrent un écart plus grand entre le début et la fin du siècle, >2 cm au lieu de 1 cm comme dans la Figure 4.5. Les courbes de précipitations de la Figure 4.6 suggèrent également une légère baisse des précipitations autour de 2050, suivie d'une forte augmentation entre 2075 et 2100.

Pour les courbes exceptionnelles de nappe en sortie du modèle (Figure 4.6), un système chaotique et instable en fin de siècle est observable avec des oscillations pouvant aller de -3 à -120 cm. Le moment déclencheur et le degré d'instabilité différent entre les modèles. Cependant, ces courbes semblent relativement stables avant la fin du siècle, mais ce n'est qu'une question d'échelle sur les ordonnées. Le moment déclencheur semble lié à des changements soudains dans le régime de précipitations lorsque 1) les températures sont plus élevées d'environ 3° par rapport à 2000, 2) les précipitations ont augmenté d'environ 2 cm en 10 ans et 3) les précipitations chutent après cette montée continue.

Pour la simulation NorESM1-M sous la RCP 8.5 (Figure 4.6), les variations de nappe semblent plus grandes, mais l'intervalle des variations (-3 et -8 cm) ne diffère guère des intervalles observés dans la Figure 4.5. Cependant, les variations inter-annuelles de nappe sont plus grandes que celles représentées dans la Figure 4.5. Les réponses de nappe aux deux simulations de CMCC-CMS (Figure 4.6) sont similaires, mais le scénario RCP 8.5 semble retrouver sa stabilité après avoir traversé un seuil de basculement. Selon le scénario RCP 4.5, il se peut que l'horizon de simulation (l'an

2100) soit le moment même de déclenchement du basculement, et malheureusement nous ne connaissons pas l'issue de cette instabilité en fin de siècle.

Au total, 8 des 20 simulations ont atteint l'effondrement du système déterminé par une nappe qui demeure sous le seuil de 66.8 cm ou qui descend sous le niveau du substrat minéral et provoque l'arrêt immédiat du modèle DigiBog. Par exemple, la courbe de la nappe simulée avec NorESM1-M sous la RCP 4.5 (Figure 4.6) disparaît en 2100 car elle descend sous le substrat minéral. Cinq de ces huit simulations catastrophiques sont arrivées sous la RCP 4.5 et trois sous la RCP 8.5. L'ensemble des courbes de simulations se trouvent dans l'Annexe K.

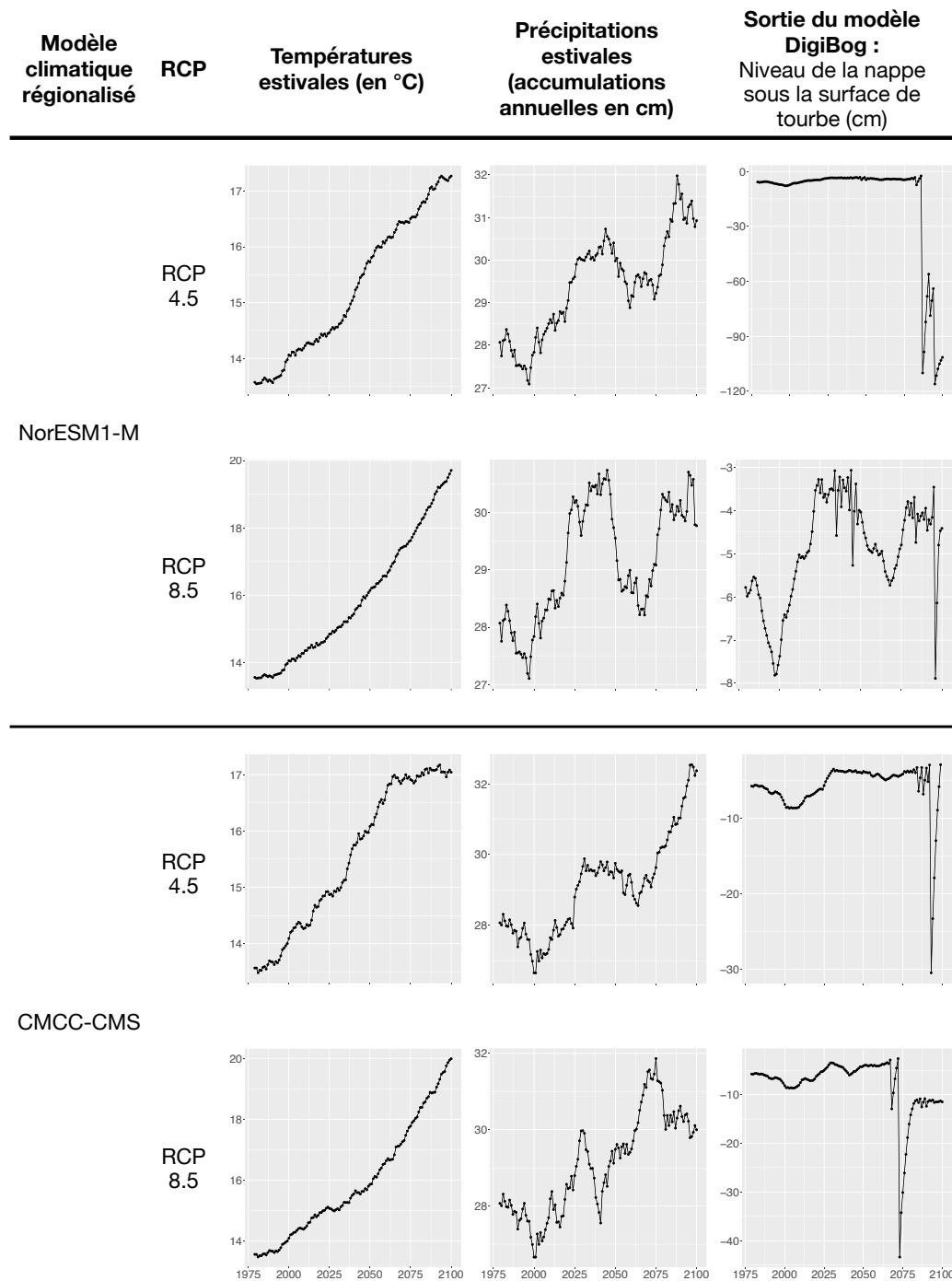


Figure 4.6 Les courbes de températures et de précipitations pour les simulations qui dévient des tendances générales. Ces courbes sont issues de deux MCR et deux RCP avec celle de la nappe d'eau en sortie du modèle DigiBog. Les courbes vont de 1979 à 2100. Les échelles des ordonnées ne sont pas homogénéisées.

Afin de mieux visualiser l'effet combiné des températures et des précipitations sur la profondeur de la nappe, le ratio entre le changement des températures et celui des précipitations ( $\Delta$  températures /  $\Delta$  précipitations) a été calculé pour chaque simulation. La mise en relation de ces ratios avec les changements de nappe (Figure 4.7) souligne encore plus l'importance des précipitations. Lorsque le ratio des facteurs climatiques est positif (augmentation des températures et des précipitations), il y a peu de changement dans la nappe. Au contraire, lorsqu'il y a une baisse généralisée des précipitations sur cent ans, la nappe d'eau descend, peu importe le degré d'augmentation des températures. Dans tous les cas, les températures augmentent.

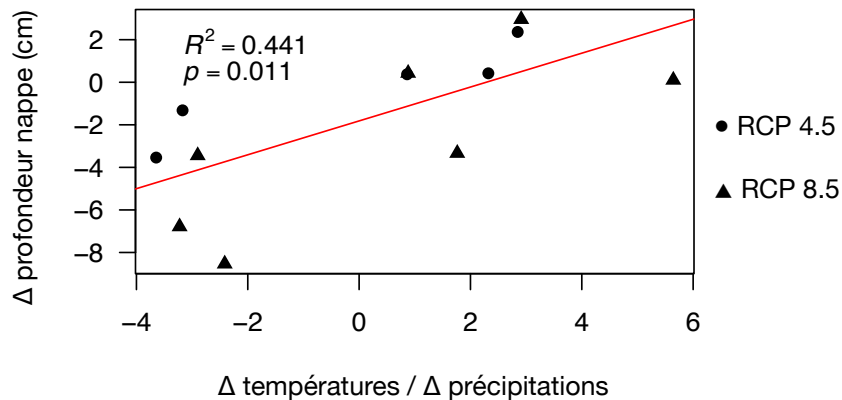


Figure 4.7 Relation entre les *deltas* ( $\Delta$ ) de la nappe et le ratio des *deltas* de températures et de précipitations. Les *deltas* ont été calculés pour chaque simulation avec les valeurs de 2000 et 2100, selon les données climatiques des MCR. Les ratios qui tendent vers 0 indiquent que les *deltas* des précipitations sont plus élevés et les ratios qui s'éloignent de 0 (positivement ou négativement) indiquent l'importance croissante des températures. Le signe négatif vient des baisses de précipitations selon certaines simulations. Les simulations de nappe qui dépassent le seuil de 66,8 cm ont été supprimées en raison des valeurs extrêmes.

#### 4.4.2 Les effets directs des températures et des précipitations

Les effets dus spécifiquement aux températures et aux précipitations ont été isolés par des trajectoires linéaires (Tableau 4.3). La Figure 4.8 montre les résultats des neuf scénarios de trajectoires linéaires, organisés en fonction des scénarios de précipitation. Les courbes de la productivité sont données à titre indicatif, car les valeurs n'ont pas pu être calibrées avec les vraies valeurs des tourbières en EIBJ et, de toute évidence, ces valeurs semblent trop basses pour être vraies. Selon les scénarios sous la RCP 4.5 (*moins chaud-plus humide*), dans lesquels le changement des précipitations est plus important que sous la RCP 8.5, l'effet des précipitations est toujours plus important que celui des températures. Par exemple, lorsque les précipitations augmentent, la productivité et l'épaisseur de la tourbe augmentent, tandis que la profondeur de la nappe diminue. Sous la RCP 8.5 (*plus chaud-moins humide*), l'effet des précipitations est observable en début de simulation, mais au fur et à mesure que les températures changent, l'effet de ces dernières devient plus flagrant. Pour toutes les simulations sous la RCP 8.5, la courbe des températures stables ( $T_0$ ) est sensiblement similaire à la période de référence, quelle que soit la direction des précipitations.

La productivité et la profondeur de la nappe sont toujours directement sous l'influence des précipitations. En revanche, la tourbe continue à s'accroître dans tous les scénarios, sauf dans le scénario 3 de la RCP 8.5, où il y a un effet combiné de la faible diminution des précipitations et de la forte augmentation des températures. Dans ce cas exceptionnel, l'épaisseur de la tourbe se rétrécit tandis que la productivité et la nappe montent. L'augmentation des températures montre toujours un effet négatif sur la croissance de l'épaisseur de la tourbe en comparaison avec les autres scénarios, mais c'est seulement dans ce cas (scénario 3 selon la RCP 8.5) que l'effet a des répercussions visiblement négatives sur la tourbe.

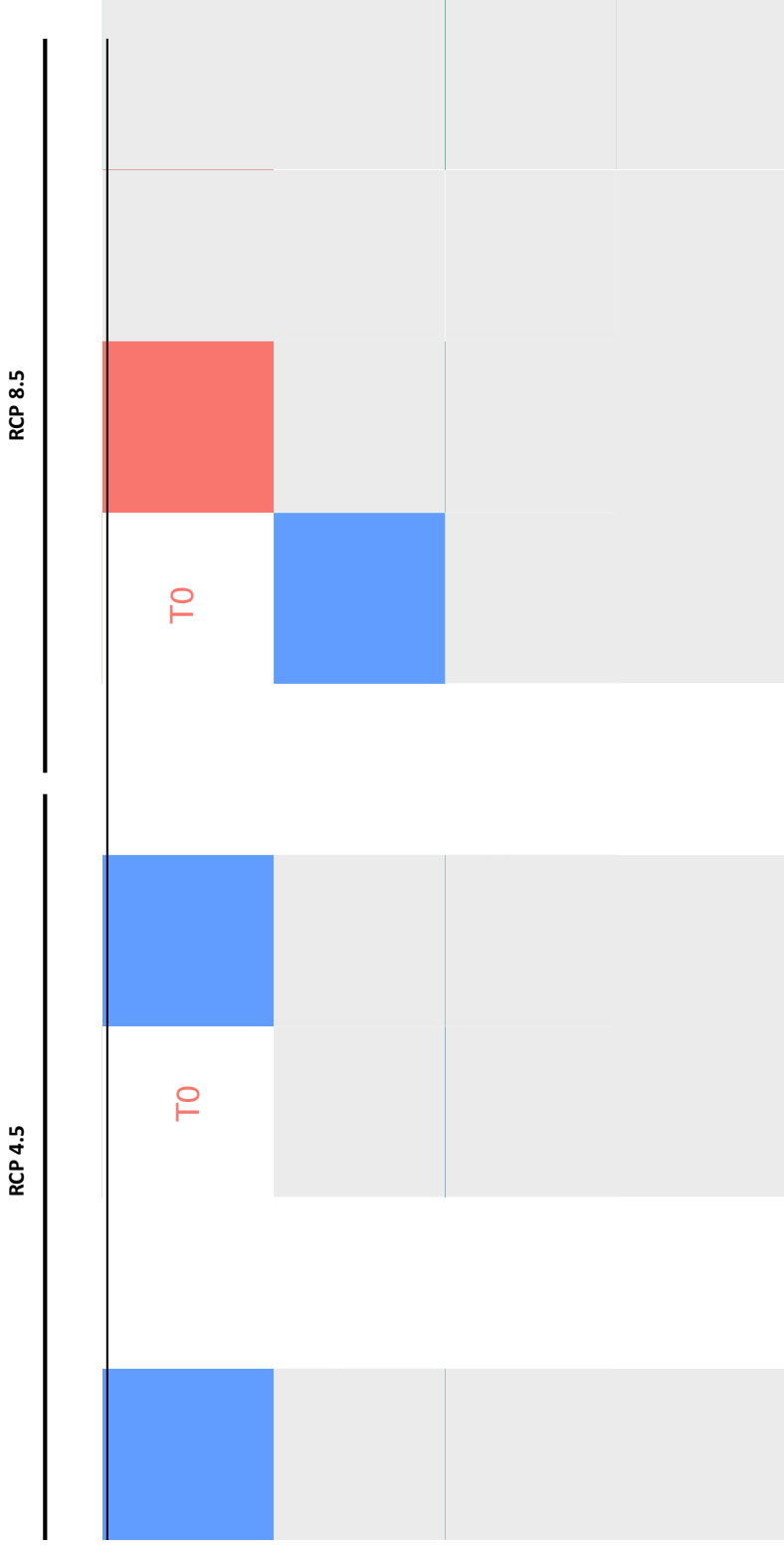


Figure 4.8 Sorties du modèle avec des données linéaires. Les graphiques sont organisés par courbe de précipitations (augmentation : ↗ ; stables : → ; diminution : ↘). Pour chaque scénario de précipitations, trois courbes correspondant aux scénarios de températures sont visibles. T<sub>aug</sub> : températures en augmentation ; T<sub>0</sub> : stables ; T<sub>dim</sub> : diminution. Les scénarios se rapportent au Tableau 4.3. Les échelles sont homogénéisées pour pouvoir comparer les courbes d'une même catégorie (à gauche) entre elles. Les courbes de productivité sont présentées à titre informatif du fonctionnement du modèle car les valeurs, qui n'ont pas pu être calibrées avec des observations de terrain, sont probablement fausses.

## 4.5 Discussion

### 4.5.1 La stabilité éco-hydrique et les communautés végétales

La complexité des processus autogènes accorde aux tourbières une grande capacité de résistance en leur permettant d'absorber les aléas climatiques à courte échelle temporelle, entre 5 et 10 ans (Figure 4.5). Les sorties du modèle suggèrent que la profondeur de nappe devra s'élargir sans que cette baisse de la nappe ne mette en danger la pérennité du fonctionnement éco-hydrique général, si le seuil de 66,8 cm est accepté comme limite maximale pour la profondeur de nappe (Morris et al., 2011). En effet et selon nos observations de terrain, les profondeurs de nappe en EIBJ se situent entre 0 et -50 cm (Figure 4.9). Ceci confirme notre prédiction d'une stabilité générale dans le fonctionnement éco-hydrologique des tourbières, malgré certains ajustements.

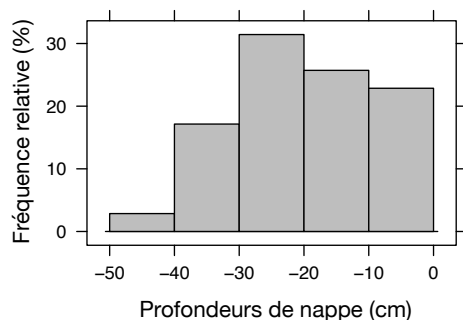


Figure 4.9 Fréquences relatives (en %) des différentes classes de profondeur de nappe observées en EIBJ entre 2018 et 2019.

En revanche, cette baisse de la nappe ne sera pas sans conséquence sur la végétation (Bertrand et al., 2021; Cooper et al., 2015; Ratcliffe et al., 2017). Bien que les différences ne soient pas toujours évidentes entre tourbières jamésiennes, les différentes profondeurs de nappe en EIBJ correspondent aux communautés végétales

distinctes (Indorf, en préparation). Les communautés associées aux nappes d'eau près de la surface — de type fen ou tourbière ouverte septentrionale — risquent de se voir suivies par des communautés plus dominées des espèces associées aux muskegs, dont le *Picea mariana* en particulier. Malgré ces changements, ces milieux devraient demeurer des écosystèmes tourbeux avec des changements de végétation.

#### 4.5.2 Les points de basculement et l'importance des précipitations

En réponse à notre deuxième question, le régime des précipitations devra être un élément clé dans l'avenir des tourbières. Frohking (2010) a aussi remarqué que les anomalies dans les précipitations à l'échelle du siècle avaient des effets notables sur l'issue du modèle HPM (une réduction de 10% des précipitations réduit le carbone dans la colonne de tourbe, et par conséquent a un impact sur l'épaisseur de la tourbe). Les ratios  $\Delta$  températures /  $\Delta$  précipitations (Figure 4.7), confirme que toute baisse généralisée des précipitations entraîne une baisse de la nappe. L'isolation des effets climatiques (Figure 4.8) suggère que la conséquence des précipitations sur la nappe est toutefois modulée par les températures.

Malgré ces tendances générales, il semble y avoir un certain arbitrage ou *trade-off* entre températures et précipitations. Pour un changement faible dans le régime de précipitation, les températures deviennent plus importantes. Cette situation correspond notamment au scénario RCP 8.5, *plus chaud-moins humide*. À l'inverse, l'effet d'un grand changement dans le régime de précipitations occulte l'effet des températures, ce qui correspond au scénario RCP 4.5, *moins chaud-plus humide*. Et finalement, une petite augmentation dans les précipitations est souvent suffisante pour maintenir la nappe d'eau de la tourbière, tandis que toute baisse risque d'avoir des conséquences plus importantes induisant la baisse de la nappe. Ces changements dans le régime des



précipitations et leurs conséquences sur la nappe suggèrent qu'il y a un seuil de basculement assez important lié à l'évolution des précipitations.

En considérant l'échelle de 10 à 20 ans, les simulations de nappe selon notre modèle démontrent que, dans certains contextes, le seuil de basculement du système éco-hydrique de la tourbière est bien réel, comme s'il n'était plus en mesure de résister aux changements climatiques (Figure 4.6). Par exemple, des températures estivales plus élevées (+3°C) et une augmentation notable et rapide des précipitations estivales sur une échelle temporelle courte (~10 ans) semblent être des conditions propices à amener une tourbière vers un point de basculement hydrologique, ou pour le moins, vers un état instable.

Certes, les précipitations et les températures ne sont pas indépendantes, mais bien reliées aux phénomènes globaux de circulations atmosphériques et océaniques (Charron, 2016). L'isolation des effets de facteurs climatiques par des trajectoires linéaires nous a montré comment la tourbière peut répondre à ces forçages indépendants. Lorsque les précipitations et les températures demeurent stables ou augmentent, la productivité et l'épaisseur de la tourbe continuent à s'accroître (Figure 4.8) et la profondeur de nappe diminue. Malgré une croissance verticale de l'épaisseur de tourbe, le fonctionnement éco-hydrique est maintenu car la nappe d'eau reste près de la surface.

En revanche, une diminution des précipitations entraîne généralement des conséquences néfastes, mais ces dernières peuvent être modulées selon les températures et le degré de réduction des précipitations. Une réduction notable des précipitations sur plusieurs années entraîne toujours des pertes dans le fonctionnement éco-hydrique du prototype : du rétrécissement de la tourbe liée à son assèchement (Gebhardt et al., 2010) et des taux de minéralisation plus élevés en raison de

l'accroissement de l'acrotelme sans compensation par une productivité primaire en baisse (Clymo, 1984). Dans le cas d'une réduction très marquée des précipitations, l'effondrement du système tourbeux pourrait advenir avec des changements majeurs dans la structure et la texture du sol, dus à la baisse marquée de la nappe (Clymo, 1984; Dimitrov et al., 2014). Par conséquent, le système pourrait basculer vers d'autres types de fonctionnement tels un système forestier.

Quant aux faibles baisses de précipitations, des conséquences parfois inattendues peuvent être observées. Si les températures baissent beaucoup en même temps, la nappe descend et la productivité diminue également. En revanche, l'épaisseur de la tourbe augmente en raison de taux de minéralisation plus faibles liés à des températures plus basses : la productivité dépasse alors la minéralisation, mais la nappe n'arrive pas à suivre. À l'inverse, une augmentation importante des températures en même temps qu'une légère baisse des précipitations stimule à la fois la productivité et la minéralisation. Cette minéralisation accrue, facilitée encore par une nappe d'eau en baisse, fait s'effondrer la colonne de tourbe, ce qui ramène la profondeur de nappe à un faible niveau, plus près de la surface. Le milieu garde alors son fonctionnement éco-hydrique de tourbière, mais les hausses remarquables de températures et de nappe sont propices à un basculement vers des cortèges floristiques dominés davantage par des caricacées que par les sphaignes (Dieleman et al., 2015; Lamentowicz et al., 2019).

En réalité, chacun de ces cas d'études basés sur les trajectoires linéaires (Tableau 4.3) est peu probable, en raison de la variabilité dans les régimes climatiques. Certes, des tendances générales à long terme, comme la hausse des températures, peuvent être résumées comme des trajectoires linéaires, mais de fait les variations inter-annuelles à plus courte échelle temporelle peuvent masquer ces tendances générales. De plus, ces variations peuvent ne pas être coordonnées entre les régimes de température et de précipitation. Mais, c'est l'enchaînement des réponses des tourbières à ces évolutions

à plus courte échelle (environ 10 ans) qui détermine la trajectoire générale de la tourbière sur cent ans. Malgré une grande capacité d'adaptation, de résilience et de résistance par le système tourbeux, certaines interactions entre les températures et les précipitations forcent la tourbière à transgresser des seuils – notamment lorsque les températures sont élevées et qu'il y a un changement rapide dans les précipitations après 10 ans ou plus de leur augmentation constante.

#### 4.5.3 La résistance et la résilience des tourbières

Nous avons vu que les tourbières d'EIBJ semblent bien loties pour faire face aux changements climatiques d'un point de vue de fonctionnement éco-hydrique. Mais cela ne signifie pas qu'elles évolueront en s'adaptant aux nouvelles conditions. Le renouvellement d'espèces comblé avec la redondance des groupes fonctionnels permet de maintenir leur fonctionnement sous des conditions climatiques différentes (Lamentowicz et al., 2019), mais cela dépend des capacités de migration, d'adaptation et de dispersion des espèces (Nogués-Bravo et al., 2018; Vellend, 2016).

Comme mentionné plus haut, la diversité et la complexité des interactions entre mécanismes autogènes confèrent à la tourbière de remarquables capacités d'adaptation (Górecki et al., 2021). D'autres facteurs moins bien connus peuvent adoucir les effets de la sécheresse et aider au maintien de la stabilité de la tourbière. Une grande épaisseur de la tourbe avant dessiccation peut agir comme une assurance de stabilité à cause d'un stock d'eau plus important (Dixon et al., 2017; Moore et al., 2021). Le processus de *Mooratmung* (respiration de la tourbe ou *bog breathing*) permet à la tourbière, grâce à des oscillations qui dépassent parfois 30 cm, de baisser et de monter la surface de la tourbe par rapport au niveau de l'eau pour maintenir stable l'acrotelme (O'Neill et al., 2022; Price & Schlotzhauer, 1999; Rydin & Jeglum, 2013). L'action

capillaire de la tourbe tire l'eau vers la surface et aide aussi au maintien de l'acrotelme (Goetz & Price, 2016). Ces phénomènes ne sont pas spécifiques à une espèce végétale, mais sont la résultante de nombreuses boucles de rétro-action internes et autogènes.

#### 4.5.4 La fiabilité des résultats et perspectives

Le modèle DigiBog avec son prototype a servi d'outil pour explorer des réponses possibles d'une tourbière hypothétique aux conditions de forçage climatiques. Le premier défi se trouvait dans la calibration des modèles : même la calibration des modèles climatiques régionalisés s'est avérée difficile en raison d'un manque de données historiques. Dans le cadre du modèle DigiBog, il manquait la calibration de tous les paramètres par des données issues du territoire d'étude. Rappelons-nous que le modèle, d'abord calibré pour les tourbières océaniques et tempérées, a été ajusté pour produire un prototype après 7 000 itérations au climat constant, correspondant aux caractéristiques des tourbières observées en EIBJ.

En raison même de l'imprécision des MCR et de la grande complexité des processus autogènes dans les tourbières, il ne serait pas inutile de réfléchir à l'incorporation d'une approche plus probabiliste (Bertrand et al., 2021). Cette approche probabiliste nécessite néanmoins des données de terrain pour faire la calibration des matrices de probabilité du modèle, et elle permettrait d'ajouter une part d'aléatoire dans le modèle. Un pan d'aléatoire vient du fait que l'évolution d'une tourbière n'est pas toujours liée aux facteurs allogènes. Occasionnellement, les ajustements dans le fonctionnement éco-hydrique peuvent advenir tout simplement (Lavoie et al., 2013) d'un rééquilibrage entre processus autogènes tels que la productivité et la profondeur de nappe (Swindles et al., 2012).

D'autres aspects ignorés par le modèle sont l'influence de la végétation sur la minéralisation, les oscillations de la porosité par le *Mooratmung*, et le recyclage des nutriments, notamment l'influence de la nappe sur ces cycles (Macrae et al., 2013) et leurs effets en retour sur la végétation. Le prototype traite la connectivité hydrologique sur la base d'évacuation de l'excédent en eau, en ignorant la connectivité hydrologique avec les aquifères environnants au sein du bassin versant (Ferlatte et al., 2015). Les écoulements latéraux et verticaux dépendent des caractéristiques géo-morphologiques et de la connectivité au réseau hydrologique dans lequel s'inscrit une tourbière. La connectivité hydrologique du bassin versant n'est pas stable dans le temps, mais varie en fonction des températures, des précipitations, de l'évapotranspiration, du type de tourbière, des dates de fonte de neige et des dates de dégel (Balliston & Price, 2022), et ces modulations ne sont pas sans incidence sur la tourbière elle-même. Certes, notre décision de restreindre le modèle au fonctionnement estival ignore ces évolutions saisonnières, mais elle nous a permis de réduire la complexité due à ces changements et de nous concentrer sur les modulations spécifiques à la période estivale, qui est reconnue comme la saison ayant le plus d'influence sur la connexion ou la disjonction entre la tourbière et le réseau hydrologique (Balliston & Price, 2022). Ce sont ces conditions estivales qui pilotent également la minéralisation, la productivité et l'évapotranspiration.

#### 4.6 Conclusion

En conclusion, les précipitations estivales sont la clé de l'avenir des tourbières d'EIBJ sans pour autant ignorer l'effet des températures. Le niveau de la nappe, un élément important pour le fonctionnement des tourbières, est assez sensible aux variations des précipitations, mais le système permet d'absorber des aléas extrêmes sur de courtes périodes de quelques années. La hausse des températures a un effet stimulant sur la

productivité et les taux de décomposition, mais son influence est compromise par les précipitations. Enfin, des changements importants dans le régime des précipitations à l'échelle d'environ 10 ans – ex. une augmentation importante et soutenue – pourraient suffire à rapprocher la tourbière d'un seuil de basculement, et à augmenter ses risques d'effondrement au profit d'une succession vers un autre écosystème totalement différent.

Rappelons que la nappe d'eau est essentielle pour déterminer la décomposition de la matière organique et la composition des communautés végétales, même s'il y a parfois une dette d'extinction ou un délai entre les changements environnementaux et ceux des végétaux en raison de leurs degrés de résilience (Bertrand et al., 2011; Figueiredo et al., 2019; Tilman et al., 1994). La nappe influence également la productivité végétale et les cycles géochimiques, comme le cycle de carbone, par la capacité du système à servir de puits ou de source de carbone (Belyea & Malmer, 2004). D'un point de vue botanique, les communautés de plantes des tourbières en EIBJ seront amenées à évoluer pour s'adapter aux nouvelles conditions imposées par la position de la nappe. Avec une nappe plus basse, des plantes de muskegs ou de tourbières ombrotrophes seraient favorisées, créant ainsi des tourbières plus ombrotrophes, sauf dans le cas d'une nappe trop basse, laissant le milieu s'assécher pour évoluer plus vers une forêt.

Certes les différences entre les simulations climatiques issues des MCR soulignent la grande incertitude qui règne quant aux prévisions du climat pour la région (*cf.* Figure 4.4), mais elles peuvent aussi souligner le fait que les effets du climat à petite échelle peuvent être très différents de l'effet général (Rydin & Jeglum, 2013). Nous nous sommes concentrés sur les tendances générales à l'échelle d'un siècle, mais nous avons remarqué que des processus liés aux facteurs allogènes et autogènes peuvent opérer à des échelles de temps plus courtes, de 10 à 20 ans, et que, très

probablement, l'enchaînement de ces processus peut amener la tourbière à évoluer vers une trajectoire différente de la tendance générale.

Ces facteurs allogènes comprennent les facteurs climatiques, mais des caractéristiques topographiques, hydrologiques, végétales et même anthropiques peuvent aussi influencer l'avenir des tourbières à l'échelle locale. Dans une situation non seulement de changements climatiques, mais aussi de changements d'activités humaines (augmentation des activités minière, hydro-électrique et de tourisme), la connaissance du fonctionnement éco-hydrique des tourbières et des scénarios possibles devient un atout pour réussir à la fois la conservation de la biodiversité et le soutien d'une économie durable pour la région.

Les défis de ce travail se trouvent principalement dans la calibration du modèle, mais c'est un problème connu des modèles récents en hydrologie des tourbières (Dixon et al., 2017). Certes, c'est un premier travail de cette nature pour la région d'EIBJ, mais il met en exergue les déficiences de nos connaissances écologiques, hydrologiques et climatologiques. Ce travail a aussi démontré l'importance et le risque des points de basculements, ce qui souligne la nécessité d'améliorer les outils de modélisation et de prédiction afin de mieux identifier les conditions propices aux basculements. Pour améliorer le modèle proposé, il sera nécessaire de mieux comprendre les processus d'évapotranspiration et leur interaction avec les changements climatiques, les effets des changements de saisons sur le bilan hydrologique d'une tourbière, la connectivité hydrologique au sein d'un bassin versant ainsi que l'influence et les réponses des groupes fonctionnels de végétaux aux changements de nappe et de climat.





## CHAPITRE 5

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Cet exercice de doctorat nous a permis de « plonger les pieds » dans de nombreuses tourbières d'Eeyou Istchee Baie-James en territoire cri et anicinape (dit anichinabé) et d'en apprécier la beauté. Notre souhait principal est donc de rendre aux peuples cri, anicinape, jamésien, québécois et canadien les résultats et conclusions de ce travail de recherche. Il a été question dans un premier temps de déterminer les facteurs pilotes des communautés de plantes des tourbières, que ceux-ci soient environnementaux, biotiques, stochastiques ou autres. La taille du territoire a permis d'aborder la question de l'influence de l'échelle spatiale d'une manière qui a rarement été proposée auparavant. De plus, différents facteurs environnementaux ont été étudiés en détail pour déterminer leur influence sur la distribution des espèces et les groupes taxinomiques. À la lumière de ces résultats, l'élaboration de scénarios a aidé à imaginer les visages futurs et éventuels des tourbières d'EIBJ. À quoi pourront-elles ressembler à l'horizon de 2100 ?

Des faits inattendus ont été relevés dans cette recherche sur la végétation des tourbières, ce qui souligne la particularité de ce territoire et l'importance de vérifier l'imputabilité des informations obtenues d'autres régions du monde avant de les appliquer plus localement.

En premier lieu, l'hypothèse de l'importance des facteurs environnementaux à l'échelle régionale n'a pas été retenue, à l'exception de la partie la plus septentrionale du territoire. Ce résultat, quoique surprenant en raison de la thèse classique sur l'importance des facteurs abiotiques dirigeant l'assemblage des communautés (cf.

Braun-Blanquet, 1928), doit toutefois être nuancé, car il se peut que les effets de ces facteurs soient incorporés à d'autres échelles spatiales ou d'autres facteurs d'assemblage. Ces résultats peuvent aussi être occultés par d'autres types de facteurs comme ceux de la stochasticité.

À l'échelle du paysage, la grande importance des facteurs biotiques, dont la facilitation et la compétition, suggère que la structuration des communautés est fortement influencée par les interactions entre espèces, plus que par les facteurs abiotiques. Cependant, le taux élevé de renouvellement entre les communautés suggère – et en raison d'une absence notable de facteurs abiotiques – qu'il s'agisse d'une structuration par groupe fonctionnel. Des espèces remplissant le même rôle écologique sont alors interchangeables ou autrement dit, le remplacement d'espèces est important entre sites, tandis que le remplacement de la diversité fonctionnelle demeure faible (de Bello et al., 2009; Whittaker, 1972). Toutefois, il convient de retenir que nos résultats n'ont pas démontré l'absence totale de l'influence des facteurs environnementaux, mais seulement que leur influence est moins évidente que celle attendue.

Deuxièmement, la distinction entre classes de tourbières, ou entre communautés végétales, n'était pas aussi évidente que nous l'avions prévue, mais c'est un problème récurrent dans la littérature, surtout en ce qui concerne les tourbières acides. Les mots *tourbière ombrotrophe* et *tourbière faiblement minérotrophe* sont souvent employés, mais il est difficile de distinguer ces habitats sur les bases de la végétation et de la composition chimique de l'eau (Hájek et al., 2006; Tahvanainen, 2004; Wheeler & Proctor, 2000). En plus, l'appellation de *tourbière faiblement minérotrophe* (*poor fen* en anglais) est appliquée à des situations différentes selon les auteurs (Dieleman et al., 2015; Magnan et al., 2021; Sims et al., 1982; Vitt et al., 1995). Selon les divers critères de *tourbière faiblement minérotrophe*, il s'agit pratiquement de l'ensemble de nos *tourbières ouvertes méridionales* (SOP) et *tourbières ouvertes septentrionales* (NOP)

qui pourraient être regroupées dans cette catégorie ; or nous avons démontré les différences notables entre communautés d'espèces. Même nos NOP sont souvent considérées comme des *tourbières faiblement minérotrophes* et *oligotrophes* (Magnan et al., 2021; Payette, 2001) alors qu'elles sont principalement dominées par les sphaignes, sans arbustes ni arbres, particulièrement acides, et qui présentent curieusement un taux élevé d'azote dissous. Notons que l'acidité et la présence d'éléments nutritifs (par exemple l'azote dissous) des NOP ne correspondent pas aux appellations *minérotrophe* ni *oligotrophe*. De plus, ces sites nordiques sont même parfois ignorés dans les classifications canadiennes (Bridgham et al., 1996; Grondin & Ouzilleau, 1980).

Ce paradigme de terminologie souligne la particularité des tourbières du Plateau central du Nord-du-Québec et à quel point elles sont difficiles à classifier. C'est pour cela que nous avons évité dans le cadre de ce travail d'utiliser les mots « minérotrophe » et « ombrotrophe ». Il aurait été possible de distinguer les SOP des NOP selon une classification basée sur l'acidité (bog contre fen) et la fertilité (c'est-à-dire les nutriments dissous dans l'eau) (Nicholson et al., 1996; Rydin & Jeglum, 2013; Wheeler & Proctor, 2000), mais cela pose des problèmes pour les muskegs qui se retrouvent alors mélangés entre ces deux catégories, tandis que les différences en physionomie et composition végétales sont marquantes (Locky et al., 2005). Rappelons-nous nos observations qui se sont trouvées confirmées tant par la végétation que par les variables environnementales : une différenciation entre tourbières fermées (*muskegs*) et tourbières ouvertes, ces dernières qui se distinguent par la latitude entre tourbières ouvertes méridionales (SOP) et tourbières ouvertes septentrionales (NOP). Selon Wheeler (2000), les SOP sont des tourbières de fen oligotrophes et les NOP sont des tourbières de bog mésotrophes.

En outre, notre classification basée seulement sur la végétation (Chapitre 2), puis validée par l'analyse des variables environnementales (Chapitre 3), n'a pas permis de signaler des tourbières de type bog oligotrophes, autrement dit les tourbières ombrotrophes. Il se peut que des tourbières de cette nature soient présentes, mais mélangées entre les classes de Muskegs et de NOP. Ces tourbières se distinguent généralement par une absence d'espèces considérées plutôt minérotrophes (Locky et al., 2005; Rydin & Jeglum, 2013). Notre méthodologie s'est surtout focalisée sur les espèces présentes et indicatrices et pas les espèces absentes, faisant partie de la *diversité noire* (*dark diversity* en anglais) (Lewis et al., 2017; Pärtel et al., 2011), c'est-à-dire la diversité qui n'est pas présente dans un lieu donné.

Troisièmement, l'hypothèse de l'importance de la nappe d'eau pour les espèces n'était pas aussi manifeste que nous l'avions espérée. Contrairement à la thèse largement acceptée sur l'importance de la nappe, modélisée par le modèle diplotelmique (Ingram, 1978), nos résultats montrent, comme expliqué plus haut pour l'ensemble des facteurs environnementaux, que le niveau de la nappe n'a qu'une influence minimale sur la végétation, mais que très probablement son influence est indirecte par le biais d'autres facteurs. En même temps, l'observation d'une domination de la structure de la végétation sur l'organisation des communautés renforce l'hypothèse de la facilitation entre les espèces des tourbières, ou d'autres types d'interactions biotiques.

En dernier lieu, l'absence d'une influence de la composition chimique de l'eau sur la distribution des sphaignes surprend : on s'attend à ce qu'il y ait au moins un lien avec les gradients de pH ou de calcium (Tahvanainen, 2004; Vitt & Chee, 1990). Cependant, l'influence de la qualité de l'eau attestée sur les trachéophytes correspond davantage aux attentes (Campbell & Rochefort, 2001). L'absence d'effet sur les sphaignes, serait-elle due à un gradient de minérotrophie trop restreint pour observer les extrêmes ? Il est vrai que la région ne semble pas avoir une grande diversité de types de tourbières ;

aucune vraie tourbière minérotrophe riche n'a été observée. Peut-être les conditions générales de l'eau du territoire sont-elles idéales pour les sphaignes : une eau relativement acide et un climat froid et relativement humide pendant la saison de croissance (Shaw, Devos, et al., 2010). La géologie et les dépôts de surface semblent jouer des rôles importants dans la composition chimique générale de l'eau, car seules les tourbières identifiées comme *tourbières ouvertes méridionales*, correspondant à des *tourbières minérotrophes pauvres*, à pH entre 4.5 et 6 (Sjörs, 1950), se trouvent sur les dépôts légèrement carbonatés des crues de Cochrane (Hardy, 1977).

### 5.1 Limitations et leurs conséquences

Plusieurs limitations ont été rencontrées pendant ce projet de recherche. En premier lieu, c'est le faible taux de variance expliqué dans toutes les analyses, dépassant rarement 30 % de la variance totale. Ce taux est très certainement dû au fait que les communautés végétales sont assez différentes les unes des autres, comme le soulignent les taux de renouvellement d'espèces entre communautés (diversité  $\beta$ ), d'environ 50 % (Indice de Jaccard de similarité). Ce faible taux de variance expliquée et le taux de renouvellement élevé donnent à penser que des facteurs non déterministes ou stochastiques sont également à l'œuvre (Måren et al., 2018). Cependant, établir la preuve de la stochasticité ne relève pas d'un défi facile, car les signes de stochasticité peuvent être reliés ou cacher des effets de la contingence historique (incluant les perturbations aléatoires et les événements de dispersion) ou d'autres variables environnementales non mesurées (García - Girón et al., 2022; Hubbell, 2001; Jia et al., 2020).

Notre méthodologie de randomisation a été choisie en raison de son utilité pour identifier les différents signes d'assemblage. L'observation des signes de divergence

est reconnue comme une preuve des effets de sélection ou de filtrage par des facteurs environnementaux – observables par la divergence (Stegen et al., 2013). Il a donc été possible de distinguer ces facteurs de ceux appartenant à la stochasticité, reconnaissable par une distribution aléatoire. En revanche, les effets de la contingence historique de chaque communauté n'ont pas été explicités dans ce travail, et il se peut que la distribution aléatoire observée dans les données soit en fait le résultat de deux processus antagonistes et équilibrés.

Évoquer l'historique des communautés rencontre une autre limitation : celle de l'« image instantanée et ponctuelle » des communautés (Barbé, 2016; Fenton & Bergeron, 2013). Les types de processus qui influencent l'assemblage des communautés ne sont pas statiques, mais évoluent dans le temps. (Chase, 2010; Figueiredo et al., 2019). La stochasticité des événements perturbateurs, ainsi que l'état avant et après perturbation des pools d'espèces, de la méta-communauté, des capacités de dispersion, de la productivité locale (reliée à l'étendue des niches) sont autant de facteurs qui influencent la place de la stochasticité (Chase, 2003). La dérive des populations relève également de la stochasticité, de la probabilité et des dynamiques de populations, et ces dernières ne sont pas statiques dans le temps non plus (Stegen et al., 2013).

Lors de la modélisation, nous avons employé une approche déterministe qui gère difficilement la stochasticité ; or cette importance de l'aléatoire dans le fonctionnement éco-hydrique semble avoir une importance sur l'évolution des tourbières et leurs réponses aux changements. De plus, l'imprécision dans les données climatiques de forçage et les données existantes utilisées pour calibrer le modèle ont ajouté une autre difficulté à la modélisation et à l'interprétation des résultats. L'accroissement de l'incertitude avec le temps de simulation est très probablement la conséquence de cette stochasticité écologique et d'autre part de l'imprécision dans les données. Certes,

l'amélioration du modèle nécessitera l'acquisition de connaissances sur plusieurs processus (ex. l'interaction entre température et décomposition, l'influence du groupe taxinomique sur la matière organique, l'évapotranspiration, la gestion des eaux et bien d'autres), mais l'incorporation d'une approche probabiliste apporterait une meilleure prise en compte du bruit (Bertrand et al., 2021). En attendant ces améliorations, le modèle utilisé dans ce travail a toutefois permis d'explorer des possibilités et de dresser un premier constat des évolutions possibles des tourbières d'EIBJ.

Enfin, le choix des échelles spatiales repose sur les objectifs à atteindre, mais en même temps, tout choix est limitant, car la biodiversité est structurée à travers de nombreuses échelles spatiales du niveau génétique jusqu'aux biomes planétaires (Bellard et al., 2012; De Meester et al., 2016; Vellend, 2010). Dans ce projet de recherche, plusieurs échelles ont été prises en compte, mais celle de la micro-topographie a été ignorée en raison d'un objectif de départ visant l'ensemble du territoire. Par conséquent, ses effets sur la diversité et l'organisation des éléments physiques des tourbières (Asada et al., 2003; Campbell & Rochefort, 2001) n'ont pas été pris en compte. Des tendances générales ont été décrites dans ce projet à l'échelle du territoire et une amélioration de ces connaissances sera atteinte par une meilleure compréhension de ce gradient micro-topographique.

## 5.2 Perspectives de recherche et retombées

### 5.2.1 Développements théoriques

Les limitations évoquées précédemment amènent naturellement d'autres questions. Les processus d'assemblage de stochasticité et de facilitation, peuvent-ils être mieux

compris ? Certainement ! L'analyse des différents types de diversité (fonctionnelle, phylogénétique et taxinomique) et leur structuration à travers les échelles spatio-temporelles fournissent des informations différentes concernant les processus en cours (Fukami et al., 2005). L'utilisation des modèles nuls s'avère très efficace, mais le succès dépend de la qualité des hypothèses et de l'interprétation des résultats en raison de la complexité des interactions entre facteurs et processus (Götzenberger et al., 2012). L'analyse d'autres échelles spatio-temporelles pourrait fournir de nouveaux éclaircissements, surtout en ce qui concerne les échelles génétiques et micro-topographiques.

En réponse à la limitation par une « image instantanée » et à celles rencontrées lors de la modélisation, il est évident que la répétition des collectes de données est essentielle pour suivre le déploiement des interactions entre processus et pour comprendre les évolutions écologiques et biologiques. Le seul fait que les tourbières d'EIBJ fassent partie d'une des plus grandes régions de tourbières au monde nous interpelle sur la nécessité de continuer l'approfondissement de nos connaissances. Les publications traitant des rôles de ces tourbières dans les cycles biogéochimiques et hydrologiques (Balliston & Price, 2022; Magnan et al., 2021; Philben et al., 2015; Ulanowski & Branfireun, 2013), et des évolutions historiques par l'approche paléoécologique (Loisel & Garneau, 2010; van Bellen et al., 2018) sont en augmentation. Cependant, ces avancées scientifiques n'abordent pas en profondeur les communautés végétales, leurs successions, leurs interactions avec les autres parties du système tourbeux, ni le compartiment microbien. Des efforts coordonnés seront nécessaires pour continuer à suivre ces communautés et renforcer par des mesures de gestion appropriées les capacités d'adaptation aux changements futurs, et imminents.

Des preuves de changements récents au sein des tourbières (Magnan et al., 2021; Zhang et al., 2022) suggèrent que ces milieux suivent déjà une trajectoire d'adaptation et



d'évolution. Ces résultats corroborent nos résultats de modélisation et ceux issus des expériences contrôlées (Malmer et al., 2003; Vicherová et al., 2017), suggérant l'apparition de signes évidents de basculement vers des systèmes plus ombrotrophes et arborés dès 2025, selon le scénario RCP 8.5. Mieux comprendre ces changements exige des efforts continus et répétés pour étudier ces milieux. Ce n'est qu'avec la collecte de données, répétée dans le temps, que les tendances et l'effet de l'échelle temporelle deviennent évidents.

D'autre part et davantage un avertissement qu'une question, l'exposition de l'importance des facteurs non environnementaux appelle à l'exploration d'autres pistes pour expliquer l'assemblage des communautés. Par leurs capacités élevées de résilience, de résistance et d'adaptation, les systèmes tourbeux sont complexes, et offrent une situation unique d'étudier les effets à long terme de l'interaction et du déroulement temporel des facteurs déterministes (biotique et abiotique) et stochastiques (dispersion, effets prioritaires et dérive des populations) (Stegen et al., 2013), et en lien avec différents groupes taxinomiques (en plus de la flore, les invertébrés et vertébrés aussi). Autrement dit, les interactions entre les effets de temporalité, de spatialisation et les caractéristiques biologiques des communautés d'espèces sont complexes et très variées (Fenton & Bergeron, 2013; Måren et al., 2018; Wang et al., 2019), mais l'ensemble de ces interactions contribue au fonctionnement global du système tourbeux, en lien avec l'importance des facteurs abiotiques. Clairement, la discipline de l'écologie des communautés n'a pas atteint ses limites, et les recherches récentes qui cherchent à mettre en place un cadre conceptuel, pour intégrer les différents concepts et théories existants, continuent à faire leur chemin. Le système tourbeux constitue un cas d'étude privilégié dans des conditions extrêmes pour explorer les limites de différents modèles de pensées.

## 5.2.2 Recommandations pour l'aménagement du territoire et la conservation des écosystèmes

### 5.2.2.1 L'urgence d'agir

Les répercussions de la présence de l'homme sur la biodiversité à tous les niveaux vont en augmentant (Crutzen, 2002; Steffen et al., 2015; Waters et al., 2016) et démontrent l'importance de réfléchir à des mesures durables de gestion et de conservation des ressources, des paysages et de la biodiversité sous toutes ses formes. Les tourbières du Canada, et surtout celles d'EIBJ, ont jusqu'à récemment été relativement épargnées par les interventions humaines directes ; l'estimation de l'étendue de l'impact de l'homme sur les tourbières canadiennes est probablement inférieure à 10 % (Poulin et al., 2004). Le développement économique en EIBJ depuis le milieu du XX<sup>e</sup> siècle est principalement lié aux activités hydro-électriques, minières et d'éco-tourisme (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2011). La création de réserves hydrologiques pour la production de l'hydro-électricité représente encore aujourd'hui la principale cause de destruction des tourbières au Québec (Poulin et al., 2004), prenant en compte le fait que la plus grande majorité des centrales de production d'hydro-électricité se trouve en EIBJ. Les effets de la construction des routes sur les tourbières sont peu documentés, mais tout porte à croire qu'ils ne sont pas négligeables (Miller et al., 2015). Malgré ces menaces qui pèsent sur elles, les tourbières restent globalement peu influencées par l'homme, probablement en raison de leur éloignement des endroits à haute densité humaine (Lilleskov et al., 2019).

Etant donné que les tourbières jouent un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques de la planète, il est plus que nécessaire, dans un contexte de changements climatiques, afin d'en enrayer les effets potentiellement néfastes, de développer des stratégies de développement durable et de gestion de ces paysages.

Selon nos modélisations, des changements dans le fonctionnement éco-hydrique pourraient devenir très visibles dès 2025, ce qui correspond à aujourd'hui – nous sommes déjà en 2023 – et pas à un avenir lointain. L'augmentation observée de manière fulgurante de l'incertitude dans les scénarios futurs de niveau de nappe des tourbières d'ici 2100 indique que les systèmes risquent de devenir de plus en plus chaotiques dans leurs réponses aux changements. Une interprétation d'une variance accrue dans les indicateurs d'un système écologique est un risque imminent de basculement de système (Carpenter & Brock, 2006). Si nous acceptons cette interprétation, les tourbières vont avoir de plus en plus de mal à résister aux changements, et certaines vont vraisemblablement basculer vers des systèmes plus mésiques et moins humides.

#### 5.2.2.2 Pistes à explorer

Comprendre les effets directs du climat sur la végétation des tourbières est important (Loreau et al., 2001), mais les tourbières sont des systèmes à multiples facettes et elles ont dû faire preuve de résilience par le passé, en montrant des capacités d'adaptation importantes qui comprennent des évolutions de cortèges floristiques, afin de maintenir le système tourbeux (Swindles et al., 2012; van Bellen et al., 2013). Donc, les dynamiques de successions des communautés de biodiversité de tourbière sont intégralement reliées à la capacité adaptative des tourbières. L'homme a alors la responsabilité, lors de l'élaboration de mesures de gestion durable des ressources, de comprendre ces dynamiques de successions (Måren et al., 2018) et leur rôle dans le fonctionnement éco-hydrique.

En raison du potentiel stochastique de remplacement des espèces au sein d'un groupe fonctionnel d'espèces organisé sur des bases déterministes (Fukami et al., 2005),

l'analyse de ces successions pourrait être facilitée par une approche par groupe fonctionnel plutôt que par la richesse spécifique (Figueiredo et al., 2019). Développer des approches visant la préservation de la richesse spécifique, au sein des groupes fonctionnels, visera l'assurance contre la dérive des populations, l'érosion génétique et la dette d'extinction d'espèces (Figueiredo et al., 2019; Loreau et al., 2003; Tilman et al., 1994). Par ce même geste, ces approches pourront être bénéfiques aussi pour les services rendus à l'homme (Kimmel & Mander, 2010).

L'importance de la profondeur de la nappe, c'est-à-dire l'épaisseur de l'acrotelme, est largement reconnue comme la clé de voûte des fonctionnements écologique, hydrique, biologique et géo-chimique des tourbières. Nos modèles prédisent une augmentation généralisée des acrotelmes à travers le territoire qui ne sera pas sans conséquence sur les communautés végétales (Dieleman et al., 2015). Même si ces changements généraux ne prédisent pas de changement majeur dans le fonctionnement général des tourbières au sein du paysage, ils augmentent le risque d'incendie qui pourrait avoir des conséquences notables sur la succession des végétaux et les différents types de fonctionnement écosystémique (Kettridge et al., 2015). Le maintien des écosystèmes tourbeux résultera alors d'une interaction délicate entre les températures, les précipitations, l'hydrologie du bassin versant, les communautés de plantes et celles de micro-organismes nécessaires à la minéralisation. Les baisses de précipitations représentent un danger pour l'avenir des tourbières, mais ce danger pourra être amorti selon la durée de la baisse, la connectivité hydrique au sein du bassin versant (Balliston & Price, 2022) et – dans le cas des tourbières de bassin sans connectivité hydrique – le stock d'eau présent dans le catotelme (Dixon et al., 2017). En somme, une meilleure connaissance de l'hydrologie du territoire est nécessaire à tous les niveaux spatiaux.

Enfin, et plutôt une mise en garde qu'une discussion autour des résultats de ce projet de recherche, l'augmentation de la pression anthropique sur ces écosystèmes oblige à

commencer à incorporer la présence humaine dans les modèles de gestion et de conservation (Gallopín, 2006; Harrington et al., 2010). Malgré leur caractère inhospitalier dans l’imaginaire populaire, les tourbières sont des milieux fréquentés par l’homme depuis très longtemps. Celles d’EIBJ ne dérogent pas à cette observation. Donc, tout projet d’aménagement du territoire doit se forger avec la collaboration active des acteurs qui dépendent de ces milieux. Ce sont des milieux fascinants par leur complexité et par leurs nombreuses facettes, et nous avons tant à gagner en améliorant nos connaissances sur la biodiversité, le fonctionnement écosystémique et les besoins de l’homme.

### 5.3 Quelques hommages aux plantes des tourbières

Pour clore cette thèse, et malgré les différentes digressions que ce projet de recherche a pu générer, il semble approprié de terminer en mentionnant des espèces notables observées. Après tout, il s’agit d’un projet de recherche sur la botanique, donc laissons le dernier mot à nos chers compagnons de route chlorophylliens, afin de leur rendre la place et la reconnaissance qu’ils méritent. Nombre d’entre eux ont vécu des millénaires avec le pied dans l’eau froide et la tête (le *capitulum*) entourée de mouches, tandis que nous, pauvres humains, cherchons à donner un sens à une vie tellement brève en comparaison ! Il ne s’agit pas ici de dresser une liste exhaustive des espèces rares, mais simplement de souligner quelques découvertes intéressantes.

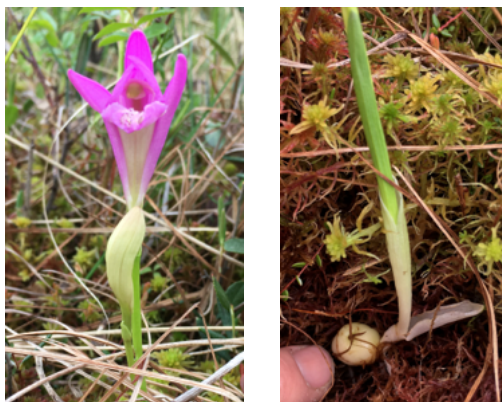
5.3.1 *Arethusa bulbosa* Linnaeus, Orchidacées

Figure 5.1 La fleur et le corne bulbeux d'*Arethusa bulbosa* dans la région de Casa Berardi, 26 juin 2019.

Cette espèce a été observée à deux reprises, malgré les difficultés d'observation dues à un cycle de vie très court. Une première observation de quelques individus a été faite le 4 juillet 2018 (49,47°N ; 79,01°W) et la seconde le 20 juin 2019 avec de 10 à 20 individus (49,66°N ; 79,31°W). Son cycle de vie très court, de seulement quelques semaines, commence à peu après la disparition des dernières neiges. Elle a été observée dans des conditions de faible minérotrophie, avec un pH élevé pour la région, généralement  $> 5$ , et dans des buttes à sphaignes faiblement denses. Les deux endroits sont des milieux à écoulements latéraux d'eau, donc une absence d'ombrotrophie stricte. Situés sur les dépôts des crues de Cochrane, ces sites sont présents dans un rayon de 20 km autour de la mine de Casa Berardi. Face à un nombre croissant d'observations de cette espèce, elle a été retirée de la liste des plantes susceptibles d'être désignées comme menacées ou vulnérables en 2013 (Martineau, 2022).

5.3.2 *Calypogeia sphagnicola* (Arnell & J.Perss.) Warnst. & Loeske,  
*Calypoceciacées*

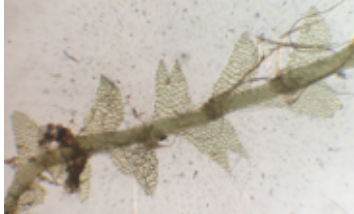


Figure 5.2 Exemple de *Calypogeia sphagnicola* récolté dans la région de Renard le 18 août 2018.

Cette petite hépatique s'observe le plus souvent parmi les sphaignes des buttes, dans des conditions légèrement humides et ombragées, à environ 19,4 cm au-dessus d'une nappe d'eau acide et entre 3,5 et 5 de pH. Elle n'a pas été observée dans les tourbières ouvertes méridionales, de type faiblement minérotrophe à Casa Berardi, mais à environ 300 reprises au cours de cette étude, principalement dans des tourbières ouvertes et septentrionales. Ces observations confirment la présence de cette espèce, qui jusqu'alors n'a pas été mentionnée pour l'EIBJ. La carte de répartition selon Bryoquel en janvier 2023 (Faubert et al., 2014+), se voit alors complétée par des observations plus méridionales et quelques autres au Nunavik, dans le Golfe de Richmond.

5.3.3 *Fuscocephaloziopsis leucantha* (Spruce) Váňa & L.Söderstr.,  
Cephaloziacées

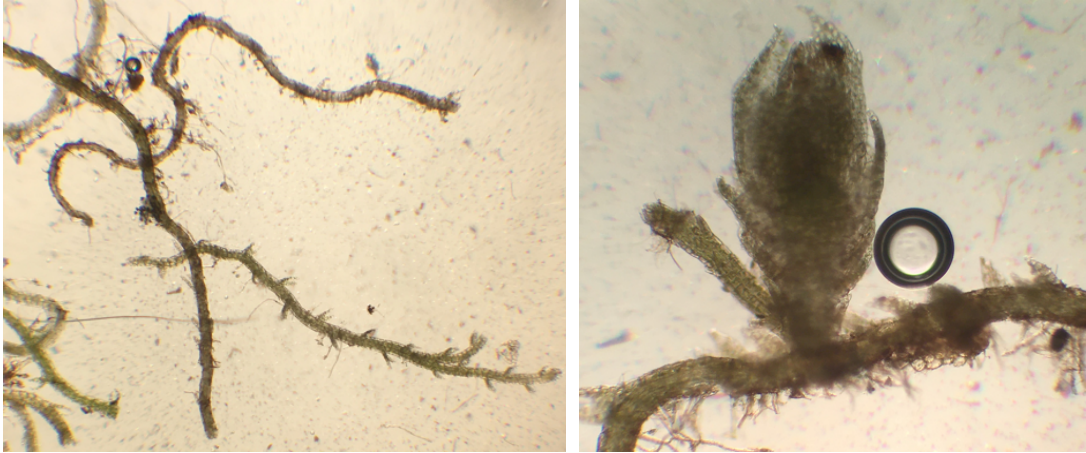


Figure 5.3 Exemple de *Fuscocephaloziopsis leucantha* récolté dans la région de Renard le 14 août 2018.

Observée une dizaine de fois dans quatre sites autour de la mine Renard, au pied des Monts Otish, la présence de cette hépatique minuscule a été confirmée dans le centre nord du Québec, entre deux populations jusqu'alors disjointes, faute d'observation intermédiaire. Malheureusement, elle ne formait pas de colonie importante, donc l'identification en a été difficile et il reste une certaine incertitude. Elle a été observée sous une variété de conditions micro-climatiques, généralement à 10 cm au-dessus de l'eau ayant un pH entre 4,0 et 4,6. L'exposition était mi-ombragée, mais avec une grande variabilité et l'humidité était plutôt forte. Le substrat était de deux sortes : des bases fibreuses de carex ou des dépressions ou trous de tourbe. À deux reprises, l'espèce a été observée sur du bois mort.



5.3.4 *Pohlia sphagnicola* (Bruch & Schimp.) Broth., Mniacées

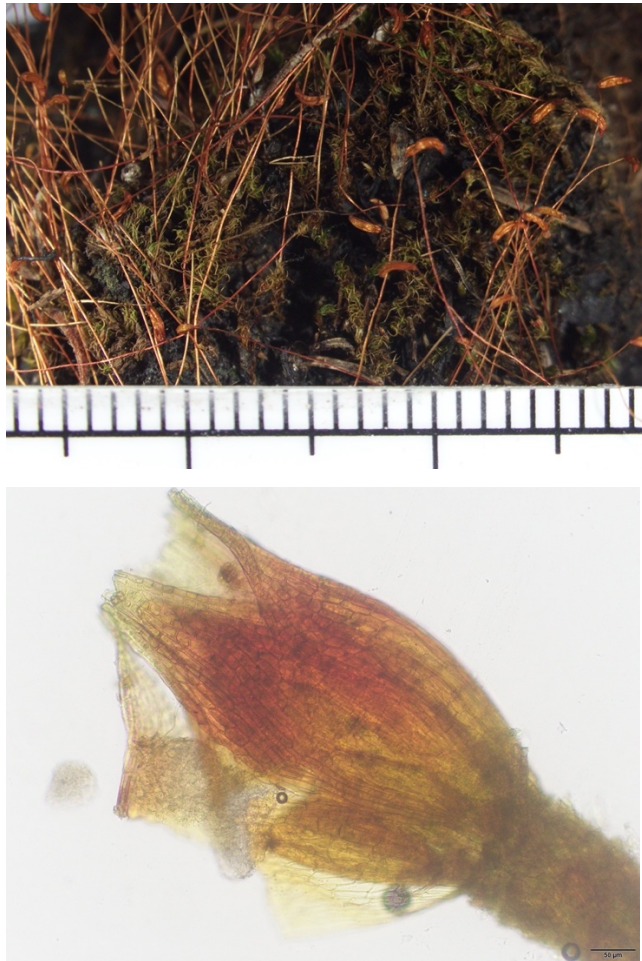


Figure 5.4 Exemple de *Pohlia sphagnicola* récolté dans la région de Renard le 14 août 2018. À droite on peut distinguer les anthéridies couvertes par les feuilles périchétiales, comme preuve de la sexualité dioïque de l'espèce.

Comme pour *Calypogeia sphagnicola*, *P. sphagnicola* n'a pas encore été renseigné pour le territoire. Il s'agit d'une espèce ayant une similarité déroutante avec *Pohlia nutans* et *P. elongatum*. Seule l'observation certaine de sa sexualité dioïque permet de la distinguer avec certitude des deux autres espèces (identification confirmée par M. Robert Gauthier). Pendant ce travail, nous nous sommes permis d'utiliser également

le critère de la longueur des cellules de la partie distale des feuilles, mais fort heureusement, le caractère dioïque a été confirmé pour quatre échantillons répartis entre le sud et le nord du territoire d'étude. Ces observations ont identifié une position à environ 17 cm au-dessus de l'eau ayant un pH autour de 4,5, une exposition légèrement ombragée et une humidité moyenne, dans un milieu à peine plus sec que pour *Calypogeia sphagnicola*.

### 5.3.5 *Lophozia longiflora* (Nees) Schiffn, Lophoziacées

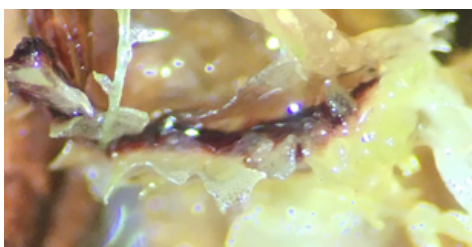


Figure 5.5 Exemple de *Lophozia longiflora* avec *Calypogeia sphagnicola*, récoltée dans la région de Nemaska le 23 juillet 2018.

C'est une espèce considérée rare au Québec, avec un statut de risque très élevé d'extirpation (SI) (Tardif et al., 2019), mais il se peut que l'espèce soit plus présente qu'il n'y paraisse. Nous sommes en train de continuer à vérifier cette identification pour être certaine de ces observations. Actuellement, il y a une poignée d'observations dans le Nord-du-Québec selon Bryoquel en janvier 2023 (Faubert et al., 2014+). Nos observations sont assez nombreuses (56 % des tourbières visitées) et suggèrent qu'elle est très présente dans toute la région, dans les tourbières plutôt ouvertes, mais parfois avec une faible strate arborescente. En moyenne, elle se trouve à 17 cm de l'eau, dans des micro-habitats faiblement ombragés et plutôt humide. L'amplitude du pH de l'eau ne semble pas limitante, entre les pH 4,0 et 5,5. Le substrat est généralement composé de sphaignes vivantes, formant des buttes, dont le support général est souvent un tronc

d'arbre, mais il est possible de rencontrer l'espèce dans des petites dépressions ou indentations des buttes.

### 5.3.6 *Sphagnum tenerum* Sullivant in A. Gray, Sphagnacées

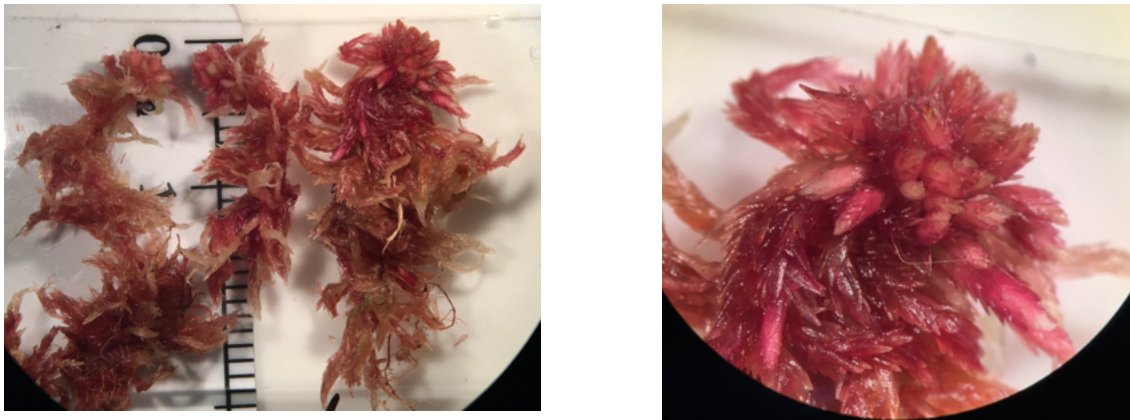


Figure 5.6 Exemple de *Sphagnum tenerum*, récolté dans la région de Renard le 14 août 2018.

Observée une vingtaine de fois, mais souvent dans de faibles quantités, cette espèce discrète aux allures d'autres espèces du groupe *capillifolium*, n'a pas été récoltée dans le sud de l'EIBJ, mais seulement autour de Nemaska et de Renard. Comme la plupart des autres espèces citées ici, il s'agit des premières observations rapportées pour le territoire, entre des populations disjointes et connues plus au nord et plus au sud. Nous avons noté que l'espèce préfère largement les endroits humides, proches de l'eau (environ 7 cm au-dessus de l'eau) et est parfois même légèrement submergée. Le pH de l'eau est généralement entre 4,0 et 5,0. L'exposition est rarement ombragée et l'humidité est élevée. Généralement, l'espèce se trouve sur la tourbe, dans des dépressions, des trous, ou des bas-côtés des buttes de sphaignes. Des analyses génétiques sont en cours pour une dizaine d'individus afin de déterminer l'aire de répartition réelle de l'espèce en Amérique du Nord.

5.3.7 *Sphagnum venustum* Flatberg, Sphagnacées

Figure 5.7 Exemple de *Sphagnum venustum*, photo de Kjell Ivar Flatberg, publiée sur Bryoquel (Faubert et al., 2014+), (NTNU Vitenskapsmuseet license [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), recadrée d'après l'original de Flatberg).

Il s'agit d'une espèce discrète, d'un air délicat, gracieuse et vénustée. Découverte en 2007 au Labrador, quelques observations supplémentaires ont suivi dans le Nord du Québec et en Norvège pour arriver à une dizaine de sites connus à travers le monde. Les observations récentes obtenues dans le cadre de ce projet de recherche et un autre en parallèle (Cerrejón Lozano, 2022) ont clairement identifié l'EIBJ comme un territoire propice à l'espèce avec l'ajout de huit observations nouvelles au sein du Plateau central du Nord-du-Québec. Elle a principalement été observée dans des tourbières ouvertes, mais, occasionnellement, en présence de quelques arbres, avec un pH entre 4 et 5 et une végétation dominée par des herbiers humides et exposés aux sphaignes de la section *Acutifolia*, dont elle partage de nombreuses caractéristiques morphologiques (Flatberg, 2008). Elle ne forme jamais de colonies denses, mais le plus souvent seulement quelques individus à travers d'autres espèces. Sa position phylogénétique n'est pas encore résolue, mais déjà en raison de sa ressemblance avec les espèces de la section, nous pouvons nous demander s'il s'agit soit d'une espèce

relictuelle et apparentée aux espèces du groupe *capillifolium*, soit d'une espèce en voie de spéciation.



## ANNEXE A

### LISTE D'ESPÈCES OBSERVÉES—OBSERVED SPECIES LIST

Table A.1 Species are listed in alphabetical order under each taxonomic group. The full lichen species list can be found in the appendices of the Master's Thesis prepared by Tana Route (2020).

Tracheophytes	Sphagna	Bryophytes s.s.	Liverworts
<i>Alnus incana</i> subsp. <i>rugosa</i> (Du Roi) R. T. Clausen, 1949	<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O.Jensen ex Russow) C.E.O.Jensen, 1896	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr., 1827	<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort., 1822
<i>Amelanchier bartramiana</i> (Tausch) M. Roemer	<i>Sphagnum annulatum</i> Warnstorf, 1898	<i>Barbilophozia sudetica</i> (Nees ex Huebener) L.Söderstr., De Roo & Hedd., 2010	<i>Blepharostoma trichophyllum</i> subsp. <i>trichophyllum</i> (L.) Dumort., 1835
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) K.Koch, 1869	<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen, 1890	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp., 1853	<i>Calypogeia integristipula</i> Steph., 1908
<i>Andromeda polifolia</i> var. <i>latifolia</i> Aiton, 1789	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw., 1782	<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen, 1887	<i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Müll.Frib., 1901
<i>Anemone quinquefolia</i> Linnaeus, 1753	<i>Sphagnum compactum</i> Lam. & DC., 1805	<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid., 1826	<i>Calypogeia neesiana</i> (C.Massal. & Carestia) Müll.Frib., 1905
<i>Aronia melanocarpa</i> (Michaux) Elliott, 1821	<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm., 1796	<i>Cinclidium stygium</i> Sw., 1803	<i>Calypogeia neogaea</i> (R.M. Schuster) Bakaliin, 2007
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer, 1838	<i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.) H.Klinggr., 1880	<i>Dicranum flagellare</i> Hedw., 1801	<i>Calypogeia sphagnicola</i> (Arnell & J.Perss.) Warnst. & Loeske, 1906
<i>Betula glandulosa</i> Michaux, 1803	<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr., 1872	<i>Dicranum fulvum</i> Hook., 1819	<i>Calypogeia suecica</i> (Arnell & J.Perss.) Müll.Frib., 1904
<i>Betula pumila</i> Linnaeus, 1767	<i>Sphagnum isoviitae</i> Flatberg, 1992	<i>Dicranum fuscescens</i> Turner, 1804	<i>Cephalozia ambigua</i> C.Massal., 1907
<i>Calamagrostis canadensis</i> (Michaux) Palisot de Beauvois	<i>Sphagnum lindbergii</i> Schimp., 1857	<i>Dicranum groenlandicum</i> Brid., 1819	<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort., 1835

Table A.1 continued

Tracheophytes	Sphagna	Bryophytes s.s.	Liverworts
<i>Carex aquatilis</i> var. <i>altior</i> (Rydb.) Fernald, 1942	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid., 1798	<i>Dicranum leioneuron</i> Kindb., 1889	<i>Cephalozia macounii</i> (Austin) Spruce
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb., 1803	<i>Sphagnum majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen, 1890	<i>Dicranum montanum</i> Hedw., 1801	<i>Cephaloziella elachista</i> (J.B.Jack ex Gottsche & Rabenh.) Schiffn., 1900
<i>Carex canescens</i> L., 1753	<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb., 1872	<i>Dicranum ontariense</i> W.L. Peterson, 1977	<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst., 1902
<i>Carex crinita</i> Lamarck	<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst., 1884	<i>Dicranum polysetum</i> Sw. ex anon., 1801	<i>Cephaloziella spinigera</i> (Lindb.) Warnst.
<i>Carex echinata</i> Murray subsp. <i>echinata</i>	<i>Sphagnum pulchrum</i> (Lindb. in Braithw.) Warnst., 1900	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw., 1801	<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. & Arnell) C.E.O.Jensen, 1937
<i>Carex exilis</i> Dewey, 1828	<i>Sphagnum riparium</i> Ångström, 1864	<i>Dicranum undulatum</i> Schrad. ex Brid., 1801	<i>Fuscocephaloziopsis connivens</i> (Dicks.) Vána & L.Söderstr., 2013
<i>Carex gynocrates</i> Wormskjöld ex Drejer, 1841	<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson, 1855	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst., 1903	<i>Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri</i> (Schiffn.) Vána & L.Söderstr., 2013
<i>Carex haydenii</i> Dewey	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst., 1886	<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs, 1989	<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i> (Dumort.) Vána & L.Söderstr., 2013
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh., 1784	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome, 1803	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp., 1852	<i>Fuscocephaloziopsis macrostachya</i> (Kaal.) Vána & L.Söderstr., 2013
<i>Carex limosa</i> L., 1753	<i>Sphagnum subfulvum</i> Sjörs, 1944	<i>Isopterygiopsis muelleriana</i> (Schimp.) Z.Iwats., 1970	<i>Fuscocephaloziopsis pleniceps</i> (Austin) Vána & L.Söderstr., 2013



Table A.1 continued

Tracheophytes	Sphagna	Bryophytes s.s.	Liverworts
<i>Carex magellanica</i> subsp. <i>irrigua</i> (Wahlenb.) Hiitonen, 1933	<i>Sphagnum</i> <i>subsecundum</i> Nees, 1819	<i>Paraleucobryum</i> <i>longifolium</i> (Ehrh. ex Hedw.) Loeske, 1908	<i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees, 1836
<i>Carex melanostachya</i> M. Bieberstein ex Willdenow	<i>Sphagnum tenellum</i> (Brid.) Pers. ex Brid., 1818	<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp., 1851	<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort., 1835
<i>Carex oligosperma</i> Michx., 1803	<i>Sphagnum tenerum</i> Sullivant in A. Gray, 1856	<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt., 1869	<i>Kurzia pauciflora</i> (Dicks.) Grolle, 1963
<i>Carex pauciflora</i> Lightf., 1777	<i>Sphagnum venustum</i> Flatberg, 2008	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb., 1879	<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort., 1835
<i>Carex stricta</i> Lamarck	<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow, 1888	<i>Pohlia sphagnicola</i> (Bruch & Schimp.) Broth., 1903	<i>Lophocolea</i> <i>heterophylla</i> (Schrad.) Dumort., 1835
<i>Carex trisperma</i> Dewey, 1825		<i>Polytrichum commune</i> Hedw., 1801	<i>Lophozia guttulata</i> (Lindb. & S.W.Arnell) A.Evans, 1900
<i>Chamaedaphne</i> <i>calyculata</i> (L.) Moench, 1794		<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Brid., 1801	<i>Lophozia silvicola</i> H.Buch, 1929
<i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Raf., 1832		<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not., 1867	<i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort. 1835
<i>Comarum palustre</i> L., 1753		<i>Racomitrium</i> <i>microcarpum</i> (Hedw.) Brid.	<i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray, 1821
<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb., 1807		<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske, 1907	<i>Neoorthocaulis</i> <i>attenuatus</i> (Mart.) L.Söderstr., De Roo & Hedd., 2010

Table A.1 continued

Tracheophytes	Sphagna	Bryophytes s.s.	Liverworts
<i>Cornus canadensis</i> Linnaeus, 1753		<i>Sarmentypnum</i> <i>exannulatum</i> (Schimp.) Hedenäs, 2006	<i>Odontoschisma</i> <i>denudatum</i> (Mart.) Dumort., 1835
<i>Dasiphora fruticosa</i> (Linnaeus) Rydberg, 1898		<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers, 1989	<i>Odontoschisma fluitans</i> (Nees) L.Söderstr. & Váňa, 2013
<i>Drosera anglica</i> Huds., 1778		<i>Splachnum</i> <i>ampullaceum</i> Hedw., 1801	<i>Odontoschisma</i> <i>francisci</i> (Hook.) L.Söderstr. & Váňa, 2013
<i>Drosera intermedia</i> Hayne, 1798		<i>Straminergon</i> <i>stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, 1993	<i>Pallavicinia lyellii</i> (Hook.) Carruth.
<i>Drosera linearis</i> Goldie, 1822		<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw., 1801	<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr., 1876
<i>Drosera rotundifolia</i> L., 1753		<i>Tetraplodon angustatus</i> (Hedw.) Bruch & Schimp., 1844	<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe, 1836
<i>Empetrum nigrum</i> L., 1753		<i>Tomentypnum</i> <i>falcifolium</i> (Renauld ex Nichols) Tuom. 1967	<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain., 1836
<i>Endotropis alnifolia</i> (L'Héritier) Hauenschild, 2016		<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske, 1911	<i>Scapania paludicola</i> Loeske & Müll.Frib., 1915
<i>Epigaea repens</i> Linnaeus		<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske, 1907	<i>Schistochilopsis</i> <i>grandiretis</i> (Lindb. ex Kaal.) Konstant., 1994
<i>Equisetum fluviatile</i> L., 1753			<i>Schljakovia kunzeana</i> (Huebener) Konstant. & Vilnet, 2010

Table A.1 continued

Only remaining tracheophyte species are included here.

Tracheophytes	Tracheophytes	Tracheophytes	Tracheophytes
<i>Iris versicolor</i> L., 1753	<i>Myrica gale</i> L., 1753	<i>Salix pedicellaris</i> Pursh, 1813	<i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx. 1803
<i>Juniperus communis</i> L., 1753	<i>Nuphar xrubrodisca</i> Morong, 1886	<i>Sarracenia purpurea</i> L., 1753	<i>Vaccinium oxycoccos</i> L., 1753
<i>Juniperus horizontalis</i> Moench, 1794	<i>Oclemena nemoralis</i> (Aiton) Greene, 1903	<i>Scheuchzeria palustris</i> L., 1753	<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>pubescens</i> (Wormsk. ex Hornem.) S.B.Young, 1970
<i>Kalmia angustifolia</i> L., 1753	<i>Picea mariana</i> (Miller) Britton, Sterns & Poggenburg, 1888	<i>Solidago uliginosa</i> Nutt., 1834	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., 1753
<i>Kalmia polifolia</i> Wangenh., 1788	<i>Pinus banksiana</i> Lamb., 1803	<i>Spinulum annotinum</i> (L.) A.Haines, 2003	<i>Viola labradorica</i> Schrank, 1818
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K.Koch, 1873	<i>Primula mistassinica</i> Michaux 2009	<i>Symphytotrichum puniceum</i> (Linnaeus) Á. Löve & D. Löve, 2006b.	
<i>Lonicera villosa</i> (Michx.) R. & S.	<i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oeder) Kron & Judd, 1990	<i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers., 1805	
<i>Lysimachia borealis</i> (Rafinesque) U. Manns & Anderberg, 2009	<i>Rhynchospora alba</i> (Linnaeus) Vahl	<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm., 1849	
<i>Maianthemum trifolium</i> (Linnaeus) Sloboda, Rostlinnictví. 192. 1852	<i>Rosa blanda</i> Aiton, 1789	<i>Utricularia cornuta</i> Michaux	
<i>Menyanthes trifoliata</i> var. <i>minor</i> Fernald, 1929	<i>Rubus chamaemorus</i> L., 1753	<i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton, 1789	

## ANNEXE B

### FRÉQUENCES DES DIVERSITÉS ALPHA ET BETA—FREQUENCIES OF ALPHA AND BETA DIVERSITIES

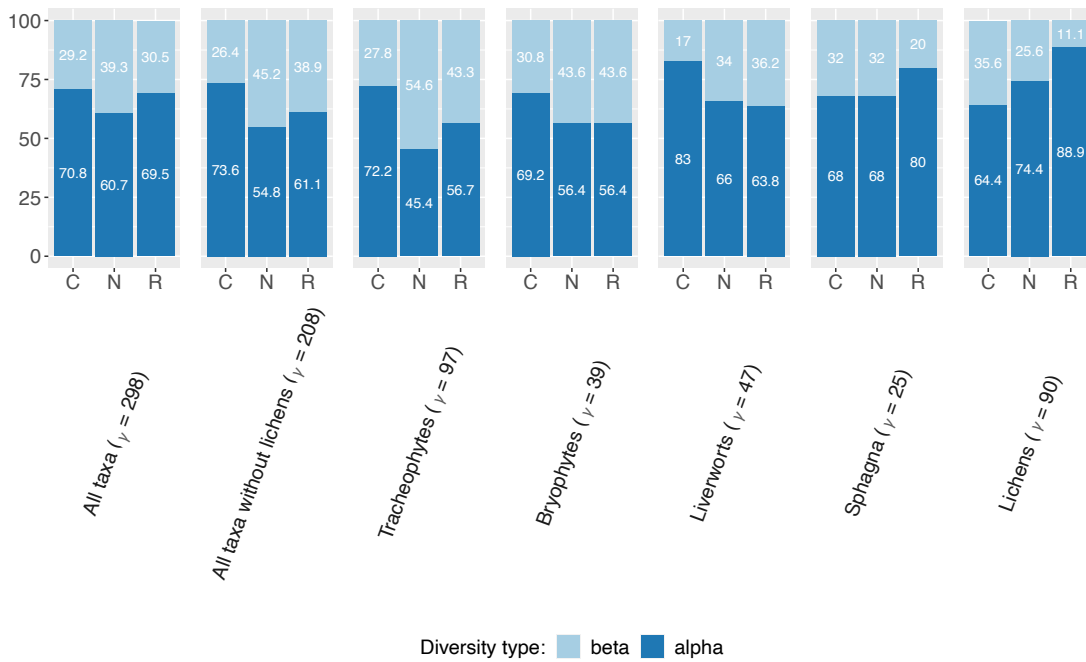


Figure B.1 Frequencies of alpha ( $\alpha$ ) and beta ( $\beta$ ) diversities by taxa and by region. Species richnesses as percentages of total  $\gamma$  diversity by region and by taxonomic group.  $\alpha$  diversity: dark blue;  $\beta$  diversity : light blue.  $\gamma$  diversity or total species richness for the territory is given for each taxonomic group.  $\beta$  diversity is calculated simply as the difference between  $\alpha$  and  $\gamma$ .

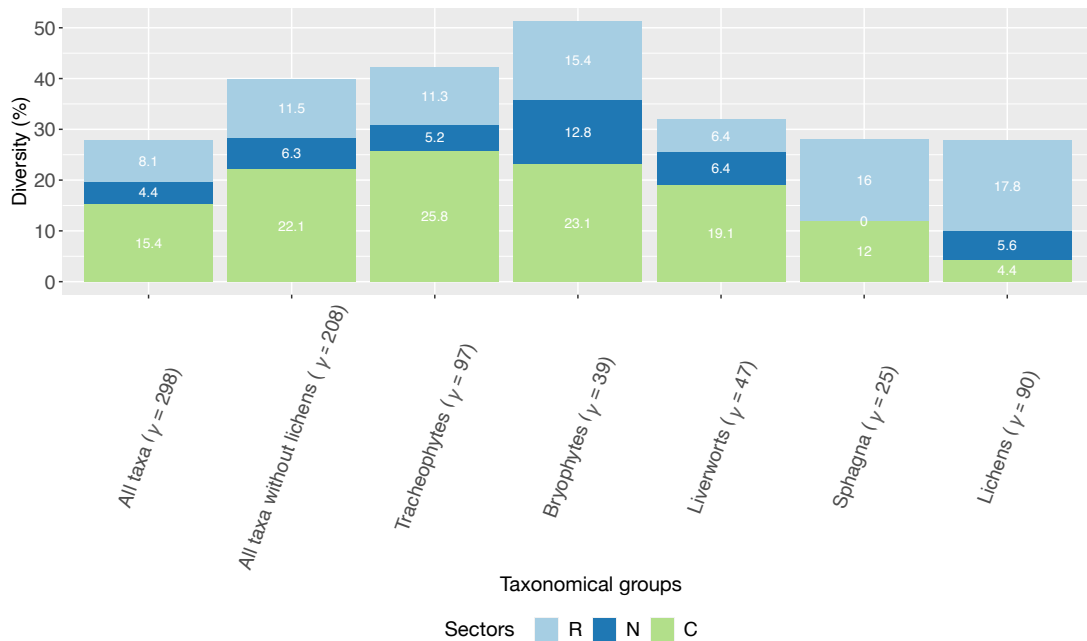


Figure B.2 Frequencies of species richnesses of species unique to each sector (*i.e.* not present in the other two sectors). Data is calculated as a percentage of the number of unique species compared to the  $\gamma$  for the taxonomic group (*cf.* Figure B.1 for  $\gamma$ ). (nb. unique species) $_{ij} / \gamma_j * 100$  ( $i$  = sector,  $j$  = taxonomic group).

## ANNEXE C

### TABLEAUX DES ESPÈCES INDICATRICES—INDICATOR SPECIES TABLES

The *positive predictive value* or *specificity* is the sample estimate of the conditional probability that a species belongs to a vegetation association. The second component, *fidelity* or *sensitivity*, is the sample estimate of the conditional probability to observe a species in sites of a particular vegetation association. Lichens were treated separately because the data did not contain abundances and several peatlands were not sampled for lichens. The final table contains common species that could not be associated with a particular peatland type.

Table C.1 Muskeg indicator species.

Significant indicators (p-value < 0.01) Positive predictive value > 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Low positive predictive value between 60 and 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Positive predictive value > 90% Low fidelity < 50%
<b>Liverworts:</b> <i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort., 1835	<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Dicranum fuscescens</i> Turner, 1804	
	<b>Tracheophytes:</b> <i>Carex trisperma</i> Dewey, 1825	
<b>Rarer species (p-value &gt; 0.05) Positive predictive value &gt; 90% Low fidelity &lt; 50%</b>		
<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum squarrosum</i> Crome, 1803		<b>Tracheophytes:</b> <i>Carex canescens</i> L., 1753 <i>C. haydenii</i> Dewey <i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Raf., 1832 <i>Equisetum sylvaticum</i> L., 1753** <i>Endotropis alnifolia</i> (L'Héritier) Hauenschild, 2016 <i>Epigaea repens</i> Linnaeus <i>Nuphar</i> sp.
<b>Liverworts:</b> <i>Blepharostoma trichophyllum</i> subsp. <i>trichophyllum</i> (L.) Dumort., 1835 <i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst., 1902 <i>Fuscocephaloziopsis macrostachya</i> (Kaal.) Váňa & L. Söderstr., 2013 <i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees, 1836 <i>Jungermannia</i> sp. <i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort., 1835 <i>Syzygiella autumnalis</i> (DC.) K. Feldberg, Váňa, Hentschel & Heinrichs, 2010		<b>Lichens:</b> <i>Alectoria sarmentosa</i> (Ach.) Ach., 1810 <i>Cladonia macilenta</i> var. <i>bacillaris</i> (Ach.) Schaer. <i>Cladonia multififormis</i> G. Merr., 1908 <i>Peltigera scabrosa</i> Th. Fr., 1861 <i>Cetraria ericetorum</i> Opiz, 1852 <i>Cladonia rei</i> Schaer., 1823 <i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav., 1918 <i>Peltigera neopolydactyla</i> (Gyelnik) Gyelnik, 1932 <i>Peltigera polydactyla</i> (Necker) Hoffm., 1789 <i>Platismatia glauca</i> (L.) Culb. & C. Culb., 1968 <i>Umbilicaria meuhlenbergii</i> (Ach.) Tuck.
<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid., 1826 <i>Dicranum montanum</i> Hedw., 1801 <i>D. ontariense</i> W.L. Peterson, 1977 <i>D. scoparium</i> Hedw., 1801 <i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs, 1989 <i>Isopterygiopsis muelleriana</i> (Schimp.) Z. Iwats., 1970 <i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not., 1867**		

\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &gt; 50%

\*\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &lt; 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.2 Southern Open Peatland (SOP) indicator species.

<b>Significant indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.01)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Low positive predictive</b> <b>value between 60 and 90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>
<b>Liverworts:</b> <i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr., 1876	<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, 1993	<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst., 1884 <i>S. warnstorffii</i> Russow, 1888
<b>Tracheophytes:</b> <i>Betula pumila</i> Linnaeus, 1767 <i>Lonicera villosa</i> (Michx.) R. & S.	<b>Tracheophytes:</b> <i>Alnus incana</i> subsp. <i>rugosa</i> (Du Roi) R. T. Clausen, 1949 <i>Aronia melanocarpa</i> (Michaux) Elliott, 1821	<b>Liverworts:</b> <i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort., 1822 <i>Pallavicinia lyellii</i> (Hook.) Carruth.  <b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen, 1887 <i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Schimp.) Hedenäs, 2006 <i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers, 1989  <b>Tracheophytes:</b> <i>Anemone quinquefolia</i> Linnaeus, 1753 <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb., 1803 <i>C. limosa</i> L., 1753 <i>C. stricta</i> Lamarck <i>Equisetum fluviatile</i> L., 1753 <i>Equisetum</i> sp. <i>Salix pedicellaris</i> Pursh, 1813 <i>Symphotrichum puniceum</i> (Linnaeus) Á. Löve & D. Löve <i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers., 1805



Table C.2 continued

<b>Rarer species</b> <b>(p-value &gt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>	
<p><b>Sphagna:</b>  <i>Sphagnum annulatum</i> Warnstorf, 1898  <i>S. subsecundum</i> Nees, 1819</p> <p><b>Liverworts:</b>  <i>Scapania paludicola</i> Loeske &amp; Müll.Frib., 1915  <i>Schistochilopsis grandiretis</i> (Lindb. ex Kaal.) Konstant., 1994</p> <p><b>Bryophytes s.s.:</b>  <i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp., 1853  <i>Cinclidium stygium</i> Sw., 1803  <i>Dicranum fulvum</i> Hook., 1819  <i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst., 1903  <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp., 1852  <i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske, 1907  <i>Tetraphis pellucida</i> Hedw., 1801</p>	<p><b>Tracheophytes:</b>  Amelanchier sp.  <i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) K. Koch, 1869  <i>Arethusa bulbosa</i> Linnaeus, 1753  <i>Carex crinita</i> Lamarck  <i>C. echinata</i> Murray subsp. <i>echinata</i>  <i>C. exilis</i> Dewey, 1828*  <i>C. lasiocarpa</i> Ehrh., 1784  <i>C. melanostachya</i> M. Bieberstein ex Willdenow  <i>Comarum palustre</i> L., 1753  <i>Cornus canadensis</i> Linnaeus, 1753  <i>Dasiphora fruticosa</i> (Linnaeus) Rydberg, 1898  <i>Eriophorum gracile</i> Koch ex Roth, 1806  <i>Galium palustre</i> Linnaeus, 1753  <i>Iris versicolor</i> L., 1753  <i>Juniperus horizontalis</i> Moench, 1794  <i>Lysimachia borealis</i> (Rafinesque) U. Manns &amp; Anderberg, 2009  <i>Primula mistassinica</i> Michaux 2009  <i>Rosa blanda</i> Aiton, 1789  <i>Rubus</i> sp.  <i>Salix</i> sp.  <i>Solidago uliginosa</i> Nutt., 1834  <i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm., 1849  <i>Viola blanda</i> subsp. <i>macloskeyi</i> (F.E. Lloyd) A.E. Murray, 1982  <i>Viola labradorica</i> Schrank, 1818</p> <p><b>Lichens:</b>  <i>Melanohalea septentrionalis</i> (Lyngé) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. &amp; Lumbsch, 2004**</p>

\* Positive predictive value < 90% and fidelity > 50%

\*\* Positive predictive value < 90% and fidelity < 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.3 Northern Open Peatland (NOP) indicator species.

<b>Significant indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.01)</b> <b>Positive predictive value &gt;</b> <b>90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Low positive predictive</b> <b>value between 60 and</b> <b>90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>
<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen, 1890  <b>Tracheophytes:</b> <i>Scheuchzeria palustris</i> L., 1753	<b>Liverworts:</b> <i>Cephaloziella elachista</i> (J.B.Jack ex Gottsche & Rabenh.) Schiffn., 1900 <i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn 1903  <b>Lichens:</b> <i>Cetraria islandica</i> subsp. <i>islandica</i> (L.) Ach., 1803	<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen, 1890 <i>S. compactum</i> Lam. & DC., 1805  <b>Tracheophytes:</b> <i>Rhynchospora alba</i> (Linnaeus) Vahl  <b>Lichens:</b> <i>Cladonia wainioi</i> Savicz
<b>Rarer species</b> <b>(p-value &gt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>		
<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum tenellum</i> (Brid.) Pers. ex Brid., 1818 <i>S. papillosum</i> Lindb., 1872** <i>S. pulchrum</i> (Lindb. in Braithw.) Warnst., 1900 <i>S. tenellum</i> (Brid.) Pers. ex Brid., 1818 <i>S. venustum</i> Flatberg, 2008  <b>Liverworts:</b> <i>Calyptogeia suecica</i> (Arnell & J.Perss.) Müll. Frib., 1904 <i>Fuscocephaloziopsis leucantha</i> (Spruce) Váňa & L.Söderstr., 2013 <i>Odontoschisma denudatum</i> (Mart.) Dumort., 1835 <i>O. francisci</i> (Hook.) L.Söderstr. & Váňa, 2013 <i>Racomitrium microcarpum</i> (Hedw.) Brid. <i>Sphenobolus minutus</i> (Schreb. ex D.Crantz) Berggr., 1898  <b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Dicranum flagellare</i> Hedw., 1801 <i>D. groenlandicum</i> Brid., 1819 <i>D. leioneuron</i> Kindb., 1889 <i>Paraleucobryum longifolium</i> (Ehrh. ex Hedw.) Loeske, 1908 <i>Splachnaceae</i> sp. <i>Tetraplodon angustatus</i> (Hedw.) Bruch & Schimp., 1844	<b>Tracheophytes:</b> <i>Amelanchier bartramiana</i> (Tausch) M. Roemer <i>Aster</i> sp. <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer, 1838 <i>Betula glandulosa</i> Michaux, 1803 <i>Calamagrostis canadensis</i> (Michaux) Palisot de Beauvois <i>Carex gynocrates</i> Wormskjold ex Drejer, 1841 <i>Drosera anglica</i> Huds., 1778 <i>D. intermedia</i> Hayne, 1798 <i>D. linearis</i> Goldie, 1822 <i>Eriophorum viridicarinatum</i> (Engelmann) Fernald, Rhodora. 1905 <i>Eurybia radula</i> (Aiton) G.L. Nesom <i>Menyanthes trifoliata</i> var. minor Fernald, 1929 <i>Nuphar xrubrodiscalis</i> Morong, 1886 <i>Oclemena nemoralis</i> (Aiton) Greene, 1903 <i>Pinus banksiana</i> Lamb., 1803** <i>Utricularia cornuta</i> Michaux <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., 1753  <b>Lichens:</b> <i>Arctoparmelia centrifuga</i> (L.) Hale, 1986** <i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach., 1803 <i>Cetraria islandica</i> subsp. <i>crispiformis</i> (Räsänen) Kärnefelt, 1979** <i>Cladonia borealis</i> S. Stenroos, 1989*** <i>Cladonia gracilis</i> subsp. <i>elongata</i> (Jacq.) Vain. <i>Cladonia subfurcata</i> (Nyl.) Arnold, 1885 <i>Cladonia uncialis</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg., 1780* <i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyngé) Ahti, 1964* <i>Melanelia hepaticum</i> (Ach.) Thell, 1995** <i>Stereocaulon</i> spp.** <i>Umbilicaria hyperborea</i> (Ach.) Hoffm., 1796**	

\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &gt; 50%

\*\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &lt; 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.4 Indicator species for All Open Peatlands.

<b>Significant indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.01)</b> <b>Positive predictive value &gt;</b> <b>90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Low positive predictive</b> <b>value between 60 and 90%</b> <b>High fidelity &gt; 50%</b>	<b>Indicators</b> <b>(p-value &lt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>
<b>Liverworts:</b> <i>Odontoschisma fluitans</i> (Nees) L. Söderstr. & Váňa, 2013	<b>Tracheophytes:</b> <i>Drosera rotundifolia</i> L., 1753	
<b>Tracheophytes:</b> <i>Andromeda polifolia</i> var. <i>latifolia</i> Aiton, 1789 <i>Carex magellanica</i> subsp. <i>irrigua</i> (Wahlenb.) Hiitonen, 1933 <i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch, 1873 <i>Sarracenia purpurea</i> L., 1753		
<b>Rarer species</b> <b>(p-value &gt; 0.05)</b> <b>Positive predictive value &gt; 90%</b> <b>Low fidelity &lt; 50%</b>		
<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum lindbergii</i> Schimp., 1857 <i>S. rubellum</i> Wilson, 1855 <i>S. subfulvum</i> Sjörs, 1944		<b>Tracheophytes:</b> <i>Eriophorum virginicum</i> Linnaeus, 1753 <i>Juniperus communis</i> L., 1753** <i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm., 1849
<b>Liverworts:</b> <i>Kurzia pauciflora</i> (Dicks.) Grolle, 1963		<b>Lichens:</b> <i>Cladonia macrophylla</i> (Schaer.) Stenh., 1865
<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske, 1911		

\* Positive predictive value < 90% and fidelity > 50%

\*\* Positive predictive value < 90% and fidelity < 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.5 Indicator species for the Muskeg-Southern Open Peatland pair (M-SOP).

Significant indicators (p-value < 0.01) Positive predictive value > 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Low positive predictive value between 60 and 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Positive predictive value > 90% Low fidelity < 50%
<b>Liverworts:</b> <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr., 1827	<b>Liverworts:</b> <i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain., 1836	<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Tomentypnum falcifolium</i> (Renauld ex Nichols) Tuom. 1967
	<b>Lichens:</b> <i>Cladonia botrytes</i> (K.G.Hagen) Willd., 1787 <i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm., 1796 <i>Cladonia gracilis</i> subsp. <i>turbinata</i> (Ach.) Ahti, 1980	<b>Tracheophytes:</b> <i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx. 1803
<b>Rarer species (p-value &gt; 0.05) Positive predictive value &gt; 90% Low fidelity &lt; 50%</b>		
<b>Sphagna:</b> <i>S. riparium</i> Ångström, 1864 <i>S. isoviitae</i> Flatberg, 1992		<b>Tracheophytes:</b> <i>Eriophorum angustifolium</i> Honck., 1782
<b>Liverworts:</b> <i>Fuscocephaloziopsis pleniceps</i> (Austin) Váňa & L. Söderstr., 2013 <i>Lophozia guttulata</i> (Lindb. & S.W.Arnell) A. Evans, 1900 cf. <i>Obtusifolium obtusum</i> (Lindb.) S.W. Arnell, 1956 <i>Schljakovia kunzeana</i> (Huebener) Konstant. & Vilnet, 2010		<b>Lichens:</b> <i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng., 1827* <i>Cladonia macilenta</i> Hoffm., 1796 <i>Cladonia norvegica</i> Tønsberg & Holien, 1984*** <i>Hypogymnia incurvoides</i> Rass., 1917*
<b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Dicranum polysetum</i> Sw. ex anon., 1801 <i>Plagiothecium laetum</i> Schimp., 1851 <i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske, 1907		

\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &gt; 50%

\*\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &lt; 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.6 Indicator species for the Muskeg-Northern Open Peatland pair (M-NOP).

Significant indicators (p-value < 0.01) Positive predictive value > 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Low positive predictive value between 60 and 90% High fidelity > 50%	Indicators (p-value < 0.05) Positive predictive value > 90% Low fidelity < 50%
<b>Liverworts:</b> <i>Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri</i> (Schiffn.) Váňa & L. Söderstr., 2013  <b>Tracheophytes:</b> <i>Carex pauciflora</i> Lightf., 1777 <i>Rubus chamaemorus</i> L., 1753	<b>Tracheophytes:</b> <i>Eriophorum vaginatum</i> L., 1753 (Positive predictive value > 90) <i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton, 1789 (Positive predictive value > 90)  <b>Lichens:</b> <i>Bryoria simplicior</i> (Vain.) Brodo & D.Hawksw., 1977 <i>Imshaugia placorodia</i> (Ach.) S. F. Meyer	
<b>Rarer species (p-value &gt; 0.05) Positive predictive value &gt; 90% Low fidelity &lt; 50%</b>		
<b>Sphagna:</b> <i>Sphagnum tenerum</i> Sullivant in A. Gray, 1856  <b>Liverworts:</b> <i>Barbilophozia sudetica</i> (Nees ex Huebener) L. Söderstr., De Roo & Hedd., 2010 <i>Calypogeia integristipula</i> Steph., 1908 <i>C. muelleriana</i> (Schiffn.) Müll. Frib., 1901 <i>Cephalozia ambigua</i> C. Massal., 1907 <i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort., 1835 <i>Lophozia silvicola</i> H.Buch, 1929 <i>Neoorthocaulis attenuatus</i> (Mart.) L. Söderstr., De Roo & Hedd., 2010  <b>Bryophytes s.s.:</b> <i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb., 1879 <i>Polytrichum commune</i> Hedw., 1801 <i>Splachnum ampullaceum</i> Hedw., 1801		<b>Tracheophytes:</b> <i>Carex oligosperma</i> Michx., 1803 <i>Empetrum nigrum</i> L., 1753 <i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>pubescens</i> (Wormsk. ex Hornem.) S.B. Young, 1970  <b>Lichens:</b> <i>Bryoria pikei</i> Brodo & D. Hawksw. <i>Bryoria vrangiana</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.*** <i>Cladonia bacilliformis</i> (Nyl.) Glück, 1899 <i>Cetraria ericetorum</i> subsp. <i>reticulata</i> <i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm., 1791 <i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd., 1787*** <i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot., 1839 <i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm., 1796

\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &gt; 50%

\*\* Positive predictive value &lt; 90% and fidelity &lt; 50%

\*\*\* Awaiting further analysis by TLC

Table C.7 Common species across all peatlands (non-indicator species).

**Sphagna:**

*Sphagnum angustifolium*  
(C.E.O.Jensen ex Russow)  
C.E.O.Jensen, 1896  
*S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., 1782  
*S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., 1796  
*S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., 1880  
*S. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., 1872  
*S. complexe magellanicum* Flatberg & Hassel, 2018  
*S. russowii* Warnst., 1886

**Liverworts:**

*Calypogeia neesiana* (C. Massal. & Carestia) Müll.Frib., 1905  
*C. neogaea* (R.M. Schuster) Bakalin, 2007  
*C. sphagnicola* (Arnell & J. Perss.) Warnst. & Loeske, 1906  
*Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., 1835  
*Cephaloziella spinigera* (Lindb.) Warnst.  
*Fuscocephaloziopsis connivens* (Dicks.) Váňa & L.Söderstr., 2013  
*F. lunulifolia* (Dumort.) Váňa & L.Söderstr., 2013  
*Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dumort. 1835 cf. *silvicola*  
*Mylia anomala* (Hook.) Gray, 1821  
*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, 1836  
*Riccardia* cf. *latifrons* (Lindb.) Lindb., 1875

**Bryophytes s.s.:**

*Dicranum acutifolium* (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen, 1937  
*D. undulatum* Schrad. ex Brid., 1801  
*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., 1869  
*Pohlia sphagnicola* (Bruch & Schimp.) Broth., 1903  
*Polytrichum strictum* Menzies ex Brid., 1801

**Tracheophytes:**

*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, 1794  
*Coptis trifolia* (L.) Salisb., 1807  
*Gaultheria hispida* (Linnaeus) Muhlenberg ex Bigelow, 1824  
*Geocaulon lividum* (Richardson) Fernald, 1928  
*Kalmia angustifolia* L., 1753  
*Kalmia polifolia* Wangenh., 1788  
*Lycopode* sp.  
*Maianthemum trifolium* (Linnaeus) Sloboda, Rostlinnictví. 192. 1852  
*Myrica gale* L., 1753  
*Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburg, 1888  
*Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd, 1990  
*Spinulum annotinum* (L.) A.Haines, 2003  
*Vaccinium oxycoccos* L., 1753

**Lichens:**

*Bryoria americana* (Motyka) Holien  
*B. furcellata* (Fr.) Brodo & D.Hawksw., 1977  
*B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D.Hawksw., 1977  
*B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo & D.Hawksw., 1977  
*B. trichodes* (Michx.) Brodo & D.Hawksw., 1977  
*Cetraria ericetorum* Opiz, 1852 subsp. *ericetorum*

**Lichens (suite):**

*Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, 1987  
*C. carneola* (Fr.) Fr., 1831  
*C. cenotea* (Ach.) Schaer., 1823  
*C. chlorophaea* group (Flörke ex Sommerf.) Spreng., 1827  
*C. cornuta* (L.) Hoffm., 1791 subsp. *cornuta*  
*C. crispata* (Ach.) Flot., 1839 var *crispata*  
*C. cristatella* Tuck., 1858  
*C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl., 1858  
*C. deformis* (L.) Hoffm., 1796  
*C. grayi* G.Merr. ex Sandst., 1929  
*C. pleurota* (Flörke) Schaer., 1850  
*C. rangiferina* (L.) Weber, 1780  
*C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, 1971  
*C. stygia* (Fr.) Ruoss, 1985  
*C. sulphurina* (Michx.) Fr., 1831  
Crustose lichen  
*Evernia mesomorpha* Nyl., 1861  
*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., 1896  
*Hypogymnia* spp.  
*Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., 1895  
*Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Mey., 1985  
*Mycoblastus* spp.  
*Parmeliopsis ambigua* (Hoffm.) Nyl., 1866  
*P. capitata* R.C. Harris  
*P. hyperopta* (Ach.) Vain., 1881  
*P. spp.*  
*Parmelia sulcata* Taylor, 1836  
*Tuckermanopsis americana* (Spreng.) Hale, 1987  
*T. orbata* (Nyl.) M.J. Lai  
*T. sepincola* (Ehrh.) Hale  
*T. spp.*  
*Usnea* spp.  
*Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai, 1993

## ANNEXE D

### TABLEAUX DES INDICES DE JACCARDS—TABLES OF JACCARD INDICES

The following tables present the mean Jaccard indices and standard deviations for both observed and permuted communities. Indices were calculated for all species pools corresponding to each spatial scale. Significance levels of the observed indices based on permutations are \* = p-value <0.05, \*\* = p-value <0.01, ns = not significant. Peatland acronyms are as follows: M = Muskeg, SOP = Southern Open Peatland, NOP = Northern Open Peatland.

Table D.1 All taxa together without lichens.

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0.510	0.061	0.582	0.013	**
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0.365	0.074	0.400	0.015	*
	Nemaska (n=3)	0.466	0.094	0.492	0.018	ns
	Renard (n=2)	0.090	0.094	0.541	0.018	**
All M (n=13)		0.445	0.073	0.244	0.009	**
	M at Casa Berardi (n=5)	0.430	0.045	0.244	0.009	**
	M at Nemaska (n=6)	0.515	0.083	0.244	0.009	**
	M at Renard (n=2)	0.610	NA <sup>o</sup>	0.244	0.009	**
Landscape (individual peatlands)	All SOP (n=8) <sup>†</sup>	0.359	0.060	0.202	0.010	**
	SOP at Casa Berardi (n=7)	0.371	0.062	0.202	0.009	**
All NOP (n=15)		0.477	0.091	0.258	0.008	**
	NOP at Nemaska (n=5)	0.521	0.097	0.258	0.008	**
	NOP at Renard (n=10)	0.504	0.088	0.258	0.008	**

<sup>†</sup> Only one peatland at Nemaska is classified as a SOP, leaving the other 7 at Casa Berardi. By itself, a Jaccard Index is impossible to calculate for this category at Nemaska.

<sup>o</sup> NA, not applicable. Only two sites, so there is only one Jaccard Index and no standard deviation.



Table D.2 Tracheophytes.

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0.453	0.119	0.527	0.018	**
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0.360	0.099	0.352	0.022	ns
	Nemaska (n=2)	0.508	0.114	0.526	0.030	ns
	Renard (n=2)	0.111	0.114	0.544	0.025	**
All M (n=23)		0.446	0.105	0.248	0.010	**
M at Casa Berardi (n=8)		0.409	0.088	0.248	0.009	**
M at Nemaska (n=7)		0.531	0.086	0.248	0.010	**
M at Renard (n=8)		0.605	0.088	0.248	0.010	**
Landscape (individual peatlands)	All SOP (n=5) <sup>o</sup>	0.360	0.062	0.196	0.018	**
	SOP at Casa Berardi (n=4)	0.370	0.077	0.196	0.018	**
	All NOP (n=8)	0.582	0.096	0.302	0.021	**
	NOP at Nemaska (n=5)	0.606	0.115	0.301	0.021	**
	NOP at Renard (n=3)	0.590	0.035	0.301	0.021	**

<sup>o</sup> Only one peatland at Renard is classified as an SOP, leaving the other 4 at Casa Berardi. By itself, a Jaccard Index is impossible to calculate for this category at Renard.

Table D.3 Liverworts.

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0.627	0.032	0.659	0.029	ns
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0.297	0.158	0.389	0.033	**
	Nemaska (n=3)	0.446	0.118	0.482	0.036	ns
	Renard (n=2)	0.120	0.118	0.602	0.035	**
All M (n=15)		0.408	0.125	0.228	0.013	**
	M at Casa Berardi (n=7)	0.372	0.118	0.227	0.013	**
	M at Nemaska (n=6)	0.476	0.103	0.228	0.014	**
	M at Renard (n=2)	0.650	NA <sup>o</sup>	0.228	0.014	**
All SOP (n=9)		0.342	0.167	0.177	0.018	**
Landscape (individual peatlands)	SOP at Casa Berardi (n=5)	0.302	0.208	0.178	0.018	**
	SOP at Nemaskai (n=2)	0.440	NA <sup>o</sup>	0.177	0.019	**
	SOP at Renard (n=2)	0.380	NA <sup>o</sup>	0.177	0.019	**
All NOP (n=12)		0.540	0.117	0.292	0.018	**
	NOP at Nemaska (n=4)	0.503	0.181	0.292	0.018	**
	NOP at Renard (n=8)	0.569	0.103	0.292	0.019	**

<sup>o</sup> NA, not applicable. Only two sites, so there is only one Jaccard Index and no standard deviation.

Table D.4 Sphagna.

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0,590	0,095	0,708	0,039	**
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0,514	0,123	0,497	0,044	ns
	Nemaska (n=3)	0,517	0,171	0,535	0,048	ns
	Renard (n=2)	0,127	0,171	0,609	0,049	**
	All M (n=15)	0,583	0,128	0,302	0,026	**
	M at Casa Berardi (n=7)	0,558	0,112	0,302	0,024	**
	M at Nemaska (n=5)	0,672	0,142	0,304	0,025	**
	M at Renard (n=3)	0,580	0,072	0,304	0,025	**
	All SOP (n=13)	0,456	0,136	0,260	0,022	**
Landscape (individual peatlands)	SOP at Casa Berardi (n=5)	0,439	0,126	0,259	0,022	**
	SOP at Nemaskai (n=5)	0,504	0,145	0,261	0,022	**
	SOP at Renard (n=3)	0,577	0,086	0,258	0,022	**
	All NOP (n=8)	0,509	0,118	0,298	0,026	**
	NOP at Nemaska (n=2)	0,500	NA°	0,296	0,025	**
	NOP at Renard (n=6)	0,563	0,118	0,298	0,026	**

Table D.5 Bryophytes *sensu stricto*.

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0.4667	0.0153	0.5288	0.031	*
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0.3768	0.1315	0.443	0.038	ns
	Nemaska (n=3)	0.3921	0.1712	0.3903	0.0389	ns
	Renard (n=2)	0.1423	0.1712	0.3851	0.0355	**
All M (n=25)		0.3844	0.1435	0.2094	0.0136	**
M at Casa Berardi (n=3)		0.43	0.0361	0.2099	0.0136	**
M at Nemaska (n=10)		0.4567	0.159	0.2087	0.0128	**
M at Renard (n=12)		0.3617	0.1423	0.2099	0.0136	**
Landscape (individual peatlands)	All SOP (n=6) <sup>°</sup>	0.3887	0.1714	0.2236	0.0284	**
	SOP at Casa Berardi (n=5)	0.476	0.1393	0.2251	0.0282	**
	All Other Peatlands (n=5) <sup>†</sup>	0.414	0.1323	0.2103	0.0437	**
	Other Peatlands at Casa Berardi (n=4)	0.4617	0.132	0.2104	0.0427	**

<sup>°</sup> Only one peatland at Nemaska is classified in this peatland category, leaving the others at Casa Berardi. By itself, a Jaccard Index is impossible to calculate for this category at Renard.

<sup>†</sup> Other Peatlands did not match any of the communities that were associated with M, SOPs and NOPs. Four were at Casa Berardi and 1 at Nemaska.

Table D.6 Lichens, according to the peatland classification in Leboeuf (2012).

Spatial scale		Mean Observed Jaccard Index	Observed Jaccard Indices Standard Deviation	Mean Permutated Jaccard Index	Permutated Jaccard Indices Standard Deviation	Significance
Territory (regional species pools) (n=3)		0.673	0.047	0.740	0.016	**
Region (landscape pools)	Casa Berardi (n=3)	0.675	0.057	0.719	0.029	ns
	Nemaska (n=3)	0.626	0.093	0.674	0.029	ns
	Renard (n=3)	0.074	0.093	0.655	0.026	**
All M (n=9)		0.649	0.071	0.329	0.015	**
	M at Casa Berardi (n=3)	0.757	0.045	0.330	0.014	**
	M at Nemaska (n=3)	0.627	0.061	0.329	0.014	**
	M at Renard (n=3)	0.703	0.081	0.329	0.014	**
All Uniform Bogs (n=9)		0.538	0.071	0.288	0.014	**
Landscape (individual peatlands)	Bogs at Casa Berardi (n=3)	0.660	0.069	0.289	0.014	**
	Bogs at Nemaska (n=3)	0.553	0.075	0.288	0.014	**
	Bogs at Renard (n=3)	0.600	0.027	0.288	0.014	**
All Uniform Fens (n=9)		0.670	0.059	0.341	0.015	**
	Fens at Casa Berardi (n=3)	0.663	0.023	0.341	0.014	**
	Fens at Nemaska (n=3)	0.743	0.032	0.342	0.015	**
	Fens at Renard (n=3)	0.703	0.035	0.342	0.014	**

ANNEXE E

VISUALISATIONS DES INDICES DE JACCARD—VISUAL  
COMPARISONS OF JACCARD INDICES

Table E.1 Visual comparisons of Jaccard Similarity Indices between observed and randomised communities for each taxonomic group at each spatial scale. The horizontal line represents the normalised average of the randomised communities, the bars show the standard deviation, the dot indicates the average observed Jaccard index, and significance is shown (\* = <math><0.05</math>, \*\* = <math><0.01</math>, ns = not significant). Divergence between communities is shown by *negative* values, while convergence is shown by *positive* values. Landscapes or community types per region are not represented, only landscape types across the entire territory without latitudinal distinction (third column). Landscape types were defined by clustering analysis for each taxonomic group, and therefore, they are not always the same (*cf.* Table 2.2).

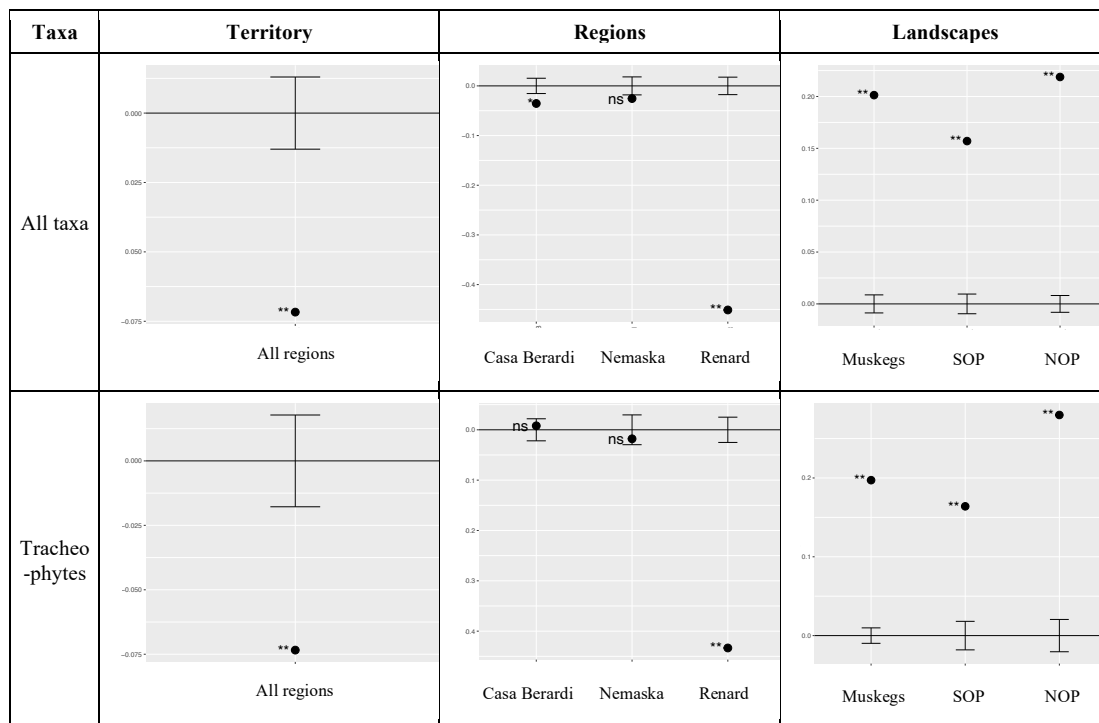


Table E.1 continued

Taxa	Territory	Regions	Landscapes*
Liverworts	<p>All regions</p>	<p>Casa Berardi Nemaska Renard</p>	<p>Muskegs SOP NOP</p>
Bryophytes.	<p>All regions</p>	<p>Casa Berardi Nemaska Renard</p>	<p>Muskegs SOP Other Peatlands</p>
Sphagna	<p>All regions</p>	<p>Casa Berardi Nemaska Renard</p>	<p>Muskegs SOP NOP</p>
Lichens	<p>All regions</p>	<p>Casa Berardi Nemaska Renard</p>	<p>Muskegs SOP NOP</p>



ANNEXE F

ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES VARIABLES  
ENVIRONNEMENTALES—PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS OF  
ENVIRONMENTAL VARIABLES

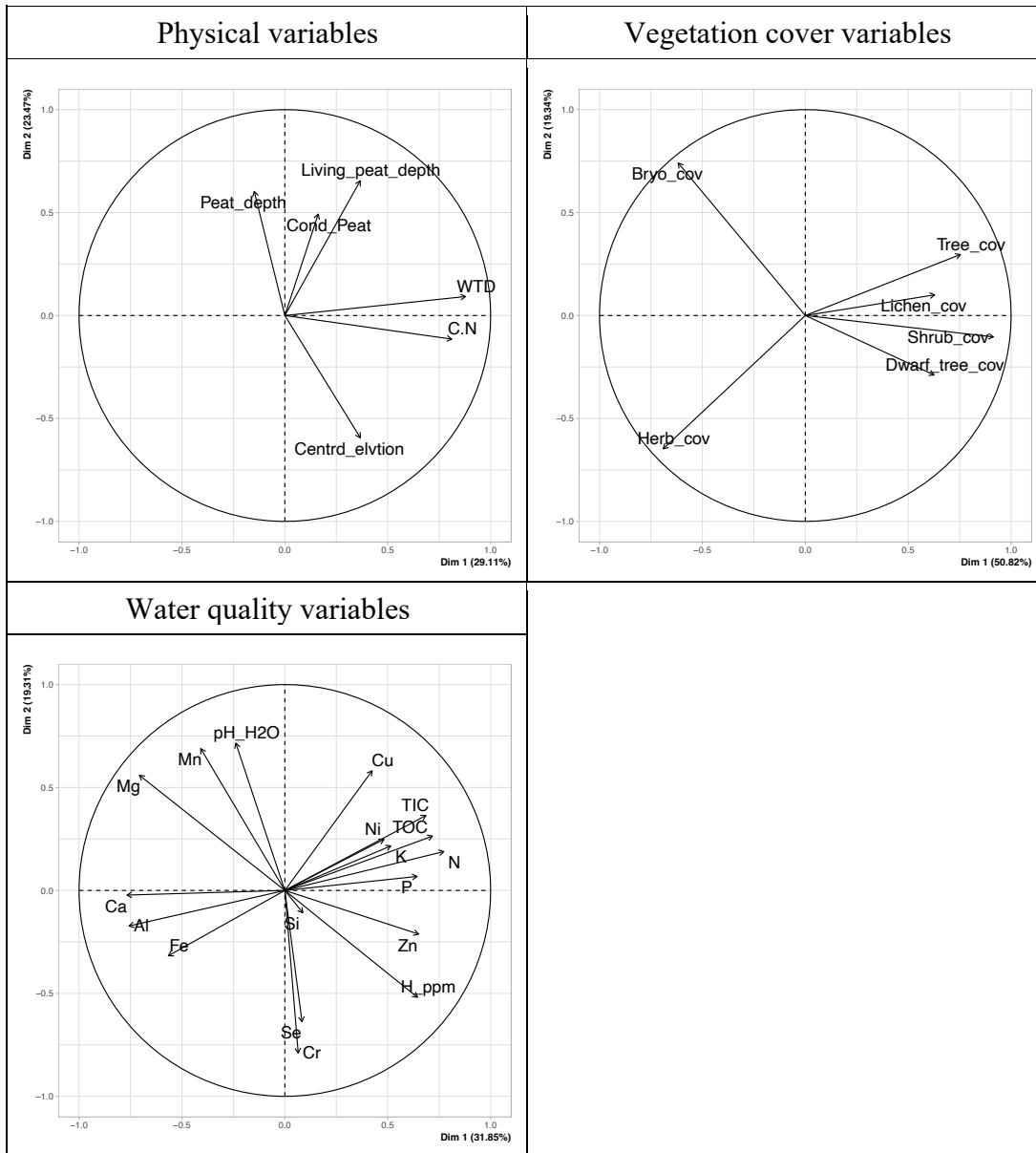


Figure F.1 Principal Component Analysis of variables for each environmental category. Latitude is not included because of its univariate nature. Because of possible collinear relations, these ordinations are presented to show what variables may be related to selected variables at each variable selection stage in this paper. Data transformations are described in §3.4.6 Statistical methods and variable selection.

ANNEXE G

PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE SANS LES SITES DE  
MUSKEGS—VARIANCE PARTITIONING WITHOUT MUSKEG SITES

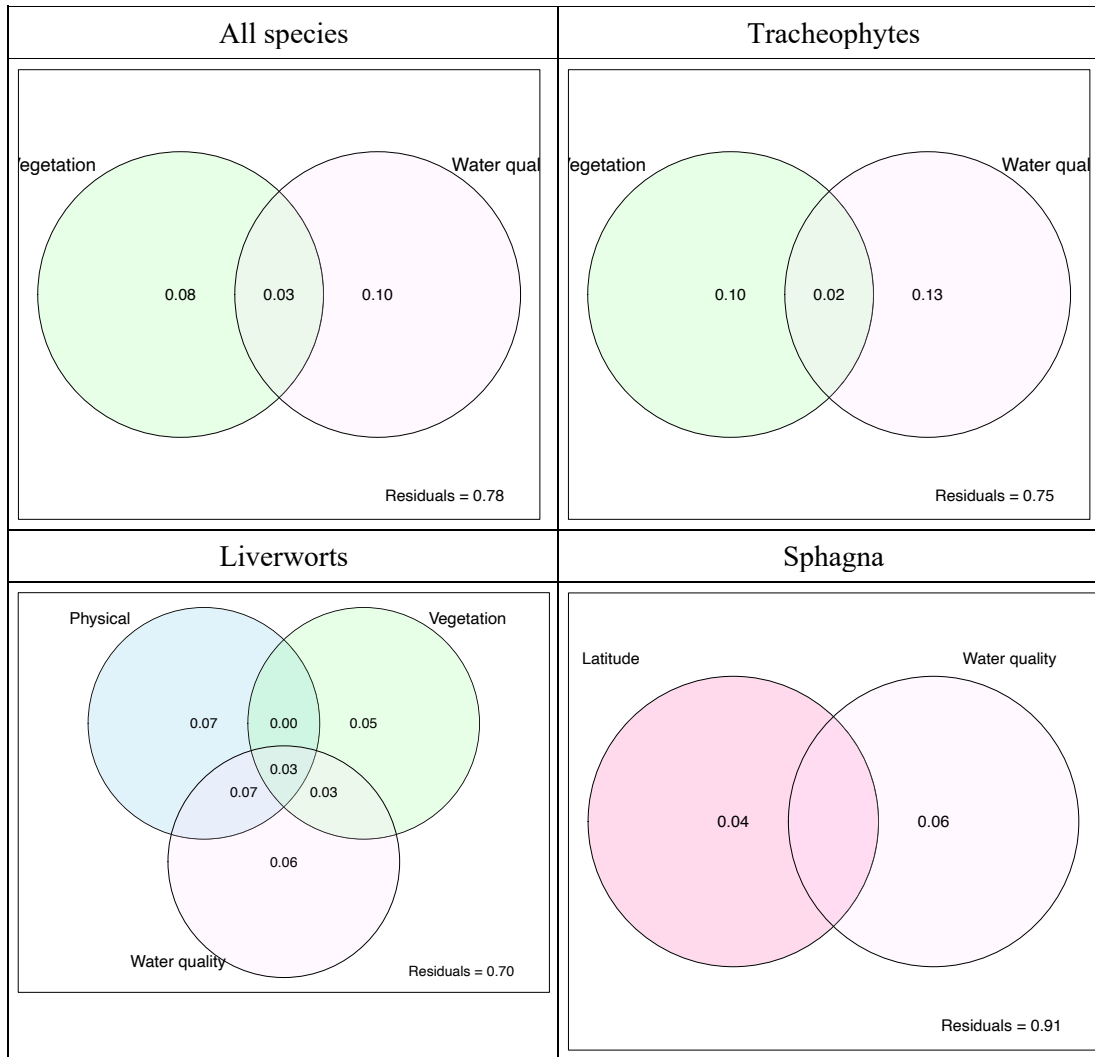


Figure G.1 Variance partitioning of significant variables ( $\alpha < 0.05$ ) without Muskegs for each taxonomic group. Venn diagrams were created with the *varpart* function of the *vegan* package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests. The explained variances shown by overlapping areas cannot be tested and therefore, are only presented as relative information. Variance numbers correspond solely to the area with which they are associated. Bryophytes are not shown here because there were no explanatory variables aside from Latitude ( $R^2 = 0.10$ ).

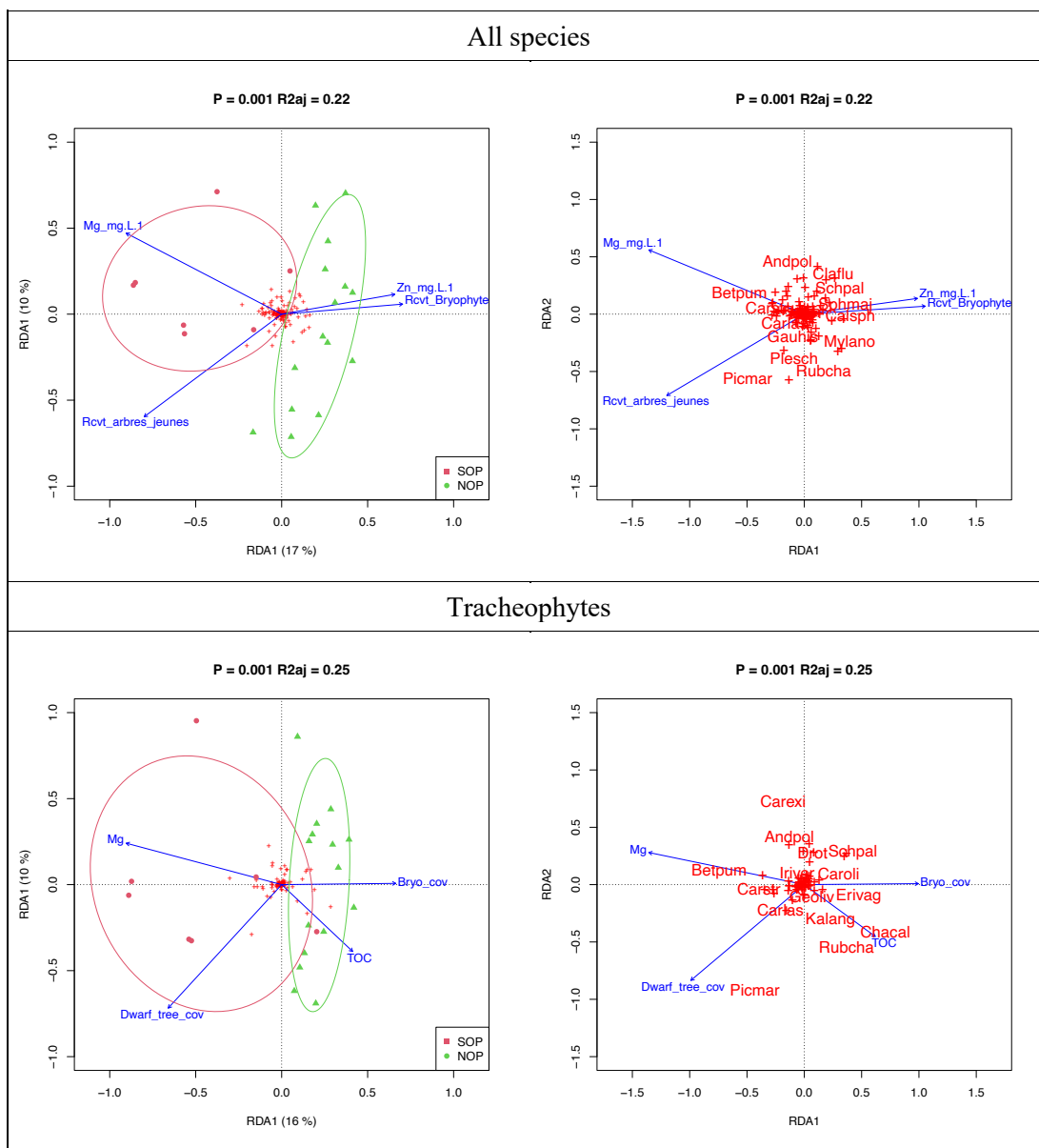


Figure G.2 Ordinations based on selected environmental variables once information from Muskegs was removed. On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations.

Figure G.2 continued

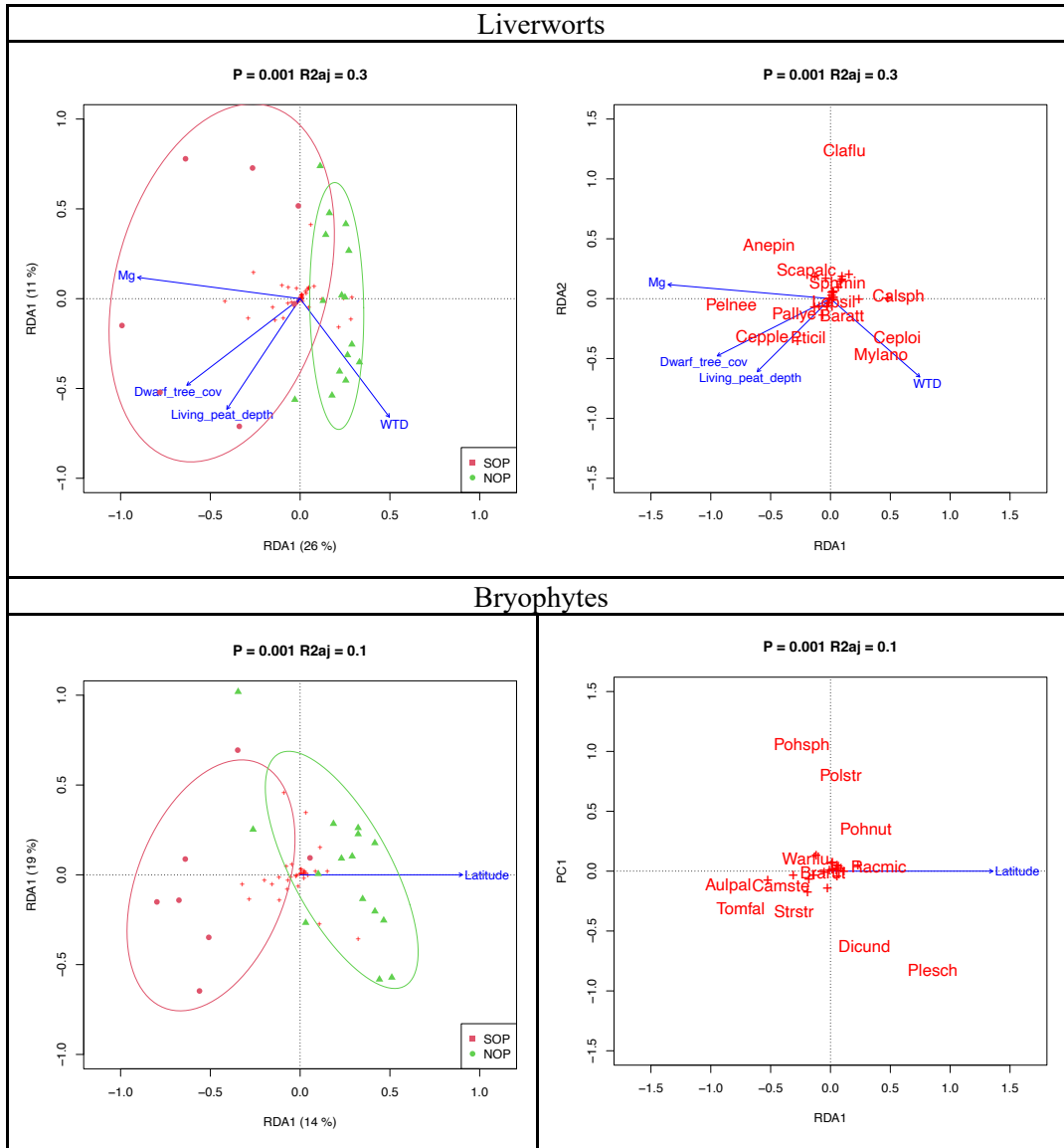
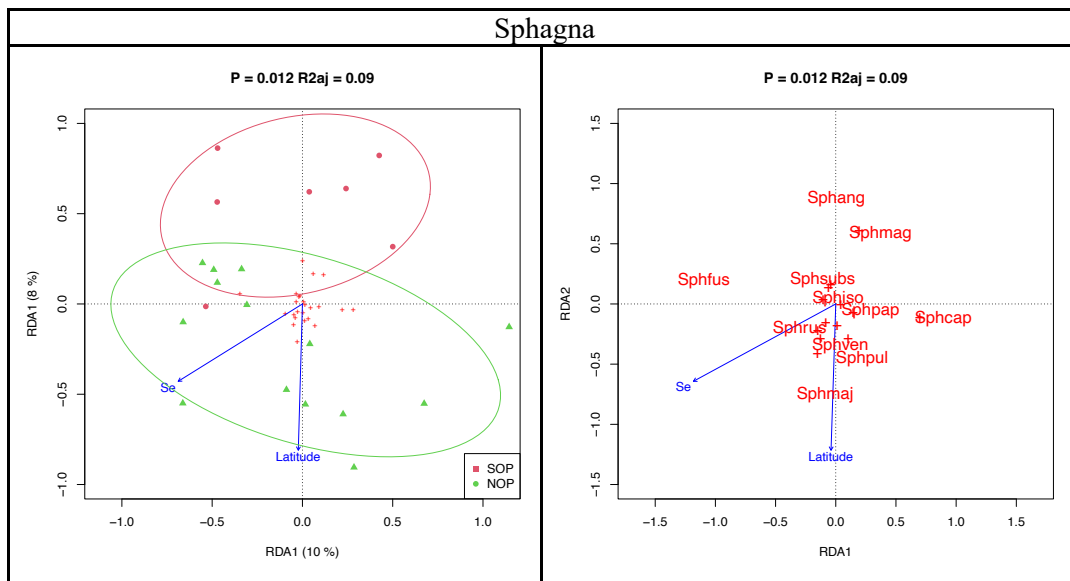


Figure G.2 continued



ANNEXE H

PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE AVEC LES MUSKEGS  
SEULS—VARIANCE PARTITIONING FOR MUSKEG SITES ALONE



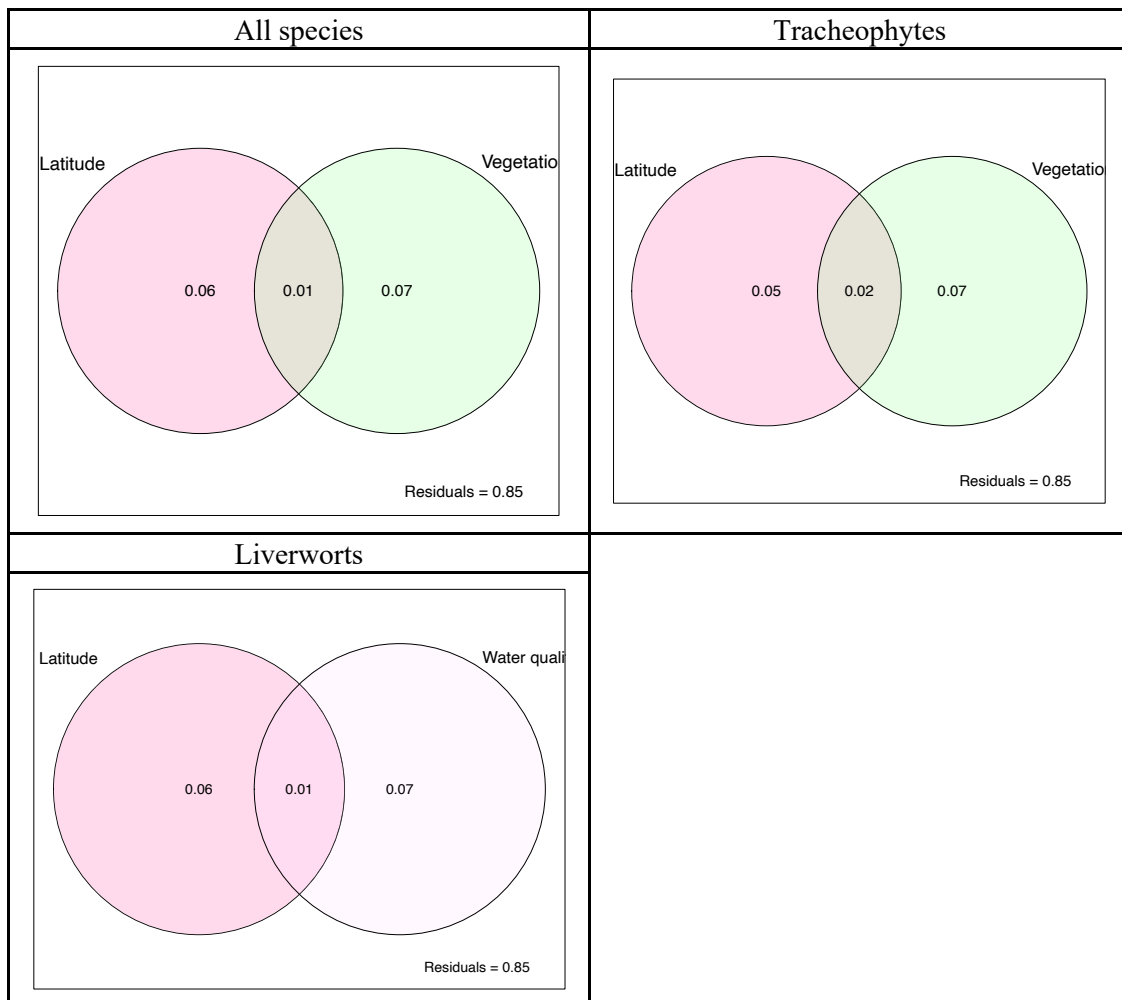


Figure H.1 Variance partitioning for Muskegs alone for each taxonomic group. Venn diagrams were created with the *varpart* function of the *vegan* package in R. Areas that do not overlap correspond to significant categories of environmental variables that were selected based on ANOVA tests. The explained variances shown by overlapping areas cannot be tested, and therefore, are only presented as relative information. Variance numbers correspond solely to the area with which they are associated. There were no significant models for Sphagna and Bryophytes, hence, these are not shown.

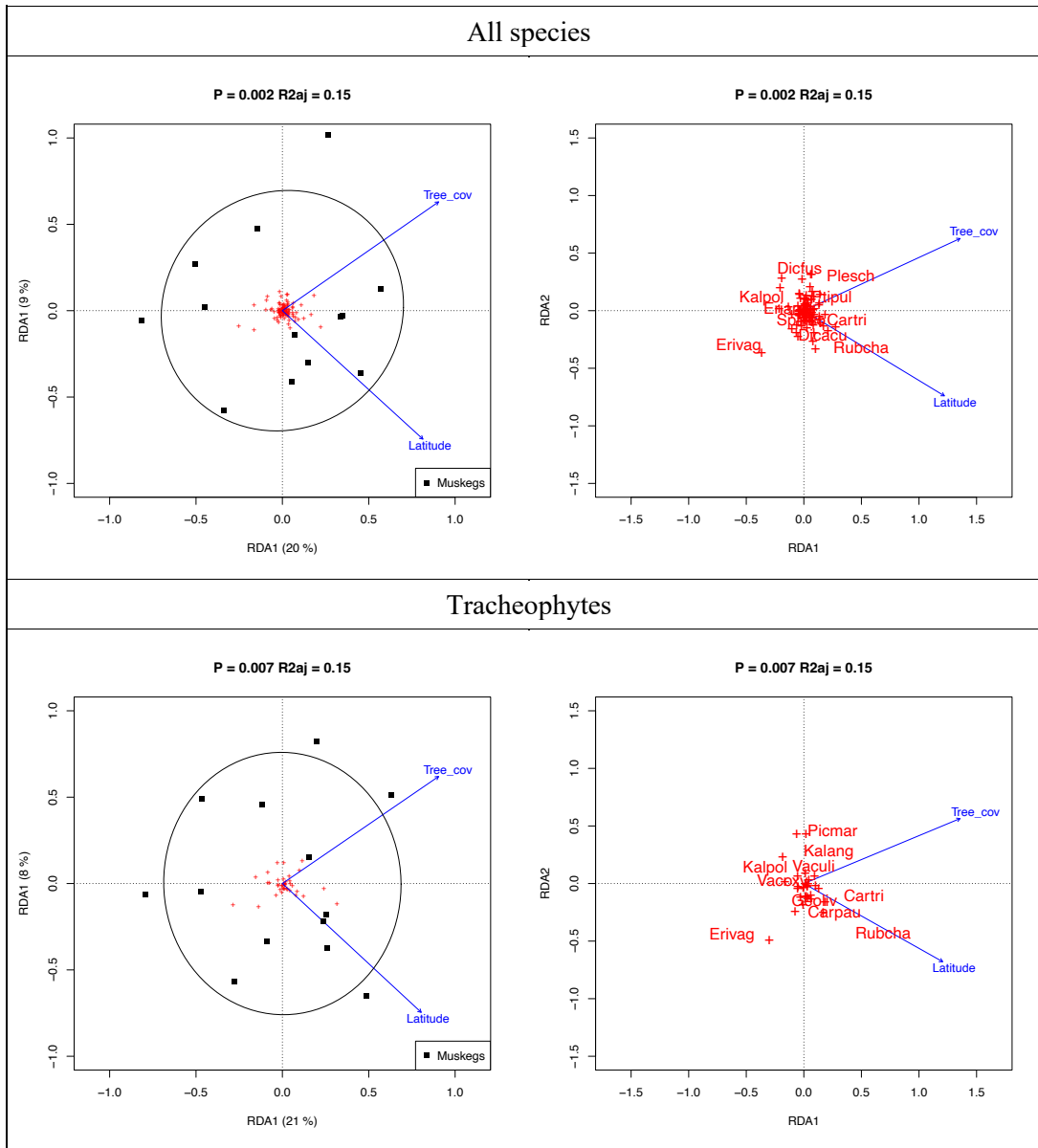
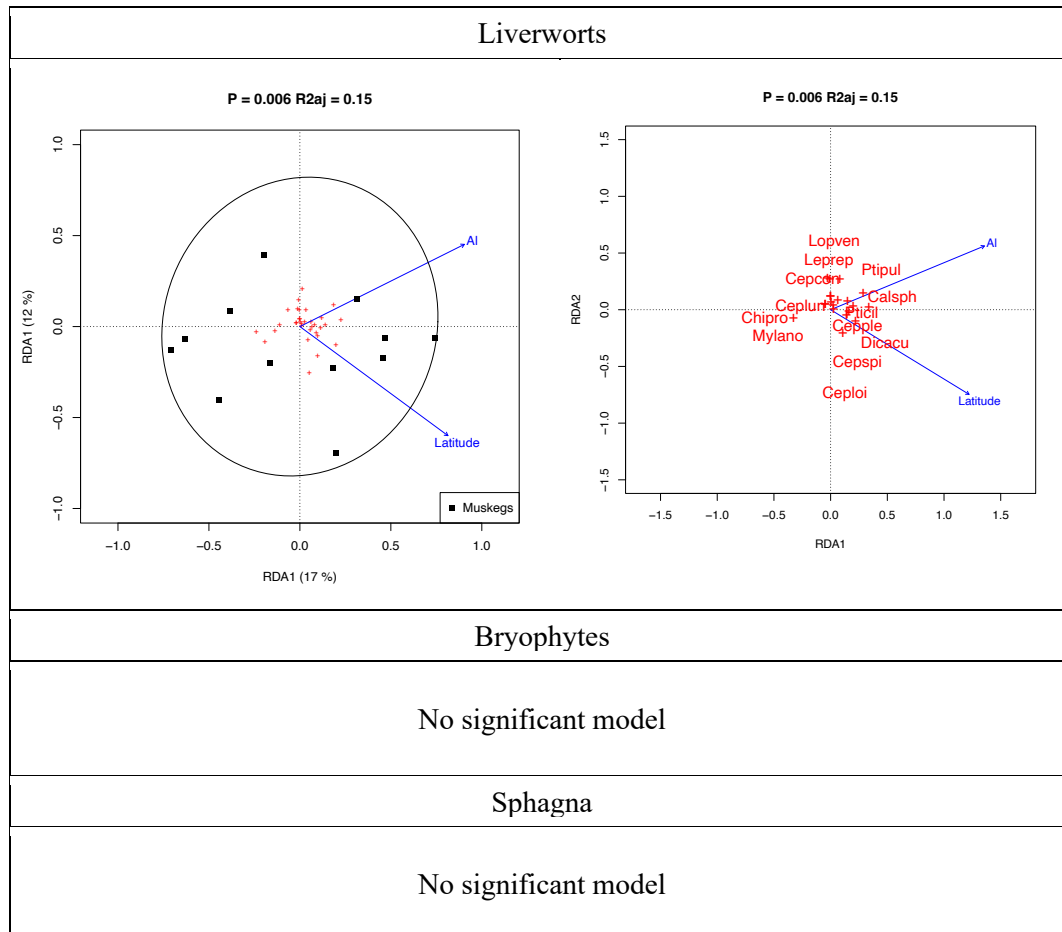


Figure H.2 Ordinations based on selected environmental variables for species of Muskegs (removal of SOPs and NOPs). On the left are correlation triplots according to different taxonomic groups. Site symbols and colours show peatland types previously identified from community composition analysis (Indorf et al., in revision). Ellipses represent approximately 75% confidence intervals for each site grouping. On the right are distance biplots of the same RDA ordinations.

Figure H.2 continued



ANNEXE I

SCHEMA GÉNÉRAL DU MODÈLE DIGIBOG—GENERAL SCHEMA OF  
THE DIGIBOG MODEL

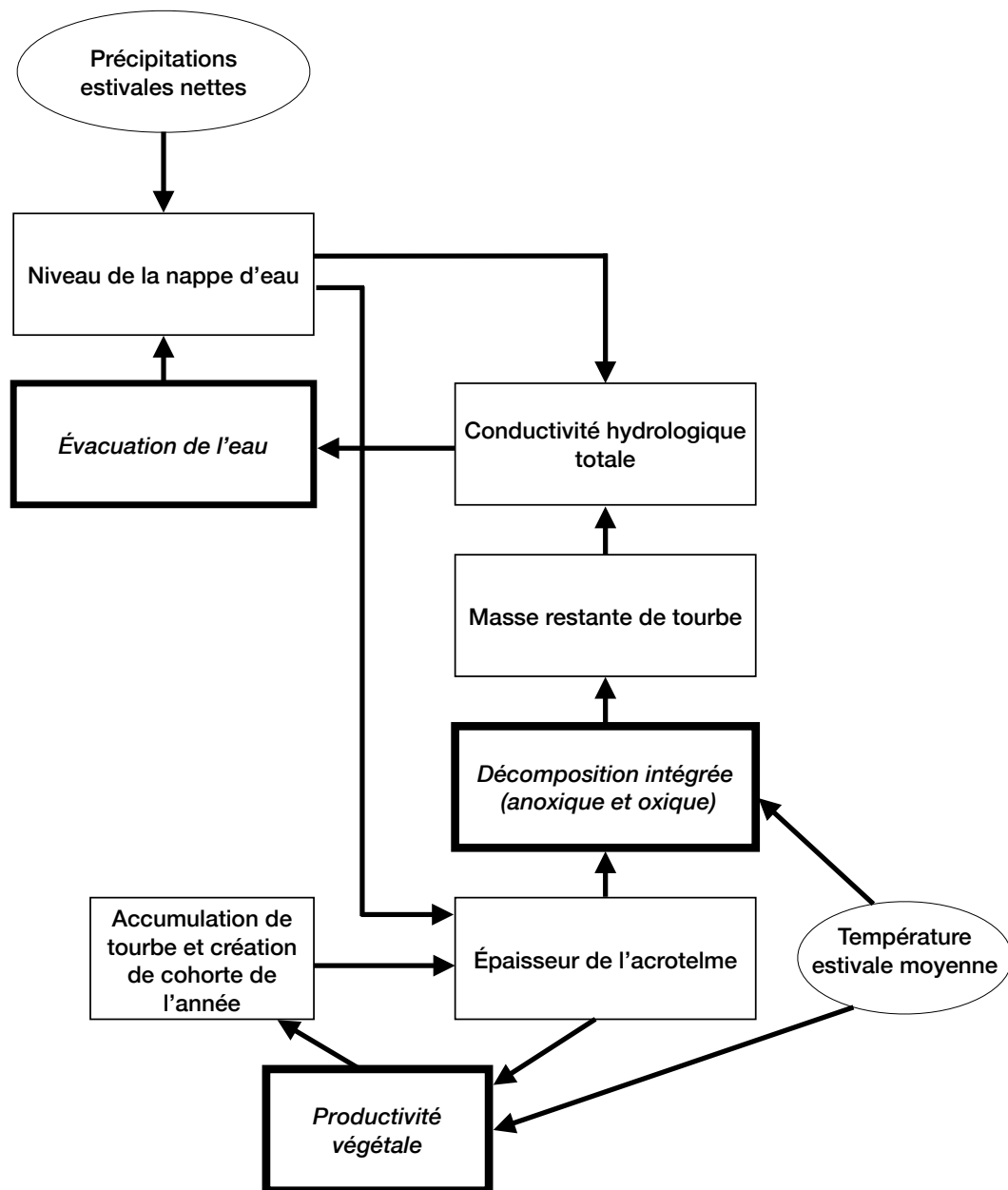


Figure I.1 Schéma général du modèle utilisé en une dimension, d'après Morris et al. (2011). Les cercles indiquent les deux variables d'entrée. Les boîtes plus foncées avec du script en italique indiquent les trois étapes accomplies à chaque itération du modèle (pas de temps = 1 année). Les autres boîtes soulignent les étapes et les formules qui relient les trois étapes. Les flèches indiquent la direction du transfert d'information, mais pas la relation de ce transfert (par exemple une relation négative ou positive).

## ANNEXE J

## LES ÉQUATIONS DU MODÈLE—MODEL EQUATIONS

Les équations décrites ci-après sont présentées pour montrer la construction mathématique générale du modèle. Elles sont essentiellement les mêmes que pour le modèle III du DigiBog (Morris et al., 2015). Cet article de 2015 et les articles qui y sont référencés expliquent plus en détail la construction du modèle.

La décomposition intégrée est comprise comme l'ensemble des taux de décomposition calculés en fonction de la situation oxygène de chaque cohorte à chaque pas de temps. Des taux de base sont considérés pour les cohortes en situation oxygène ( $\alpha_{ox}$ ) et pour celles en situation anoxygène ( $\alpha_{an}$ ). Pour les cohortes qui sont à la fois en situation oxygène et anoxygène ; la décomposition totale est calculée en fonction de la proportion d'inondation de la cohorte.

Pour la décomposition oxygène :

$$\alpha_{ox,T} = m^x \cdot \alpha_{ox} \cdot Q_{10}^{\left(\frac{T}{10}\right)}$$

Eq. 1

Pour la décomposition anoxygène :

$$\alpha_{an,T} = m^x \cdot \alpha_{an} \cdot Q_{10}^{\left(\frac{T}{10}\right)}$$

Eq. 2

Ce taux est aussi modulé par la température ( $T$ ), dans l'hypothèse que les températures plus élevées stimulent davantage les processus de décomposition. Cette relation non linéaire est estimée par un coefficient thermique ( $Q_{10}$ ). Et finalement, un facteur de récalcitrance de la tourbe est incorporé à l'équation par la part fractionnelle de la masse restante ( $m$ ) en grammes, élevée à la puissance  $x$  qui est un paramètre fixe. Ce facteur de récalcitrance cherche à modéliser la propriété de la tourbe qui résiste naturellement à la décomposition.

Une fois la masse intégrale calculée pour l'ensemble des cohortes, le calcul de la hauteur de la tourbière se fait simplement en divisant la masse par la masse volumique de la tourbe, qui, elle, a une valeur fixe dans ce modèle. Nous avons choisi la masse volumique moyenne observée pour cette valeur : 0,06873.

Une fois la décomposition de chaque cohorte calculée, la masse restante de tourbe est calculée, ce qui permet de connaître la nouvelle hauteur de la colonne de tourbe. Ensuite la conductivité hydrologique ( $K$ ) est calculée pour chaque cohorte avant de les additionner pour avoir la conductivité hydrologique intégrale. Cette variable représente la capacité de la tourbière à évacuer l'eau qui arrive par les précipitations. L'équation pour calculer la conductivité hydrologique ( $K$ ) de chaque cohorte se présente comme telle :

$$K = ae^{bm}$$

Eq. 3

Les paramètres  $a$  et  $b$  décrivent la relation entre la conductivité hydrologique et la décomposition ; cette dernière étant représentée par  $m$ , la masse restant de la cohorte. Cette variable est calculée à la fin de chaque itération pour servir au calcul du niveau de la nappe à l'itération suivante.

Une équation différentielle sert à calculer le changement de la hauteur de la nappe au centre d'une tourbière bombée et circulaire. Cette équation s'apparente à l'équation dite *approximation de Boussinesq* qui cherche à décrire l'écoulement latéral de l'eau dans un aquifère peu profond, dit la *loi de Darcy* (Belyea & Baird, 2006; Clymo, 1984; Morris et al., 2012). La hauteur d'eau évacuée grâce à la conductivité hydrologique est soustraite de la hauteur des précipitations nettes ( $U$ ). Le rayon de la tourbière ( $L$ ) est en centimètres. Pour ce modèle,  $L$  est considéré comme une valeur fixe et non modulable dans le temps. Le résultat est divisé par la porosité ( $\theta$ ), qui est aussi une valeur fixe.

$$\frac{\delta H}{\delta t} = \frac{U - \frac{2KH^2}{L^2}}{\theta}$$

Eq. 4

En additionnant  $\delta H$  et  $H_{t-1}$ , nous obtenons la hauteur de la nappe ou de la colonne d'eau pour l'itération en cours.

Avant de terminer l'itération, la productivité végétale ( $p$ ) est calculée comme la masse de matière organique ( $\text{g.cm}^{-2}$ ) produite lors d'une itération du modèle. Cette équation quadratique se calcule à partir de la profondeur de la nappe (en cm) depuis la surface de la tourbe ( $z$ ). Ce  $z$  n'est autre que la différence entre la hauteur de la colonne de tourbe et celle de la colonne d'eau, c'est-à-dire, la profondeur de nappe. La valeur optimale de  $z$  se situe autour de 10 cm (Belyea & Clymo, 2001). Si  $z$  dépasse 66,8 cm, la productivité est considérée nulle en raison d'un éloignement de la nappe trop important (Morris et al., 2012).



$$p = (9,3 + 1,33z - 0,22z^2)^2 \cdot 0,0001 \cdot \frac{T}{T_{ref}}$$

Eq. 5

L'équation de base a été calibrée pour une tourbière au Royaume Uni (Belyea & Clymo, 2001). Morris et al. (2015) y a ajouté un facteur d'ajustement pour prendre en compte l'influence de la température ( $T$ ) par rapport à la température de référence ( $T_{ref}$ ) utilisée dans le modèle de base (Belyea & Clymo, 2001). Cette température ( $T$ ) est la moyenne des températures journalières de la période de croissance.

ANNEXE K

SIMULATIONS DES TEMPÉRATURES, DES PRÉCIPITATIONS ET DE  
LA NAPPE—SIMULATIONS OF TEMPERATURES, PRECIPITATIONS  
AND WATER TABLE

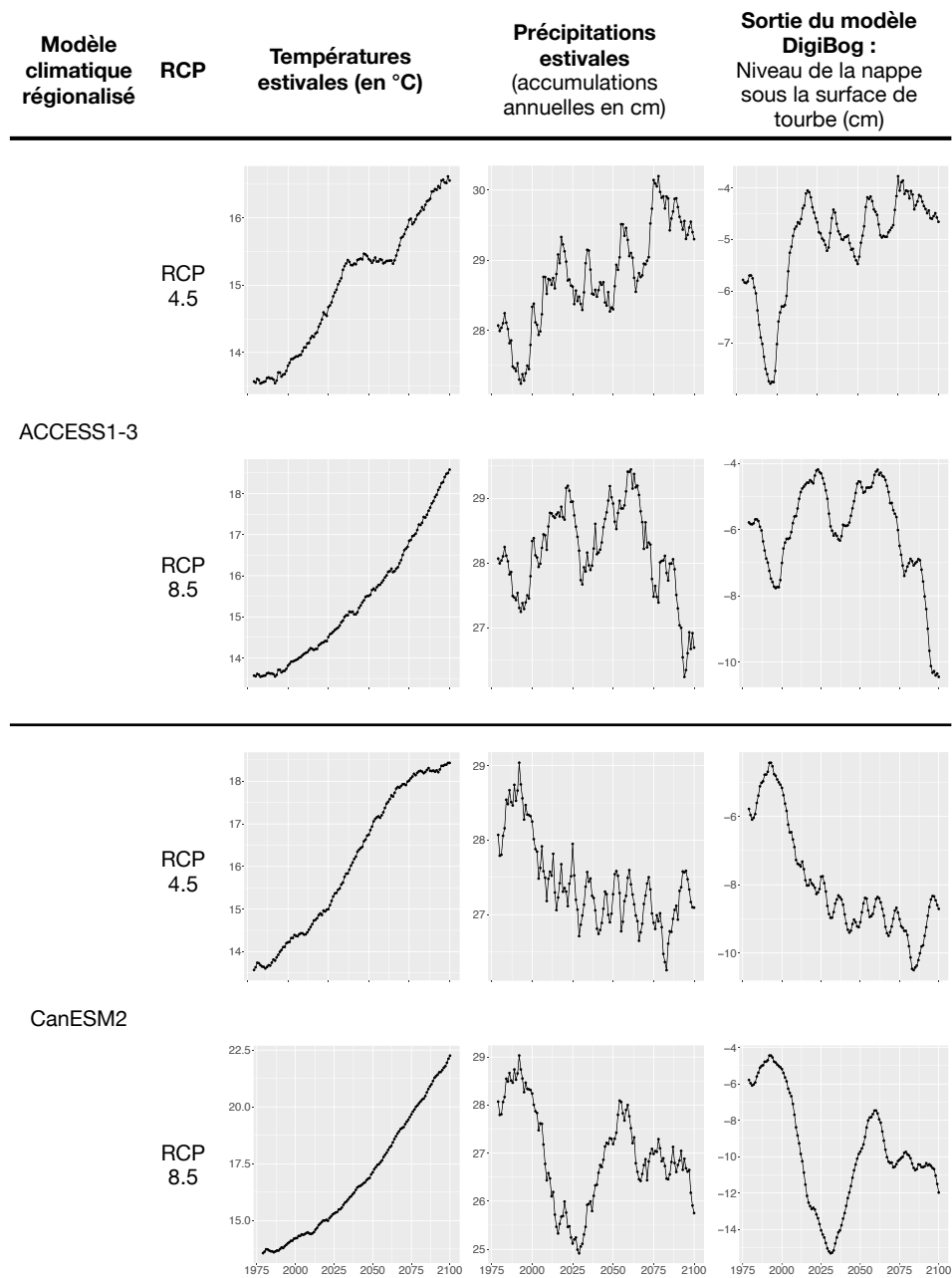


Figure K.1 Sorties de modèle par MCR (températures, précipitations et profondeurs de nappe) et par scénario d'émission de GES. L'ensemble des 20 simulations sont présentées.

Figure K.1 suite

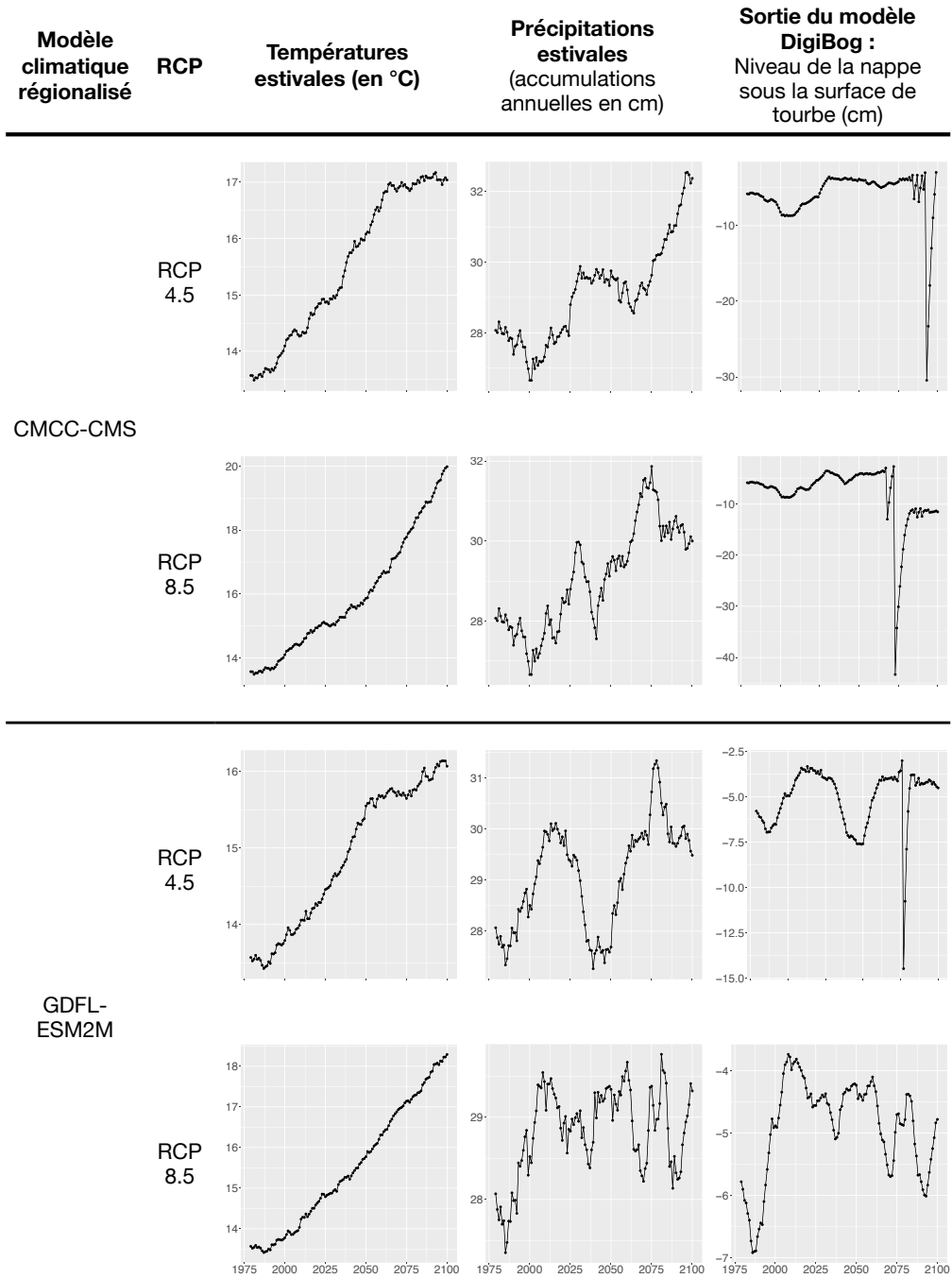


Figure K.1 suite

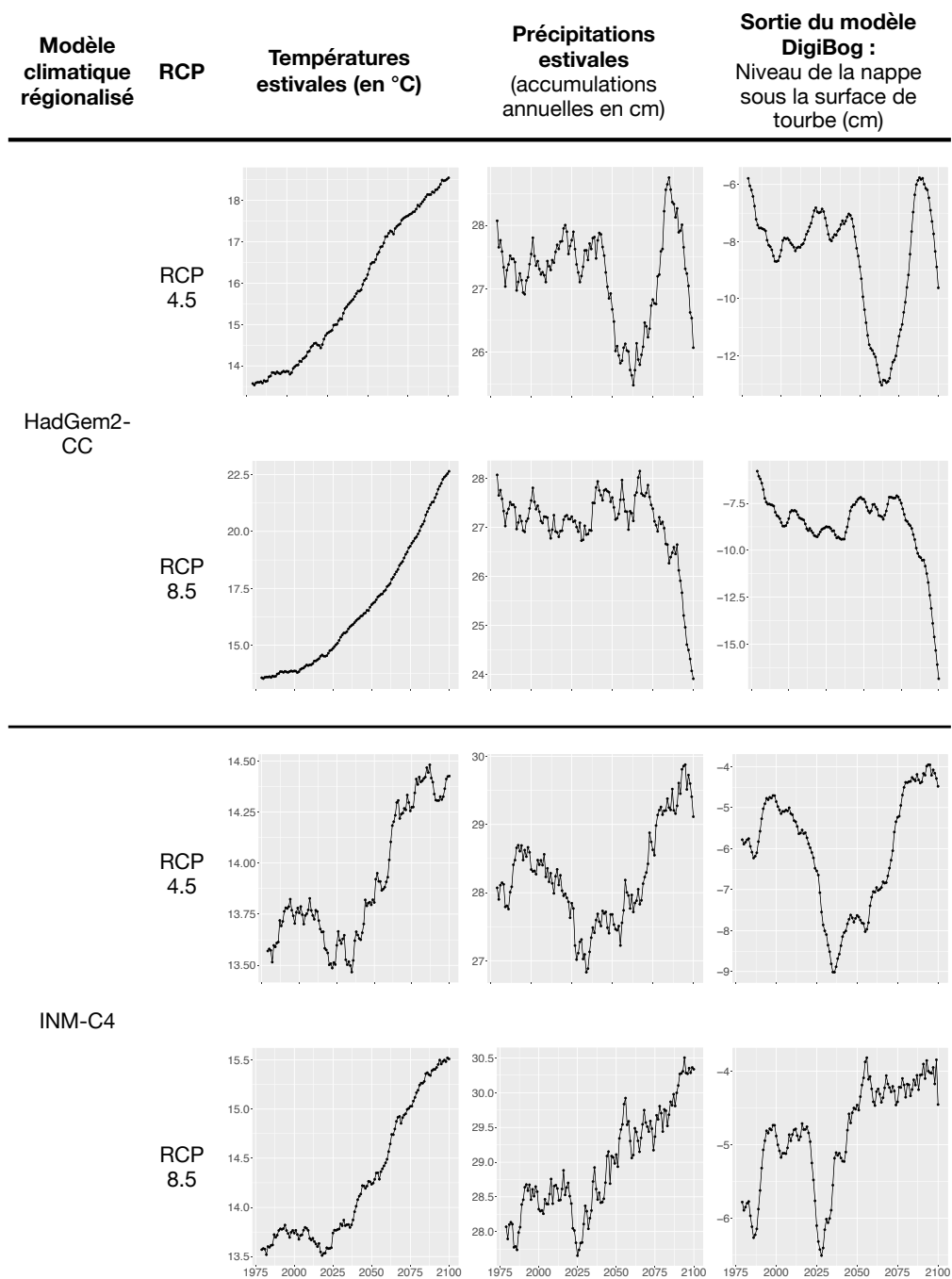


Figure K.1 suite

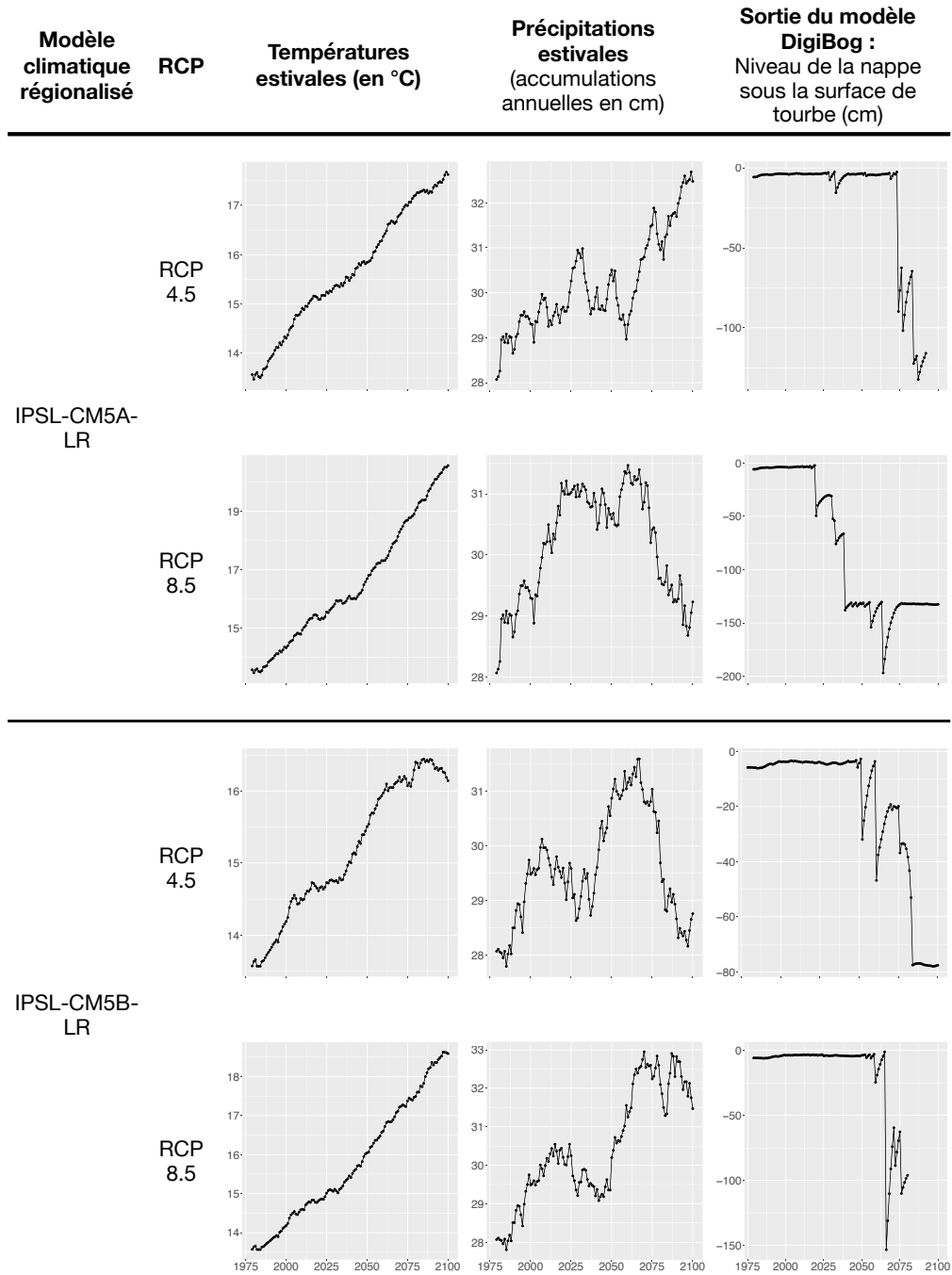
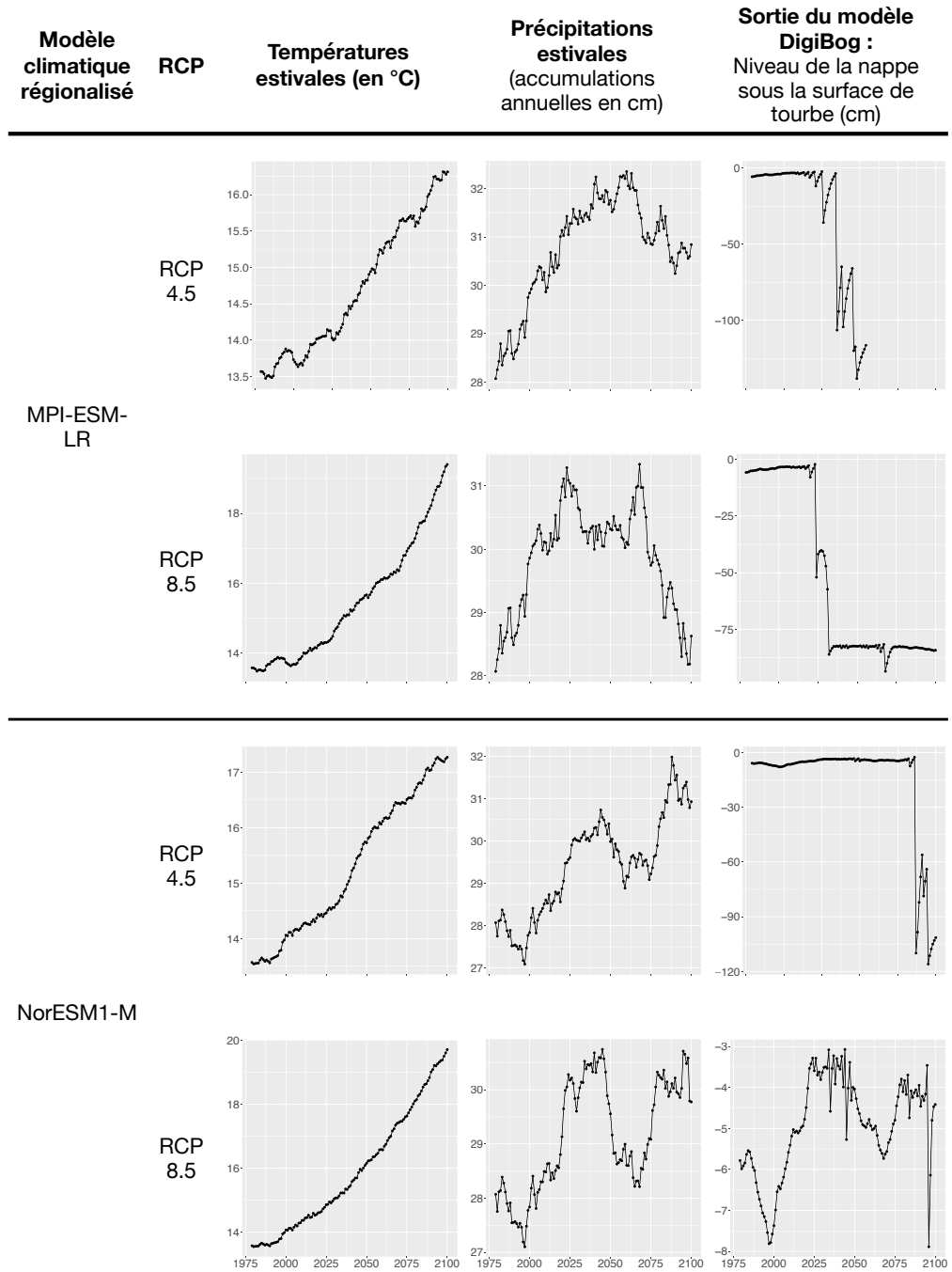


Figure K.1 suite



## RÉFÉRENCES

- Aitchison, J. (1984). The statistical analysis of geochemical compositions. *Journal of the International Association for Mathematical Geology*, 16(6), 531-564. <https://doi.org/10.1007/bf01029316>
- Altermatt, F., Little, C. J., Maechler, E., Wang, S., Zhang, X., & Blackman, R. C. (2020). Uncovering the complete biodiversity structure in spatial networks: the example of riverine systems. *Oikos*, 129(5), 607-618. <https://doi.org/10.1111/oik.06806>
- Andersen, R., Poulin, M., Borcard, D., Laiho, R., Laine, J., Vasander, H., & Tuittila, E. T. (2011). Environmental control and spatial structures in peatland vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 22(5), 878-890. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01295.x>
- Anderson, M. G., & Ferree, C. E. (2010). Conserving the stage: climate change and the geophysical underpinnings of species diversity. *PloS one*, 5(7), e11554. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011554>
- Andrus, R. E. (1986). Some aspects of Sphagnum ecology. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 416-426. <https://doi.org/10.1139/b86-057>
- Arlen-Pouliot, Y., & Payette, S. (2015). The influence of climate on pool inception in boreal fens. *Botany*, 93(10), 637-649. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0048>
- Asada, T., Warner, B. G., & Pojar, J. (2003). Environmental factors responsible for shaping an open peatland forest complex on the hypermaritime north coast of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2380-2394. <https://doi.org/10.1139/x03-174>
- Ayotte, G., & Rochefort, L. (2019). *Les sphaignes de l'Est du Canada*. Editions JFD. <https://doi.org/10.7202/1068219ar>
- Bacon, K. L., Baird, A. J., Blundell, A., Bourgault, M. A., Chapman, P. J., Dargie, G., Dooling, G. P., Gee, C., Holden, J., Kelly, T., McKendrick-Smith, K. A., Morris, P. J., Noble, A., Palmer, S. M., Quillet, A., Swindles, G. T., Watson, E. J., & Young, D. M. (2017). Questioning ten common assumptions about peatlands. *Mires and peat*, 19, Article 12. <https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.253>



- Baird, A. J., Morris, P. J., & Belyea, L. R. (2012). The DigiBog peatland development model 1: Rationale, conceptual model, and hydrological basis. *Ecohydrology*, 5(3), 242-255. <https://doi.org/10.1002/eco.230>
- Balliston, N., & Price, J. S. (2022). Beyond fill and spill: Hydrological connectivity in a sub-arctic bog-fen-tributary complex in the Hudson Bay Lowlands, Canada. *Hydrological processes*, 36(4), e14575. <https://doi.org/10.1002/hyp.14575>
- Barbé, M. (2016). *Dynamique des communautés bryophytiques en pessière noire à mousses de l'ouest du Québec: Rôles des îlots résiduels post-feu* [Thèse de doctorat, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/690/>
- Barbé, M., Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2016). So close and yet so far away: long-distance dispersal events govern bryophyte metacommunity reassembly. *Journal of Ecology*, 104(6), 1707-1719. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12637>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters*, 15(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Belyea, L. R., & Baird, A. J. (2006). Beyond “the limits to peat bog growth”: Cross-scale feedback in peatland development. *Ecological Monographs*, 76(3), 299-322. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0299:btltpb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0299:btltpb]2.0.co;2)
- Belyea, L. R., & Clymo, R. (2001). Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1473), 1315-1321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1665>
- Belyea, L. R., & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 402-416. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Belyea, L. R., & Malmer, N. (2004). Carbon sequestration in peatland: Patterns and mechanisms of response to climate change. *Global Change Biology*, 10(7), 1043-1052. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00783.x>
- Bendell-Young, L., & Pick, F. R. (1995). Contrasting the geochemistry of aluminum among peatlands. *Water, Air, and soil pollution*, 81(3), 219-240. <https://doi.org/10.1007/bf01104012>

- Bengtsson, F., Granath, G., & Rydin, H. (2016). Photosynthesis, growth, and decay traits in Sphagnum—a multispecies comparison. *Ecology and evolution*, 6(10), 3325-3341. <https://doi.org/10.1002/ece3.2119>
- Bergeron, Y., Bouchard, A., & Massicotte, G. (1986). Gradient analysis in assessing differences in community pattern of three adjacent sectors within Abitibi, Quebec. *Vegetatio*, 64(2-3), 55-65. <https://doi.org/10.1007/bf00044781>
- Bertrand, G., Ponçot, A., Pohl, B., Lhosmot, A., Steinmann, M., Johannet, A., Pinel, S., Caldirak, H., Artigue, G., & Binet, P. (2021). Statistical hydrology for evaluating peatland water table sensitivity to simple environmental variables and climate changes application to the mid-latitude/altitude Frasne peatland (Jura Mountains, France). *Science of The Total Environment*, 754, 141931. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141931>
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., De Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., & Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479(7374), 517. <https://doi.org/10.1038/nature10548>
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2004). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6c – Plaine du lac Opémisca, 6d – Coteaux du lac Assinica, 6e – Coteaux de la rivière Nestaocano, 6f – Coteaux du lac Mistassini et 6g – Coteaux du lac Manouane*. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/regions-ecologiques-6c-6d-6e-6f-6g/>
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2005). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 6a - Plaine du lac Matagami et 6b - Plaine de la baie de Rupert*. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations. <https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/inventaire/guide-ecologique-6ab.pdf>
- Bois-Charlebois, M. (2018). *Les défis de la compensation des impacts sur les milieux humides dans le nord du Québec: Étude de cas en territoire Cri* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/796/>

- Bondu, R., Cloutier, V., Rosa, E., & Roy, M. (2020). An exploratory data analysis approach for assessing the sources and distribution of naturally occurring contaminants (F, Ba, Mn, As) in groundwater from southern Quebec (Canada). *Applied Geochemistry*, 114, 104500. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2019.104500>
- Booth, R. K. (2010). Testing the climate sensitivity of peat-based paleoclimate reconstructions in mid-continental North America. *Quaternary Science Reviews*, 29(5-6), 720-731. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.018>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Boreal peatland ecosystems*. (2006). (R. K. Wieder & D. H. Vitt, Dir. vol. 188). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9>
- Boudreault, C., Paquette, M., Fenton, N. J., Pothier, D., & Bergeron, Y. (2018). Changes in bryophytes assemblages along a chronosequence in eastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(7), 821-834. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0352>
- Bragazza, L., Rydin, H., & Gerdol, R. (2005). Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, 177(2), 223-236. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-2182-2>
- Bragazza, L., Siffi, C., Iacumin, P., & Gerdol, R. (2007). Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(1), 257-267. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.07.014>
- Braun-Blanquet, J. (1928). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* [Fondamentaux de l'étude de la végétation]. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-02056-2>
- Bridgham, S. D., Pastor, J., Janssens, J. A., Chapin, C., & Malterer, T. J. (1996). Multiple limiting gradients in peatlands: a call for a new paradigm. *Wetlands*, 16(1), 45-65. <https://doi.org/10.1007/bf03160645>
- Brodo, I. M., Sharnoff, S. D., & Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. Yale University Press.

- Brooke, C. (2008). Conservation and adaptation to climate change. *Conservation Biology*, 22(6), 1471-1476. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01031.x>
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M., & Anthelme, F. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 18-34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S. J., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P., & D'esmet, P. O., G. (2010+). *VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada*. Repéré le 28 mars 2022 à <http://data.canadensys.net/vascan/>
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, 18(3), 119-125. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)00045-9)
- Bueno de Mesquita, C. P., Tillmann, L. S., Bernard, C. D., Rosemond, K. C., Molotch, N. P., & Suding, K. N. (2018). Topographic heterogeneity explains patterns of vegetation response to climate change (1972–2008) across a mountain landscape, Niwot Ridge, Colorado. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1), e1504492. <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1504492>
- Butterfield, B. J., Betancourt, J. L., Turner, R. M., & Briggs, J. M. (2010). Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. *Ecology*, 91(4), 1132-1139. <https://doi.org/10.1890/09-0145.1>
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6224-7\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6224-7_6)
- Campbell, D. R., & Rochefort, L. (2001). La végétation: gradients. Dans S. Payette & L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (p. 129-140). Presses Universitaires Laval.
- Caners, R. T., Macdonald, S. E., & Belland, R. J. (2013). Linking the biological traits of boreal bryophytes to forest habitat change after partial harvesting. *Forest ecology and management*, 303, 184-194. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.019>
- Capblancq, T., & Forester, B. R. (2021). Redundancy analysis: A Swiss Army Knife for landscape genomics. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(12), 2298-2309. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13722>

- Carpenter, S. R., & Brock, W. A. (2006). Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology letters*, 9(3), 311-318. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00877.x>
- Centre d'expertise en analyse environnemental du Québec. (2020). *Détermination des métaux: méthode par spectrométrie de masse à source ionisante au plasma d'argon. MA. 200–Mét 1.2, Rév. 7*. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques. <https://www.ceaeq.gouv.qc.ca/methodes/pdf/MA200Met12.pdf>
- Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales. (2022). *Outils et Ressources pour un Traitement Optimisé de la LANGue*. Laboratoire analyse et traitement informatique de la langue française (ATILF), Centre national de la recherche scientifique (CNRS). Repéré le 26 décembre 2022 à <https://www.cnrtl.fr>
- Cerrejón Lozano, C. (2022). *Understanding the biodiversity patterns of cryptogams (bryophytes and lichens) in boreal forests through remote sensing/Comprendre les patrons de biodiversité des cryptogames (bryophytes et lichens) dans les forêts boréales grâce à la télédétection* [Thèse de doctorat, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/1381/>
- Charman, D. J. (2007). Summer water deficit variability controls on peatland water-table changes: implications for Holocene palaeoclimate reconstructions. *The Holocene*, 17(2), 217-227. <https://doi.org/10.1177/0959683607075836>
- Charron, I. (2016). *Guide sur les scénarios climatiques: utilisation de l'information climatique pour guider la recherche et la prise de décision en matière d'adaptation*. Ouranos. <https://www.ouranos.ca/fr/publications/guide-sur-les-scenarios-climatiques-utilisation-de-linformation-climatique-pour-guider>
- Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489-498. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1311-7>
- Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328(5984), 1388-1391. <https://doi.org/10.1126/science.1187820>
- Chaudhary, N., Miller, P. A., & Smith, B. (2017). Modelling Holocene peatland dynamics with an individual-based dynamic vegetation model. *Biogeosciences*, 14(10), 2571-2596. <https://doi.org/10.5194/bg-14-2571-2017>
- Chiapusio, G., Binet, P., Bertheau, C., & Priault, P. (2022). Sphagnum physiological responses to elevated temperature, nitrogen, CO<sub>2</sub> and low moisture in

- laboratory and in situ microhabitats: a review. *Aquatic Ecology*, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09924-8>
- Clymo, R. S. (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 303(1117), 605-654. <http://www.jstor.org/stable/2396128>
- Cohen, D. J. (2011). The beginnings of agriculture in China: A multiregional view. *Current Anthropology*, 52(S4), S273-S293. <https://doi.org/10.1086/659965>
- Coles, B., Coles, J., & Jørgensen, M. S. (1999). *Bog bodies, sacred sites and wetland archaeology : proceedings of a conference held by WARP and the National Museum of Denmark, in conjunction with Silkeborg Museum, Jutland, 13-16 septembre 1996*. Wetland Archaeology Research Project (WARP).
- Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire de la Baie-James. (2010). *Portrait hydrique de la Baie-James C09-02*. Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. <https://www.greibj.ca/fr/documentation-fr/category/15-crrntbj?download=416:portrait-hydrique-de-la-baie-james>
- Cooper, D. J., Wolf, E. C., Ronayne, M. J., & Roche, J. W. (2015). Effects of groundwater pumping on the sustainability of a mountain wetland complex, Yosemite National Park, California. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 3, 87-105. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2014.10.002>
- Cree Programs. (2019). *Cree-English-French Dictionary*. eastcree.org. Repéré le 4 January 2023 à <https://dictionary.eastcree.org>
- Crosby, M. R., Magill, R. E., Allen, B., & He, S. (1999). *A checklist of the mosses*. Missouri Botanical Garden.
- Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415, 23. <https://doi.org/10.1038/415023a>
- d'Orbigny, C. (1843). *Dictionnaire universel d'histoire naturelle* (vol. 8). Renard, Martinet et Cie.
- Davies, C. E., Moss, D., & Hill, M. O. (2004). *EUNIS Habitat Classification Revised 2004*. European Environment Agency, European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. <https://eunis.eea.europa.eu/references/1473>
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J. C., Macek, P., Sebastià, M. T., & Lavorel, S. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale

- and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 475-486. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- De Meester, L., Vanoverbeke, J., Kilsdonk, L. J., & Urban, M. C. (2016). Evolving perspectives on monopolization and priority effects. *Trends in ecology & evolution*, 31(2), 136-146. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.009>
- de Sousa, F., Foster, P. G., Donoghue, P. C., Schneider, H., & Cox, C. J. (2019). Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.). *New Phytologist*, 222(1), 565-575. <https://doi.org/10.1111/nph.15587>
- Del Giudice, R., & Lindo, Z. (2017). Short-term leaching dynamics of three peatland plant species reveals how shifts in plant communities may affect decomposition processes. *Geoderma*, 285, 110-116. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.09.028>
- Devito, K., Creed, I., Gan, T., Mendoza, C., Petrone, R., Silins, U., & Smerdon, B. (2005). A framework for broad-scale classification of hydrologic response units on the Boreal Plain: is topography the last thing to consider? *Hydrological Processes: An International Journal*, 19(8), 1705-1714. <https://doi.org/10.1002/hyp.5881>
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. Dans M. L. Cody & J. M. Diamond (dir.), *Ecology and evolution of communities* (p. 342-444). Belknap Press de Harvard University Press.
- Dieleman, C. M., Branfireun, B. A., McLaughlin, J. W., & Lindo, Z. (2015). Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability. *Global Change Biology*, 21(1), 388-395. <https://doi.org/10.1111/gcb.12643>
- Dimitrov, D. D., Bhatti, J. S., & Grant, R. F. (2014). The transition zones (ecotone) between boreal forests and peatlands: Modelling water table along a transition zone between upland black spruce forest and poor forested fen in central Saskatchewan. *Ecological Modelling*, 274, 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.11.030>



- Dionne, J.-C. (1978). Formes et phénomènes périglaciaires en Jamésie, Québec subarctique. *Géographie physique et Quaternaire*, 32(3), 187-247. <https://doi.org/10.7202/1000303ar>
- Dixon, S. J., Kettridge, N., Moore, P. A., Devito, K. J., Tilak, A. S., Petrone, R. M., Mendoza, C. A., & Waddington, J. M. (2017). Peat depth as a control on moss water availability under evaporative stress. *Hydrological processes*, 31(23), 4107-4121. <https://doi.org/10.1002/hyp.11307>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., & Leitão, P. J. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Du Rietz, G. E. (1954). Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord-und mitteleuropäischen Moore [L'utilisation des concentrations de minéraux dans l'eau du sol comme indicateurs des divisions naturelles des tourbières d'Europe centrale et septentrionale.]. *Vegetatio*, 5(1), 571-585. <https://doi.org/10.1007/bf00299611>
- Ducruc, J.-P., Poisson, F., Gerardin, V., Domon, G., Ruiz, J., & Medina Mena, J. E. (2019). *Le cadre écologique de référence du Québec : perspectives historiques, concepts et applications*. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques. <https://numerique.banq.qc.ca/patrimoine/details/52327/4222679>
- Fattorini, S., Di Biase, L., & Chiarucci, A. (2019). Recognizing and interpreting vegetational belts: New wine in the old bottles of a von Humboldt's legacy. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1643-1651. <https://doi.org/10.1111/jbi.13601>
- Faubert, J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador*. Société québécoise de bryologie.
- Faubert, J., Anions, M., Favreau, M., Higgins, K. L., Lamond, M., Lapointe, M., Lavoie, A., Leclerc, S., Nadeau, S., & collaborateurs. (2014+). *Base de données des bryophytes du Québec-Labrador (BRYOQUEL)*. Société québécoise de bryologie. Repéré le 28 mars 2022 à <http://societequebecoisedebryologie.org>
- Favre, Y. (1998). *Tourbières, paradoxes de lumière*. Florilège.



- Feldman, M. (2023). *Les effets relatifs des variables caractérisant les petits étangs, et des interactions avec les prédateurs, sur l'occupation et l'abondance des espèces des trois groupes de vertébrés dans le Nord-du-Québec* [Thèse de doctorat, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/1477/>
- Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2008). Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological conservation*, *141*(5), 1389-1399. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.03.019>
- Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2013). Stochastic processes dominate during boreal bryophyte community assembly. *Ecology*, *94*(9), 1993-2006. <https://doi.org/10.1890/12-1944.1>
- Fenton, N. J., & Frego, K. A. (2005). Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological conservation*, *122*(3), 417-430. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.09.003>
- Ferlatte, M., Quillet, A., Larocque, M., Cloutier, V., Pellerin, S., & Paniconi, C. (2015). Aquifer–peatland connectivity in southern Quebec (Canada). *Hydrological processes*, *29*(11), 2600-2612. <https://doi.org/10.1002/hyp.10390>
- Fernandez-Turiel, J. L., Llorens, J. F., López-Vera, F., Gómez-Artola, C., Morell, I., & Gimeno, D. (2000). Strategy for water analysis using ICP-MS. *Fresenius' journal of analytical chemistry*, *368*(6), 601-606. <https://doi.org/10.1007/s002160000552>
- Figueiredo, L., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., & Sarmento Cabral, J. (2019). Understanding extinction debts: spatio-temporal scales, mechanisms and a roadmap for future research. *Ecography*, *42*(12), 1973-1990. <https://doi.org/10.1111/ecog.04740>
- Flatberg, K. I. (2008). *Sphagnum venustum* (Bryophyta), a noticeable new species in sect. *Acutifolia* from Labrador, Canada. *Lindbergia*, 2-12. <https://www.jstor.org/stable/27809533>
- Fraser, C. J. D., Roulet, N. T., & Lafleur, M. (2001). Groundwater flow patterns in a large peatland. *Journal of Hydrology*, *246*(1-4), 142-154. [https://doi.org/10.1016/s0022-1694\(01\)00362-6](https://doi.org/10.1016/s0022-1694(01)00362-6)
- Frère Marie-Victorin. (1995). *Flore laurentienne* (L. Brouillet & I. Goulet, dir. 3e éd.). Presses de l'Université de Montréal.

- Frey, W., & Kürschner, H. (1995). Soziologie und Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten in Israel und Jordanien [Sociologie et stratégies de vie des bryophytes épiphytes en Israël et en Jordanie]. *Nova Hedwigia*, 61(1-2), 211-232.
- Frolking, S., Roulet, N. T., Tuittila, E., Bubier, J. L., Quillet, A., Talbot, J., & Richard, P. J. H. (2010). A new model of Holocene peatland net primary production, decomposition, water balance, and peat accumulation. *Earth System Dynamics*, 1(1), 1-21. <https://doi.org/10.5194/esd-1-1-2010>
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S. R., & Putten, W. H. (2005). Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology letters*, 8(12), 1283-1290. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x>
- Gallopín, G. C. (2006). Linkages between vulnerability, resilience, and adaptive capacity. *Global environmental change*, 16(3), 293-303. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.02.004>
- García-Girón, J., Lindholm, M., Heino, J., Toivonen, H., & Alahuhta, J. (2022). Historical contingency via priority effects counteracts environmental change on metacommunity dynamics across decades. *Limnology and Oceanography*, 67, S38-S53. <https://doi.org/10.1002/lno.11699>
- Gauthier, R. (2001). Les sphaignes. Dans S. Payette & L. Rochefort (Dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (p. 91-127). Presses Universitaires Laval.
- Gebhardt, S., Fleige, H., & Horn, R. (2010). Shrinkage processes of a drained riparian peatland with subsidence morphology. *Journal of soils and sediments*, 10(3), 484-493. <https://doi.org/10.1007/s11368-009-0130-9>
- Gignac, L. D., Halsey, L. A., & Vitt, D. H. (2000). A bioclimatic model for the distribution of Sphagnum-dominated peatlands in North America under present climatic conditions. *Journal of Biogeography*, 27(5), 1139-1151. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00458.x>
- Gignac, L. D., Vitt, D. H., Zoltai, S. C., & Bayley, S. E. (1991). Bryophyte response surfaces along climatic, chemical, and physical gradients in peatlands of western Canada. *Nova Hedwigia*, 53(1-2), 27-71. <https://doi.org/10.1007/bf00044922>

- Gillet, F. (1998). *La phytosociologie synusiale intégrée: Guide méthodologique*. Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel—Institut de Botanique.
- Gillson, L., Dawson, T. P., Jack, S., & McGeoch, M. A. (2013). Accommodating climate change contingencies in conservation strategy. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 135-142. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.008>
- Glaser, P. H. (1992). Raised bogs in eastern North America--regional controls for species richness and floristic assemblages. *Journal of Ecology*, 535-554. <https://doi.org/10.2307/2260697>
- Glaser, P. H., & Janssens, J. A. (1986). Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 395-415. <https://doi.org/10.1139/b86-056>
- Glaser, P. H., Janssens, J. A., & Siegel, D. I. (1990). The response of vegetation to chemical and hydrological gradients in the Lost River peatland, northern Minnesota. *The Journal of Ecology*, 1021-1048. <https://doi.org/10.2307/2260950>
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey botanical club*, 7-26. <https://doi.org/10.2307/2420377>
- Glime, J. M. (2007). Economic and ethnic uses of bryophytes. Dans Flora of North America Editorial Committee (dir.), *Flora of North America North of Mexico* (vol. 27, p. 14-41). [http://floranorthamerica.org/Main\\_Page](http://floranorthamerica.org/Main_Page)
- Glina, B., Piernik, A., Hulisz, P., Mendyk, Ł., Tomaszewska, K., Podlaska, M., Bogacz, A., & Sychalski, W. (2019). Water or soil—What is the dominant driver controlling the vegetation pattern of degraded shallow mountain peatlands? *Land Degradation & Development*, 30(12), 1437-1448. <https://doi.org/10.1002/ldr.3329>
- Glooschenko, W. A., Tarnocai, C., Zoltai, S. C., & Glooschenko, V. (1993). Wetlands of Canada and Greenland. Dans *Wetlands of the world: Inventory, ecology and management Volume I* (p. 415-514). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-015-8212-4\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-015-8212-4_11)
- Goetz, J. D., & Price, J. S. (2016). Ecohydrological controls on water distribution and productivity of moss communities in western boreal peatlands, Canada. *Ecohydrology*, 9(1), 138-152. <https://doi.org/10.1002/eco.1620>

- Gonzalez, P., Neilson, R. P., Lenihan, J. M., & Drapek, R. J. (2010). Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6), 755-768. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x>
- Górecki, K., Rastogi, A., Stróżecki, M., Gąbka, M., Lamentowicz, M., Łuców, D., Kayzer, D., & Juszczak, R. (2021). Water table depth, experimental warming, and reduced precipitation impact on litter decomposition in a temperate Sphagnum-peatland. *Science of The Total Environment*, 771, 145452. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145452>
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological applications*, 1(2), 182-195. <https://doi.org/10.2307/1941811>
- Gorham, E., & Janssens, J. A. (1992). Concepts of fen and bog re-examined in relation to bryophyte cover and the acidity of surface waters. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 61(1), 7-20. <https://doi.org/10.5586/asbp.1992.001>
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606-2621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:nmaosc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:nmaosc]2.0.co;2)
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., & Pärtel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews*, 87(1), 111-127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00187.x>
- Granath, G., Strengbom, J., & Rydin, H. (2010). Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession. *Ecology*, 91(10), 3047-3056. <https://doi.org/10.1890/09-2267.1>
- Granlund, L., Vesakoski, V., Sallinen, A., Kolari, T. H., Wolff, F., & Tahvanainen, T. (2021). Recent Lateral Expansion of Sphagnum Bogs Over Central Fen Areas of Boreal Aapa Mire Complexes. *Ecosystems*, 1-21. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00726-5>
- Grant, É. (en cours). *Connaissances traditionnelles autochtones sur les milieux humides en Eeyou Istchee - Baie-James et la santé de l'orignal comme indicateur de détérioration de son habitat* [Mémoire de maîtrise non publié, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue].

- Griffiths, N. A., & Sebestyen, S. D. (2016). Dynamic vertical profiles of peat porewater chemistry in a northern peatland. *Wetlands*, 36(6), 1119-1130. <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0829-5>
- Grondin, P., & Ouzilleau, J. (1980). Les tourbières du sud de la Jamésie, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(3), 267-299. <https://doi.org/10.7202/1000413ar>
- Grosvernier, P., Matthey, Y., & Buttler, A. (1997). Growth potential of three Sphagnum species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs. *Journal of applied Ecology*, 471-483. <https://doi.org/10.2307/2404891>
- Groupe de travail sur la classification des sols. (2002). *Le système Canadien de classification des sols* (3e éd.). Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentaire du Canada, Direction générale de la recherche. <https://sis.agr.gc.ca/siscan/taxa/cssc3/index.html>
- Groupe de travail sur la stratification écologique. (1995). *Cadre écologique national pour le Canada*. Agriculture et Agroalimentaire Canada, Direction générale de la recherche, Centre de recherches sur les terres et les ressources biologiques, et Environnement Canada, Direction générale de l'état de l'environnement, Direction de l'analyse des écozones. <https://sis.agr.gc.ca/siscan/nsdb/ecostrat/index.html>
- Guisan, A., Mod, H. K., Scherrer, D., Münkemüller, T., Pottier, J., Alexander, J. M., & d'Amen, M. (2019). Scaling the linkage between environmental niches and functional traits for improved spatial predictions of biological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 28(10), 1384-1392. <https://doi.org/10.1111/geb.12967>
- Gutiérrez, E. E., Boria, R. A., & Anderson, R. P. (2014). Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography*, 37(8), 741-753. <https://doi.org/10.1111/ecog.00620>
- Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P., & Dítě, D. (2006). Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 97-114. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.08.002>

- Hardy, L. (1977). La déglaciation et les épisodes lacustre et marin sur le versant québécois des basses terres de la baie de James. *Géographie physique et Quaternaire*, 31(3-4), 261-273. <https://doi.org/10.7202/1000277ar>
- Harrington, R., Anton, C., Dawson, T. P., de Bello, F., Feld, C. K., Haslett, J. R., Klavankova-Oravska, T., Kontogianni, A., Lavorel, S., & Luck, G. W. (2010). Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2773-2790. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9834-9>
- Harrison, B. (2007). *Peat source and its impact on the flavour of Scotch whisky* [Thèse de doctorat, Heriot-Watt University]. <http://hdl.handle.net/10399/2032>
- Harrison, B. M., & Priest, F. G. (2009). Composition of Peats Used in the Preparation of Malt for Scotch Whisky Production—Influence of Geographical Source and Extraction Depth. *Journal of agricultural and food chemistry*, 57(6), 2385-2391. <https://doi.org/10.1021/jf803556y>
- Hayward, P. M., & Clymo, R. S. (1982). Profiles of water content and pore size in Sphagnum and peat, and their relation to peat bog ecology. Dans *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* (vol. 215, p. 299-325). The Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rspb.1982.0044>
- Hayward, P. M., & Clymo, R. S. (1983). The growth of Sphagnum: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *The Journal of Ecology*, 845-863. <https://doi.org/10.2307/2259597>
- Heijmans, M. M., Mauquoy, D., Van Geel, B., & Berendse, F. (2008). Long-term effects of climate change on vegetation and carbon dynamics in peat bogs. *Journal of Vegetation Science*, 19(3), 307-320. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18368>
- Hemsworth, W. (1949). *The Blackfly Song* [YouTube]. National Film Board of Canada (copyright 1991). <https://www.youtube.com/watch?v=qjLBXb1kgMo>
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Holden, J. (2009). Flow through macropores of different size classes in blanket peat. *Journal of Hydrology*, 364(3-4), 342-348. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2008.11.010>

- Hollander, M., Wolfe, D. A., & Chicken, E. (2014). *Nonparametric statistical methods* (3e éd.). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119196037.fmatter>
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400837526>
- Husson, F., Lê, S., & Pagès, J. (2011). *Exploratory multivariate analysis by example using R*. Chapman & Hall/CRC press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1201/b10345>
- Indorf, M.-F., Route, T., Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (en révision). Vegetation community assembly patterns in Québec boreal peatlands: using a spatial hierarchical approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.
- Ingram, H. A. P. (1978). Soil layers in mires: function and terminology. *Journal of Soil Science*, 29(2), 224-227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1978.tb02053.x>
- Isabelle, P.-E., Nadeau, D. F., Anctil, F., Rousseau, A. N., Jutras, S., & Music, B. (2020). Impacts of high precipitation on the energy and water budgets of a humid boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 280, 107813. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107813>
- Ivanov, K. E. (1981). *Водообмен в болотных ландшафтах* [Water movement in mirelands] (A. Thomson & H. A. P. Ingram, Trans.). Academic Press.
- Jassey, V. E. J., Chiapusio, G., Binet, P., Buttler, A., Laggoun-Défarge, F., Delarue, F., Bernard, N., Mitchell, E. A., Toussaint, M. L., & Francez, A. J. (2013). Above- and belowground linkages in Sphagnum peatland: climate warming affects plant-microbial interactions. *Global Change Biology*, 19(3), 811-823. <https://doi.org/10.1111/gcb.12075>
- Jia, Y., Zeng, Q., Wang, Y., Saintilan, N., Lei, G., & Wen, L. (2020). Processes shaping wintering waterbird communities in an intensive modified landscape: Neutral assembly with dispersal limitation and localized competition. *Ecological indicators*, 114, 106330. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106330>
- Jiménez-Alfaro, B., Girardello, M., Chytrý, M., Svenning, J.-C., Willner, W., Gégout, J.-C., Agrillo, E., Campos, J. A., Jandt, U., & Kaçki, Z. (2018). History and environment shape species pools and community diversity in European beech forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3), 483-490. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0462-6>



- Jokela, J., Juutilainen, K., Korpela, L., Kouki, J., Kuntsi, S., Koivula, M., & Siitonen, J. (2018). Cross-taxon congruence and relationships to stand characteristics of vascular plants, bryophytes, polyporous fungi and beetles in mature managed boreal forests. *Ecological indicators*, 85, 137-145. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.036>
- Joosten, H., & Clarke, D. (2002). Wise use of mires and peatlands - background and principles including a framework for decision-making. *International Mire Conservation Group and International Peat Society*, 304. <http://www.imcg.net/pages/publications/papers.php?lang=EN>
- Julve, P. (2004). World mire classification: an approach based on their origin, development and vegetation. *International Peat Journal*, 12, 41-54. <https://peatlands.org/publications/document-database/>
- Jurdant, M., Bélair, J. L., Gerardin, V., & Ducruc, J. P. (1977). *L'inventaire du capital nature: méthode de classification et de cartographie écologique du territoire (3e approximation)*. Service des études écologiques régionales, Direction générale des Terres, Environnement Canada. <https://publications.gc.ca/site/eng/9.852193/publication.html>
- Jutras, S., Rousseau, A. N., & Clerc, C. (2009). Implementation of a peatland-specific water budget algorithm in HYDROTEL. *Canadian Water Resources Journal*, 34(4), 349-364. <https://doi.org/10.4296/cwrj3404349>
- Kama, P. (2016). Place-lore concerning bog bodies and a bog body concerning place-lore. *Journal of Wetland Archaeology*, 16(1), 1-16. <https://doi.org/10.1080/14732971.2016.1215664>
- Kettridge, N., Turetsky, M. R., Sherwood, J. H., Thompson, D. K., Miller, C. A., Benscoter, B. W., Flannigan, M. D., Wotton, B. M., & Waddington, J. M. (2015). Moderate drop in water table increases peatland vulnerability to post-fire regime shift. *Scientific Reports*, 5, 8063. <https://doi.org/10.1038/srep08063>
- Kim, J., Rochefort, L., Hogue-Hugron, S., Alqulaiti, Z., Dunn, C., Pouliot, R., Jones, T. G., Freeman, C., & Kang, H. (2021). Water table fluctuation in peatlands facilitates fungal proliferation, impedes Sphagnum growth and accelerates decomposition. *Frontiers in Earth Science*, 8, 579329. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.579329>



- Kimmel, K., & Mander, Ü. (2010). Ecosystem services of peatlands: Implications for restoration. *Progress in Physical Geography*, 34(4), 491-514. <https://doi.org/10.1177/0309133310365595>
- Klinger, L. F. (1996). Coupling of soils and vegetation in peatland succession. *Arctic and Alpine Research*, 28(3), 380-387. <https://doi.org/10.2307/1552117>
- Kokkonen, N. A., Laine, A. M., Laine, J., Vasander, H., Kurki, K., Gong, J., & Tuittila, E. S. (2019). Responses of peatland vegetation to 15-year water level drawdown as mediated by fertility level. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1206-1216. <https://doi.org/10.1111/jvs.12794>
- Koskinen, M., Sallantausta, T., & Vasander, H. (2011). Post-restoration development of organic carbon and nutrient leaching from two ecohydrologically different peatland sites. *Ecological Engineering*, 37(7), 1008-1016. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.06.036>
- Koyama, A., & Tsuyuzaki, S. (2013). Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. *Journal of Vegetation Science*, 24(3), 473-483. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01474.x>
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2014). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kraft, N. J. B., Comita, L. S., Chase, J. M., Sanders, N. J., Swenson, N. G., Crist, T. O., Stegen, J. C., Vellend, M., Boyle, B., & Anderson, M. J. (2011). Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333(6050), 1755-1758. <https://doi.org/10.1126/science.1208584>
- Laing, C. G., Granath, G., Belyea, L. R., Allton, K. E., & Rydin, H. (2014). Tradeoffs and scaling of functional traits in Sphagnum as drivers of carbon cycling in peatlands. *Oikos*, 123(7), 817-828. <https://doi.org/10.1111/oik.01061>
- Lamentowicz, M., Gałka, M., Marcisz, K., Słowiński, M., Kajukało-Drygalska, K., Dayras, M. D., & Jassey, V. E. J. (2019). Unveiling tipping points in long-term ecological records from Sphagnum-dominated peatlands. *Biology letters*, 15(4), 20190043. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0043>

- Lappalainen, E. (1996). *Global peat resources*. International Peat Society and Geological Survey of Finland.
- Larocque, M., Ferlatte, M., Pellerin, S., Cloutier, V., Munger, J., Paniconi, C., & Quillet, A. (2016). Chemical and botanical indicators of groundwater inflow to Sphagnum-dominated peatlands. *Ecological indicators*, 64, 142-151. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.012>
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., & Taylor, K. (2005). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews*, 13(2), 21-50. <https://doi.org/10.1139/a05-006>
- Lavoie, M., Pellerin, S., & Larocque, M. (2013). Examining the role of allogeous and autogenous factors in the long-term dynamics of a temperate headwater peatland (southern Québec, Canada). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 386, 336-348. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.003>
- Lazcano, C., Deol, A. S., Brummell, M. E., & Strack, M. (2020). Interactive effects of vegetation and water table depth on belowground C and N mobilization and greenhouse gas emissions in a restored peatland. *Plant and soil*, 448(1), 299-313. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04434-2>
- Lebœuf, A., Dufour, É., & Grondin, P. (2012). *Guide d'identification des milieux humides du Nord du Québec par images satellites - Projet du Plan Nord*. Ministère des ressources naturelles, des forêts et des parcs, Direction des inventaires forestiers. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/guide-identification-milieux-humides-nord-quebec-images-satellite/>
- Lee, J.-Y., Marotzke, J., Bala, G., Cao, L., Corti, S., Dunne, J. P., Engelbrecht, F., Fischer, E., Fyfe, J. C., Jones, C., Maycock, A., Mutemi, J., Ndiaye, O., Panickal, S., & Zhou, T. (2021). Future global climate: scenario-based projections and near-term information. Dans *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (dir.)] (p. 553-672). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.006>
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology* (2e éd.). Elsevier Science. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00291-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00291-X)

- Lehmitz, R., Haase, H., Otte, V., & Russell, D. (2020). Bioindication in peatlands by means of multi-taxa indicators (Oribatida, Araneae, Carabidae, Vegetation). *Ecological indicators*, *109*, 105837. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105837>
- Lewis, R. J., de Bello, F., Bennett, J. A., Fibich, P., Finerty, G. E., Götzenberger, L., Hiiesalu, I., Kasari, L., Lepš, J., & Májeková, M. (2017). Applying the dark diversity concept to nature conservation. *Conservation Biology*, *31*(1), 40-47. <https://doi.org/10.1111/cobi.12723>
- Lilleskov, E., McCullough, K., Hergoualc'h, K., del Castillo Torres, D., Chimner, R., Murdiyarso, D., Kolka, R., Bourgeau-Chavez, L., Hribljan, J., & del Aguila Pasquel, J. (2019). Is Indonesian peatland loss a cautionary tale for Peru? A two-country comparison of the magnitude and causes of tropical peatland degradation. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, *24*(4), 591-623. <https://doi.org/10.17528/cifor/007490>
- Limpens, J., Heijmans, M. M., & Berendse, F. (2006). The nitrogen cycle in boreal peatlands. Dans R. K. Wieder & D. H. Vitt (dir.), *Boreal Peatland Ecosystems* (vol. 188, p. 195-230). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_10)
- Lindström, E. S., & Langenheder, S. (2011). Local and regional factors influencing bacterial community assembly. *Environmental Microbiology Reports*, *4*(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00257.x>
- Locky, D. A., & Bayley, S. E. (2006). Plant diversity, composition, and rarity in the southern boreal peatlands of Manitoba, Canada. *Botany*, *84*(6), 940-955. <https://doi.org/10.1139/b06-049>
- Locky, D. A., Bayley, S. E., & Vitt, D. H. (2005). The vegetational ecology of black spruce swamps, fens, and bogs in southern boreal Manitoba, Canada. *Wetlands*, *25*(3), 564-582. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2005\)025\[0564:tveobs\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2005)025[0564:tveobs]2.0.co;2)
- Loisel, J., & Garneau, M. (2010). Late Holocene paleoecohydrology and carbon accumulation estimates from two boreal peat bogs in eastern Canada: Potential and limits of multi-proxy archives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *291*(3-4), 493-533. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.020>
- Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D. W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M. J., Anderson, D., Andersson, S., Bochicchio, C., & Barber, K. (2014). A database and synthesis

- of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation. *The Holocene*, 24(9), 1028-1042. <https://doi.org/10.1177/0959683614538073>
- Loreau, M., Mouquet, N., & Gonzalez, A. (2003). Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 100(22), 12765-12770. <https://doi.org/10.1073/pnas.2235465100>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J., Hector, A., Hooper, D., Huston, M., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Mac Nally, R. (2000). Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between—and reconciliation of—‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity & Conservation*, 9(5), 655-671. <https://doi.org/10.1023/A:1008985925162>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Macrae, M. L., Devito, K. J., Strack, M., & Waddington, J. M. (2013). Effect of water table drawdown on peatland nutrient dynamics: implications for climate change. *Biogeochemistry*, 112(1), 661-676. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9730-3>
- Magill, R. E. (2010). Moss diversity: new look at old numbers. *Phytotaxa*, 9(1), 167-174. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.9.1.9>
- Magnan, G., Le Stum-Boivin, É., Garneau, M., Grondin, P., Fenton, N., & Bergeron, Y. (2019). Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach. *Boreas*, 48(1), 131-146. <https://doi.org/10.1111/bor.12345>
- Magnan, G., Sanderson, N. K., Piilo, S., Pratte, S., Väiliranta, M., van Bellen, S., Zhang, H., & Garneau, M. (2021). Widespread recent ecosystem state shifts in high-

- latitude peatlands of northeastern Canada and implications for carbon sequestration. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.16032>
- Mahdiyasa, A. W., Large, D. J., Muljadi, B. P., Icardi, M., & Triantafyllou, S. (2022). MPeat—A fully coupled mechanical-ecohydrological model of peatland development. *Ecohydrology*, *15*(1), e2361. <https://doi.org/10.1002/eco.2361>
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. d. S., Soussana, J. F., & Louault, F. (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, *196*(2), 497-509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04287.x>
- Malmer, N., Albinsson, C., Svensson, B. M., & Wallén, B. (2003). Interferences between Sphagnum and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos*, *100*(3), 469-482. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12170.x>
- 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 et Phytotaxonomica*, *29*(4), 483-496. <https://doi.org/10.1007/bf02883146>
- Malone, S., & O'Connell, C. (2009). *Ireland's Peatland Conservation Action Plan 2020 – halting the loss of peatland biodiversity*. Irish Peatland Conservation Council. <http://www.ipcc.ie/a-to-z-peatlands/irelands-peatland-conservation-action-plan/peatland-action-plan/halting-the-loss-of-peatland-biodiversity/>
- Manneville, O., Vergne, V., & Villepoux, O. (2006). *Le monde des tourbières et des marais, France, Suisse, Belgique, Luxembourg*. (2e éd.). Delachaux et Niestlé. <https://www.sudoc.abes.fr/cbs/xslt/DB=2.1//SRCH?IKT=12&TRM=109316754&COOKIE=U10178,Klecteurweb,D2.1,Eaae88344-269,I250,B341720009+,SY,QDEF,A%5C9008+1,,J,H2-26,,29,,34,,39,,44,,49-50,,53-78,,80-87,NLECTEUR+PSI,R10.34.103.180,FN>
- Mao, R., Zhang, X., Song, C., Wang, X., & Finnegan, P. M. (2018). Plant functional group controls litter decomposition rate and its temperature sensitivity: an incubation experiment on litters from a boreal peatland in northeast China. *Science of The Total Environment*, *626*, 678-683. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.162>
- Måren, I. E., Kapfer, J., Aarrestad, P. A., Grytnes, J. A., & Vandvik, V. (2018). Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community

- assembly over a successional gradient. *Ecology*, 99(1), 148-157. <https://doi.org/10.1002/ecy.2052>
- Martineau, P. (2022). *Plantes de l'enclave argileuse Barlow-Ojibway—3 Québec 2022* (3e éd.). P. Martineau. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/1384/>
- McShane, L. M., Radmacher, M. D., Freidlin, B., Yu, R., Li, M.-C., & Simon, R. (2002). Methods for assessing reproducibility of clustering patterns observed in analyses of microarray data. *Bioinformatics*, 18(11), 1462-1469. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/18.11.1462>
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00277.x>
- Miller, C. A., Benschoter, B. W., & Turetsky, M. R. (2015). The effect of long-term drying associated with experimental drainage and road construction on vegetation composition and productivity in boreal fens. *Wetlands ecology and management*, 23(5), 845-854. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9423-5>
- Mills, S. E., & Macdonald, S. E. (2004). Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 15(2), 189-198. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02254.x>
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. (2011). *Plan Nord. Faire le Nord ensemble. Le chantier d'une génération.* <https://numerique.banq.qc.ca/patrimoine/details/52327/2420757>
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs. (2006). *Identification et délimitation des écosystèmes aquatiques, humides et riverains.* <https://numerique.banq.qc.ca/patrimoine/details/52327/1906099?docref=W5kBf654PPewfw0v3HSNg>
- Mishler, B. D., & Churchill, S. P. (1984). A cladistic approach to the phylogeny of the "bryophytes". *Brittonia*, 36(4), 406-424. <https://doi.org/10.2307/2806602>
- Mod, H. K., Chevalier, M., Luoto, M., & Guisan, A. (2020). Scale dependence of ecological assembly rules: insights from empirical datasets and joint species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 108(5), 1967-1977. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13434>

- Monson, R. K. (2014). *Ecology and the Environment*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7612-2>
- Monteiro, J., Vieira, C., & Branquinho, C. (2023). Bryophyte assembly rules across scales. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14117>
- Moore, P. A., Didemus, B. D., Furukawa, A. K., & Waddington, J. M. (2021). Peat depth as a control on Sphagnum moisture stress during seasonal drought. *Hydrological processes*, 35(4), e14117. <https://doi.org/10.1002/hyp.14117>
- Moore, T. R. (2001). Les processus biogéochimiques liés au carbone. Dans S. Payette & L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (p. 183-197). Presses Universitaires Laval.
- Moore, T. R., Large, D., Talbot, J., Wang, M., & Riley, J. L. (2018). The stoichiometry of carbon, hydrogen, and oxygen in peat. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(10), 3101-3110. <https://doi.org/10.1029/2018jg004574>
- Moreno, R., & Guerrero-Jimenez, C. J. (2019). What about biological corridors? A review on some problems of concepts and their management. *BioRisk*, 14, 15. <https://doi.org/10.3897/biorisk.14.32682>
- Morneau, C. (2021). *Classification écologique du territoire québécois*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction des inventaires forestiers. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/classification-ecologique-territoire-quebecois/>
- Morris, P. J., Baird, A. J., & Belyea, L. R. (2012). The DigiBog peatland development model 2: Ecohydrological simulations in 2D. *Ecohydrology*, 5(3), 256-268. <https://doi.org/10.1002/eco.229>
- Morris, P. J., Baird, A. J., Young, D. M., & Swindles, G. T. (2015). Untangling climate signals from autogenic changes in long-term peatland development. *Geophysical Research Letters*, 42(24), 10,788-710,797. <https://doi.org/10.1002/2015gl066824>
- Morris, P. J., Belyea, L. R., & Baird, A. J. (2011). Ecohydrological feedbacks in peatland development: a theoretical modelling study. *Journal of Ecology*, 99(5), 1190-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01842.x>
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley.



- Nadeau, S., Rosa, E., Cloutier, V., Paran, F., Hélie, J.-F., & Graillet, D. (2022). Hydrological mass balance of boreal watersheds in the Canadian Shield. *Journal of Hydrology*, 128236. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2022.128236>
- National Wetlands Working Group. (1997). *Canadian Wetland Classification System* (B. G. Warner & C. D. A. Rubec, Dir. 2e éd.). Service canadien de la faune, Environnement Canada, Groupe de travail national sur les terres humides.
- Newmaster, S. G., Belland, R. J., Arsenault, A., Vitt, D. H., & Stephens, T. R. (2005). The ones we left behind: comparing plot sampling and floristic habitat sampling for estimating bryophyte diversity. *Diversity and distributions*, 11(1), 57-72. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00123.x>
- Nicholson, B. J., Gignac, L. D., & Bayley, S. E. (1996). Peatland distribution along a north-south transect in the Mackenzie River Basin in relation to climatic and environmental gradients. *Vegetatio*, 126(2), 119-133. <https://doi.org/10.1007/bf00045599>
- Nogués-Bravo, D., Rodríguez-Sánchez, F., Orsini, L., de Boer, E., Jansson, R., Morlon, H., Fordham, D. A., & Jackson, S. T. (2018). Cracking the code of biodiversity responses to past climate change. *Trends in ecology & evolution*, 33(10), 765-776. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.005>
- O'Neill, A., Tucker, C., & Kane, E. S. (2022). Fresh Air for the Mire-Breathing Hypothesis: Sphagnum Moss and Peat Structure Regulate the Response of CO<sub>2</sub> Exchange to Altered Hydrology in a Northern Peatland Ecosystem. *Water*, 14(20), 3239. <https://doi.org/10.3390/w14203239>
- Ouranos. (2021). *Portraits climatiques*. Repéré le 18 juin 2021 à <https://www.ouranos.ca/fr/portraits-climatiques>
- Page, S. E., & Baird, A. J. (2016). Peatlands and global change: response and resilience. *Annual Review of Environment and Resources*, 41, 35-57. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085520>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>



- Parent, L.-É. (2001). L'utilisation agricole. Dans S. Payette & L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (p. 411-421). Presses Université Laval.
- Parish, F., Sirin, A., Charman, D., Joosten, H., Minaeva, T., Silvius, M., & Stringer, L. (2008). *Assessment on peatlands, biodiversity and climate change: Main Report*. Global Environment Centre et Wetlands International. <http://www.imcg.net/pages/publications/papers.php>
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2011). Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in ecology & evolution*, 26(3), 124-128. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.004>
- Patton, C. J., & Kryskalla, J. R. (2003). *Methods of analysis by the US Geological Survey National Water Quality Laboratory: evaluation of alkaline persulfate digestion as an alternative to Kjeldahl digestion for determination of total and dissolved nitrogen and phosphorus in water* (vol. 3). US Department of the Interior, US Geological Survey. <https://www.usgs.gov/publications/methods-analysis-us-geological-survey-national-water-quality-laboratory-evaluation>
- Payette, S. (2001). Les principaux types de tourbières. Dans S. Payette & L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (p. 39-89). Presses Université Laval.
- Payette, S., & Bouchard, A. (2001). Le contexte physique et biogéographique. Dans S. Payette & L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. (p. 9-37). Presses de l'Université Laval.
- Payette, S., & Rochefort, L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Québec, Presses Université Laval.
- Pellerin, S., & Poulin, M. (2013). *Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable*. Rapport présenté au Ministère du développement durable, de l'environnement, de la faune et des parcs.
- Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., Maglianesi, M. A., Melián, C. J., Pitteloud, C., & Roslin, T. (2018). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological reviews*, 93(2), 785-800. <https://doi.org/10.1111/brv.12366>
- Percival, J. A., Skulski, T., Sanborn-Barrie, M., Stott, G. M., Leclair, A. D., Corkery, M. T., & Boily, M. (2012). Geology and tectonic evolution of the Superior

- Province, Canada. Dans *Tectonic styles in Canada: the LITHOPROBE perspective* (vol. 49, p. 321-378). Geological Association of Canada St. Johns, NL, Canada.
- Philben, M., Holmquist, J., MacDonald, G., Duan, D., Kaiser, K., & Benner, R. (2015). Temperature, oxygen, and vegetation controls on decomposition in a James Bay peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(6), 729-743. <https://doi.org/10.1002/2014GB004989>
- Poiani, K. A., Richter, B. D., Anderson, M. G., & Richter, H. E. (2000). Biodiversity conservation at multiple scales: functional sites, landscapes, and networks. *BioScience*, 50(2), 133-146. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0133:bcamsf\]2.3.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0133:bcamsf]2.3.co;2)
- Poulin, M., Rochefort, L., Pellerin, S., & Thibault, J. (2004). Threats and protection for peatlands in Eastern Canada. *Géocarrefour*, 79(4), 331-344. <https://doi.org/10.4000/geocarrefour.875>
- Pouliot, R., Rochefort, L., Karofeld, E., & Mercier, C. (2011). Initiation of Sphagnum moss hummocks in bogs and the presence of vascular plants: Is there a link? *Acta Oecologica*, 37(4), 346-354. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.04.001>
- Price, J. S. (2001). L'hydrologie. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, 141-158.
- Price, J. S., & Schlotzhauer, S. M. (1999). Importance of shrinkage and compression in determining water storage changes in peat: the case of a mined peatland. *Hydrological Processes*, 13(16), 2591-2601. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1099-1085\(199911\)13:16%3C2591::aid-hyp933%3E3.0.co;2-e](https://doi.org/10.1002/(sici)1099-1085(199911)13:16%3C2591::aid-hyp933%3E3.0.co;2-e)
- Pykälä, J. (2019). Habitat loss and deterioration explain the disappearance of populations of threatened vascular plants, bryophytes and lichens in a hemiboreal landscape. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00610. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00610>
- Ramsar. (1971). *Convention relative aux zones humides d'importance internationale, particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau*. Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture (UNESCO). <https://www.ramsar.org/fr/documents-officiels>
- Ratcliffe, J. L., Creevy, A., Andersen, R., Zarov, E., Gaffney, P. P. J., Taggart, M. A., Mazei, Y., Tsyganov, A. N., Rowson, J. G., & Lapshina, E. D. (2017).

- Ecological and environmental transition across the forested-to-open bog ecotone in a west Siberian peatland. *Science of The Total Environment*, 607, 816-828. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.276>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785), 167-171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Rosa, E., Dallaire, P. L., Nadeau, S., Cloutier, V., Veillette, J., van Bellen, S., & Larocque, M. (2018). A graphical approach for documenting peatland hydrodiversity and orienting land management strategies. *Hydrological Processes*, 32(7), 873-890. <https://doi.org/10.1002/hyp.11457>
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D. J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T. L., Seguin, B., & Tryjanowski, P. (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. Dans M. L. Parry et al. (dir.), *Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* (p. 79-131). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.5167/uzh-33180>
- Roulet, N. T. (2000). Peatlands, carbon storage, greenhouse gases, and the Kyoto Protocol: Prospects and significance for Canada. *Wetlands*, 20(4), 605-615. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2000\)020\[0605:pcsgga\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2000)020[0605:pcsgga]2.0.co;2)
- Route, T. (2020). *Facteurs environnementaux influençant la biodiversité des lichens à différentes échelles dans le nord-ouest du Québec* [mémoire de maîtrise, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/1237/>
- Roy, M., Dell'Oste, F., Veillette, J.-J., De Vernal, A., Hélie, J.-F., & Parent, M. (2011). Insights on the events surrounding the final drainage of Lake Ojibway based on James Bay stratigraphic sequences. *Quaternary Science Reviews*, 30(5-6), 682-692. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.12.008>
- Ruthsatz, B., Schitteck, K., & Backes, B. (2020). The vegetation of cushion peatlands in the Argentine Andes and changes in their floristic composition across a latitudinal gradient from 39 S to 22 S. *Phytocoenologia*, 50(3), 249-278. <https://doi.org/10.1127/phyto/2020/0374>
- Rydin, H., & Jeglum, J. K. (2013). *The biology of peatlands* (2e éd.). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199602995.001.0001>

- Salmon, V. G., Brice, D. J., Bridgham, S., Childs, J., Graham, J., Griffiths, N. A., Hofmockel, K., Iversen, C. M., Jicha, T. M., & Kolka, R. K. (2021). Nitrogen and phosphorus cycling in an ombrotrophic peatland: a benchmark for assessing change. *Plant and Soil*, 466(1), 649-674. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05065-x>
- Saucier, J.-P., Gosselin, J., Morneau, C., & Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue forestière française*. <https://doi.org/10.4267/2042/38956>
- Scherrer, D., Mod, H. K., Pottier, J., Litsios-Dubuis, A., Pellissier, L., Vittoz, P., Götzenberger, L., Zobel, M., & Guisan, A. (2018). Disentangling the processes driving plant assemblages in mountain grasslands across spatial scales and environmental gradients. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13037>
- Sephton, M. A., & Hazen, R. M. (2013). On the origins of deep hydrocarbons. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 75(1), 449-465. <https://doi.org/10.2138/rmg.2013.75.14>
- Shaw, A. J., Cox, C. J., Buck, W. R., Devos, N., Buchanan, A. M., Cave, L., Seppelt, R., Shaw, B., Larrain, J., & Andrus, R. (2010). Newly resolved relationships in an early land plant lineage: Bryophyta class Sphagnopsida (peat mosses). *American Journal of Botany*, 97(9), 1511-1531. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000055>
- Shaw, A. J., Devos, N., Cox, C. J., Boles, S. B., Shaw, B., Buchanan, A. M., Cave, L., & Seppelt, R. (2010). Peatmoss (Sphagnum) diversification associated with Miocene Northern Hemisphere climatic cooling? *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(3), 1139-1145. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000055>
- Shaw, J., & Renzaglia, K. (2004). Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany*, 91(10), 1557-1581. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1557>
- Shearer, J. C., Moore, T. A., & Demchuk, T. D. (1995). Delineation of the distinctive nature of Tertiary coal beds. *International journal of coal geology*, 28(2-4), 71-98. [https://doi.org/10.1016/0166-5162\(95\)00014-3](https://doi.org/10.1016/0166-5162(95)00014-3)
- Sims, R. A., Cowell, D. W., & Wickware, G. M. (1982). Classification of fens near southern James Bay, Ontario, using vegetational physiognomy. *Canadian Journal of Botany*, 60(12), 2608-2623. <https://doi.org/10.1139/b82-317>

- Sjörs, H. (1948). *Myrvegetation i bergslagen* [La végétation de tourbière à Bergslagen, Suède] [Thèse de doctorat, Sv. växtgeografiska sällsk]. <https://libris.kb.se/bib/1386601>
- Sjörs, H. (1950). On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters. *Oikos*, 2(2), 241-258. <https://doi.org/10.2307/3564795>
- Sjörs, H. (1980). Peat on earth: multiple use or conservation? *Ambio*, 9(6), 303-308. <https://www.jstor.org/stable/4312610>
- Slezák, M., & Axmanová, I. (2016). Patterns of plant species richness and composition in deciduous oak forests in relation to environmental drivers. *Community Ecology*, 17(1), 61-70. <https://doi.org/10.1556/168.2016.17.1.8>
- Smyth, J., Berstan, R., Casanova, E., McCormick, F., Mulhall, I., Sikora, M., Synnott, C., & Evershed, R. P. (2019). Four millennia of dairy surplus and deposition revealed through compound-specific stable isotope analysis and radiocarbon dating of Irish bog butters. *Scientific Reports*, 9(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40975-y>
- Statistique Québec. (2022). *Principales statistiques de l'industrie de l'extraction minière pour la tourbe (données annuelles)*. Institut de la statistique du Québec. [https://bdso.gouv.qc.ca/pls/ken/ken213\\_afich\\_tabl.page\\_tabl?p\\_iden\\_tran=REPER6XFEG151-2950830165063n8Z&p\\_id\\_raprt=4199](https://bdso.gouv.qc.ca/pls/ken/ken213_afich_tabl.page_tabl?p_iden_tran=REPER6XFEG151-2950830165063n8Z&p_id_raprt=4199)
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81-98. <https://doi.org/10.1177/2053019614564785>
- Stegen, J. C., Lin, X., Fredrickson, J. K., Chen, X., Kennedy, D. W., Murray, C. J., Rockhold, M. L., & Konopka, A. (2013). Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *The ISME journal*, 7(11), 2069-2079. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.93>
- Strilesky, S. L., & Humphreys, E. R. (2012). A comparison of the net ecosystem exchange of carbon dioxide and evapotranspiration for treed and open portions of a temperate peatland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 153, 45-53. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.06.006>
- Struyf, E., & Conley, D. J. (2009). Silica: an essential nutrient in wetland biogeochemistry. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(2), 88-94. <https://doi.org/10.1890/070126>

- Swindles, G. T., Morris, P. J., Baird, A. J., Blaauw, M., & Plunkett, G. (2012). Ecohydrological feedbacks confound peat-based climate reconstructions. *Geophysical Research Letters*, 39(11). <https://doi.org/10.1029/2012gl051500>
- Swindles, G. T., Morris, P. J., Wheeler, J., Smith, M. W., Bacon, K. L., Edward Turner, T., Headley, A., & Galloway, J. M. (2016). Resilience of peatland ecosystem services over millennial timescales: Evidence from a degraded British bog. *Journal of Ecology*, 104(3), 621-636. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12565>
- Tahvanainen, T. (2004). Water chemistry of mires in relation to the poor-rich vegetation gradient and contrasting geochemical zones of the north-eastern Fennoscandian Shield. *Folia Geobotanica*, 39(4), 353-369. <https://doi.org/10.1007/bf02803208>
- Tahvanainen, T., Sallantausta, T., Heikkilä, R., & Tolonen, K. (2002). Spatial variation of mire surface water chemistry and vegetation in northeastern Finland. *Annales botanici fennici*, 39(3), 235-251. <https://www.jstor.org/stable/23726662>
- Tardif, B., Faubert, J., & Lavoie, G. (2019). *Les bryophytes rares du Québec* (2e éd.). Société québécoise de bryologie, gouvernement du Québec, ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction générale de l'écologie et de la conservation, avec la contribution du Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec. [http://www.societequebecoisedebryologie.org/Bryo\\_rares\\_Qc\\_2.html](http://www.societequebecoisedebryologie.org/Bryo_rares_Qc_2.html)
- Tarnocai, C. (2009). The impact of climate change on Canadian peatlands. *Canadian Water Resources Journal*, 34(4), 453-466. <https://doi.org/10.4296/cwrj3404453>
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167-1179. <https://doi.org/10.2307/1938672>
- Thibault, S., & Payette, S. (2009). Recent permafrost degradation in bogs of the James Bay area, northern Quebec, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 20(4), 383-389. <https://doi.org/10.1002/ppp.660>
- Thomas, M. (en cours). *Effet des perturbations anthropiques sur deux espèces culturelles clés* [Thèse de doctorat, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue].

- Thornthwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*, 38(1), 55-94. <https://doi.org/10.1097/00010694-194807000-00007>
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 10854-10861. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Tinya, F., Kovács, B., Bidló, A., Dima, B., Király, I., Kutszegi, G., Lakatos, F., Mag, Z., Márialigeti, S., & Nascimbene, J. (2021). Environmental drivers of forest biodiversity in temperate mixed forests—A multi-taxon approach. *Science of The Total Environment*, 795, 148720. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148720>
- Tourbe horticole canadienne. (2022). *Tourbe*. Repéré le 28 Dec 2022 à [www.tourbehorticole.com](http://www.tourbehorticole.com)
- Trinder, C. J., Johnson, D., & Artz, R. R. (2008). Interactions among fungal community structure, litter decomposition and depth of water table in a cutover peatland. *FEMS Microbiology Ecology*, 64(3), 433-448. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00487.x>
- Tsyganov, A. N., Kupriyanov, D. A., Babeshko, K. V., Borisova, T. V., Chernyshov, V. A., Volkova, E. M., Chekova, D. A., Mazei, Y. A., & Novenko, E. Y. (2019). Autogenic and allogenic factors affecting development of a floating Sphagnum-dominated peat mat in a karst pond basin. *The Holocene*, 29(1), 120-129. <https://doi.org/10.1177/0959683618804631>
- Turetsky, M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, 106(3), 395-409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Turetsky, M. R., Crow, S. E., Evans, R. J., Vitt, D. H., & Wieder, R. K. (2008). Trade-offs in resource allocation among moss species control decomposition in boreal peatlands. *Journal of Ecology*, 1297-1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01438.x>
- Turetsky, M. R., Kotowska, A., Bubier, J., Dise, N. B., Crill, P., Hornibrook, E. R. C., Minkinen, K., Moore, T. R., Myers-Smith, I. H., Nykänen, H., Olefeldt, D.,



- Rinne, J., Saarnio, S., Shurpali, N., Tuittila, E. S., Waddington, J. M., White, J. R., Wickland, K. P., & Wilmking, M. (2014). A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands. *Global Change Biology*, 20(7), 2183-2197. <https://doi.org/10.1111/gcb.12580>
- Turetsky, M. R., & St Louis, V. L. (2006). Disturbance in boreal peatlands. Dans R. K. Wieder & D. H. Vitt (dir.), *Boreal Peatland Ecosystems* (vol. 188, p. 359-379). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_16)
- Ulanowski, T., & Branfireun, B. (2013). Small-scale variability in peatland pore-water biogeochemistry, Hudson Bay Lowland, Canada. *Science of The Total Environment*, 454, 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.02.087>
- United Nations Environment Programme. (2022). *Global Peatlands Assessment – The State of the World’s Peatlands: Evidence for action toward the conservation, restoration, and sustainable management of peatlands* [Rapport principal]. Global Peatlands Initiative. <https://www.unep.org/resources/global-peatlands-assessment-2022>
- van Bellen, S., Garneau, M., Ali, A. A., Lamarre, A., Robert, É. C., Magnan, G., Asnong, H., & Pratte, S. (2013). Poor fen succession over ombrotrophic peat related to late Holocene increased surface wetness in subarctic Quebec, Canada. *Journal of Quaternary Science*, 28(8), 748-760. <https://doi.org/10.1002/jqs.2670>
- van Bellen, S., Garneau, M., Baird, A., Bourgault, M.-A., & Quillet, A. (2018). Exploring pathways to late Holocene increased surface wetness in subarctic peatlands of eastern Canada. *Quaternary Research*, 1-13. <https://doi.org/10.1017/qua.2018.34>
- van Bergen, T. J., Temmink, R. J., van Tweel-Groot, L., Bakker, W. J., Rehlmeier, K., Koks, A. H., Waajen, A. C., Roelofs, J. G., Grootjans, A. P., & van der Heide, T. (2020). Self-facilitation and negative species interactions could drive microscale vegetation mosaic in a floating fen. *Journal of Vegetation Science*, 31(2), 343-354. <https://doi.org/10.1111/jvs.12851>
- Vandermeer, J. H. (1972). Niche theory. *Annual review of Ecology and Systematics*, 3(1), 107-132. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000543>
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206. <https://doi.org/10.1086/652373>



- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities*. Princeton University Press.  
<https://doi.org/10.1515/9781400883790>
- Verhoeven, J. T. A., & Liefveld, W. M. (1997). The ecological significance of organochemical compounds in Sphagnum. *Acta Botanica Neerlandica*, 46(2), 117-130. <https://doi.org/10.1111/plb.1997.46.2.117>
- Verhoeven, J. T. A., & Toth, E. (1995). Decomposition of Carex and Sphagnum litter in fens: effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(3), 271-275. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00183-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00183-2)
- Viana, D. S., & Chase, J. M. (2019). Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. *Ecology*, 100(2), e02576. <https://doi.org/10.1002/ecy.2576>
- Vicherová, E., Hájek, M., Šmilauer, P., & Hájek, T. (2017). Sphagnum establishment in alkaline fens: Importance of weather and water chemistry. *Science of The Total Environment*, 580, 1429-1438. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.12.109>
- Vincent, J.-S., & Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*, 31(3-4), 357-372. <https://doi.org/10.7202/1000283ar>
- Vitt, D. H. (2006). Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. Dans R. K. Wieder & D. H. Vitt (dir.), *Boreal Peatland Ecosystems* (vol. 188, p. 9-24). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_2)
- Vitt, D. H., & Chee, W.-L. (1990). The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio*, 89(2), 87-106. <https://doi.org/10.1007/bf00032163>
- Vitt, D. H., Li, Y., & Belland, R. J. (1995). Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental western Canada. *Bryologist*, 218-227. <https://doi.org/10.2307/3243306>
- Vompersky, S. E., & Ivanov, A. I. (1993). Classification of mires in the forestry in the former USSR (Tiivistelmä: Soiden luokittelu metsätaloutta varten entisessä Neuvostoliitossa). *Suo*, 44, 57-62.
- Vompersky, S. E., Sirin, A. A., Sal'nikov, A. A., Tsyganova, O. P., & Valyaeva, N. A. (2011). Estimation of forest cover extent over peatlands and paludified

- shallow-peat lands in Russia. *Contemporary Problems of Ecology*, 4(7), 734-741. <https://doi.org/10.1134/s1995425511070058>
- von Post, L. (1924). Das genetische System der organogenen Bildung Schwedens [Le système génétique de la formation de la matière organique en Suède]. *Comité international de pédologie IV*, 22.
- Waddington, J. M., Morris, P. J., Kettridge, N., Granath, G., Thompson, D. K., & Moore, P. A. (2015). Hydrological feedbacks in northern peatlands. *Ecohydrology*, 8(1), 113-127. <https://doi.org/10.1002/eco.1493>
- Wang, J., Legendre, P., Soininen, J., Yeh, C. F., Graham, E., Stegen, J., Casamayor, E. O., Zhou, J., Shen, J., & Pan, F. (2019). Temperature drives local contributions to beta diversity in mountain streams: Stochastic and deterministic processes. *Global Ecology and Biogeography*, 29(3), 420-432. <https://doi.org/10.1111/geb.13035>
- Wang, J., Vanderpoorten, A., Hagborg, A., Goffinet, B., Laenen, B., & Patiño, J. (2016). Evidence for a latitudinal diversity gradient in liverworts and hornworts. <https://doi.org/10.1111/jbi.12909>
- Wang, M., Moore, T. R., Talbot, J., & Richard, P. J. H. (2014). The cascade of C: N: P stoichiometry in an ombrotrophic peatland: from plants to peat. *Environmental Research Letters*, 9(2), 024003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/2/024003>
- Wang, M., Moore, T. R., Talbot, J., & Riley, J. L. (2015). The stoichiometry of carbon and nutrients in peat formation. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(2), 113-121. <https://doi.org/10.1002/2014gb005000>
- Warner, B. G., & Asada, T. (2006). Biological diversity of peatlands in Canada. *Aquatic Sciences*, 68(3), 240-253. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0853-2>
- Wastiaux, C. (2008). Les tourbières sont-elles des éponges régularisant l'écoulement. *Bulletin de la Société géographique de Liège*, 50, 57-66. <https://popups.uliege.be/0770-7576/index.php?file=1&id=1639>
- Waters, C. N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A. D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E. C., & Ellis, M. (2016). The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351(6269), aad2622. <https://doi.org/10.1126/science.aad2622>

- Weber, K. A. (1908). Aufbau und vegetation der Moore Norddeutschlands [La structure et la végétation des tourbières du nord de l'Allemagne]. *Botanische Jahrbücher Für Systematik, Pflanzengeschichte Und Pflanzengeographie*, 90, 19-34.
- Weiser, M. D., Swenson, N. G., Enquist, B. J., Michaletz, S. T., Waide, R. B., Zhou, J., & Kaspari, M. (2018). Taxonomic decomposition of the latitudinal gradient in species diversity of North American floras. *Journal of Biogeography*, 45(2), 418-428. <https://doi.org/10.1111/jbi.13131>
- Wells, E. D. (1981). Peatlands of eastern Newfoundland: distribution, morphology, vegetation, and nutrient status. *Canadian Journal of Botany*, 59(11), 1978-1997. <https://doi.org/10.1139/b81-260>
- Wetzel, R. G., & Likens, G. E. (2000). Inorganic nutrients: nitrogen, phosphorus, and other nutrients. Dans *Limnological Analyses, Third Edition* (3e éd., p. 81-105). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3250-4\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3250-4_7)
- Wheeler, B., & Proctor, M. (2000). Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology: Essay Reviews*, 88(2), 187-203. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00455.x>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Whittaker, R. H. (1978). *Ordination of plant communities* (vol. 5). Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-7989-5>
- Willcox, G. (1998). Archaeobotanical evidence for the beginnings of agriculture in Southwest Asia. Dans A. Damania, J. Valkoun, & C. Qualse (dir.), *The origins of agriculture and crop domestication* (p. 25-38).
- Wood, J. R., Holdaway, R. J., Orwin, K. H., Morse, C., Bonner, K. I., Davis, C., Bolstridge, N., & Dickie, I. A. (2017). No single driver of biodiversity: divergent responses of multiple taxa across land use types. *Ecosphere*, 8(11), e01997. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1997>
- Wren, C. D., Costopoulos, A., & Hawley, M. (2020). Settlement choice under conditions of rapid shoreline displacement in Wemindji Cree Territory, subarctic Quebec. *Quaternary International*, 549, 191-196. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.05.049>

- Xu, J., Morris, P. J., Liu, J., & Holden, J. (2018). PEATMAP: Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *Catena*, *160*, 134-140. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.09.010>
- Yin, T., Feng, M., Qiu, C., & Peng, S. (2022). Biological Nitrogen Fixation and Nitrogen Accumulation in Peatlands. *Frontiers in Earth Science*, *10*. <https://doi.org/10.3389/feart.2022.670867>
- Yu, Z., Loisel, J., Brosseau, D. P., Beilman, D. W., & Hunt, S. J. (2010). Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophysical Research Letters*, *37*(13). <https://doi.org/10.1029/2010gl043584>
- Yu, Z., Vitt, D. H., Campbell, I. D., & Apps, M. J. (2003). Understanding Holocene peat accumulation pattern of continental fens in western Canada. *Canadian Journal of Botany*, *81*(3), 267-282. <https://doi.org/10.1139/b03-016>
- Yu, Z. C. (2012). Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences*, *9*(10), 4071-4085. <https://doi.org/10.5194/bg-9-4071-2012>
- Zhang, H., Väiranta, M., Swindles, G. T., Aquino-López, M. A., Mullan, D., Tan, N., Amesbury, M., Babeshko, K. V., Bao, K., Bobrov, A., Chernyshov, V., Davies, M. A., Diaconu, A.-C., Feurdean, A., Finkelstein, S. A., Garneau, M., Guo, Z., Jones, M. C., Kay, M., Klein, E. S., Lamentowicz, M., Magnan, G., Marcisz, K., Mazei, N., Mazei, Y., Payne, R., Pelletier, N., Piilo, S. R., Pratte, S., Roland, T., Saldaev, D., Shotykh, W., Sim, T. G., Sloan, T. J., Słowiński, M., Talbot, J., Taylor, L., Tsyganov, A. N., Wetterich, S., Xing, W., & Zhao, Y. (2022). Recent climate change has driven divergent hydrological shifts in high-latitude peatlands. *Nature communications*, *13*(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32711-4>
- Zhaojun, B., Joosten, H., Hongkai, L., Gaolin, Z., Xingxing, Z., Jinze, M., & Jing, Z. (2011). The response of peatlands to climate warming: A review. *Acta Ecologica Sinica*, *31*(3), 157-162. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2011.03.006>
- Zobel, M. (2016). The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, *27*(1), 8-18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>
- Zoltai, S. C., & Vitt, D. H. (1995). Canadian wetlands: Environmental gradients and classification. *Vegetatio*, *118*(1), 131-137. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0427-2\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0427-2_11)