

Rapport scientifique RS-102

**Aspects abiotiques et biotiques de
l'écologie des milieux humides.
Éléments de modélisation de
l'habitat des macrophytes
émergentes**

Jean-François Guay et Jean Morin

Août 2001

Pour fin de citation :

Guay, J.-F et J. Morin (2001). Aspects abiotiques et biotiques de l'écologie des milieux humides. Éléments de modélisation de l'habitat des macrophytes émergentes. Rapport scientifique SMC Québec – Section Hydrologie RS-102, Environnement Canada, Sainte-Foy. 47 pages.

ÉQUIPE DE RECHERCHE

Environnement Canada – Service météorologique du Canada – Section Hydrologie

Conception et rédaction

Jean-François Guay

Jean Morin

Révision

Valérie Ouellet

Jean-Philippe Côté

RÉSUMÉ

Les milieux humides sont des écosystèmes de transition situés à l'interface de la lithosphère et de l'hydrosphère. Ces écosystèmes, à qui l'on reconnaît des fonctions socio-économiques et biophysiques remarquables, jouent un rôle essentiel dans l'équilibre des géosystèmes terrestres. Ainsi, ils doivent faire l'objet d'une attention particulière lorsqu'ils sont susceptibles d'être perturbés par le développement d'infrastructures anthropiques. La compréhension du fonctionnement des milieux humides et de leur rôle dans l'environnement des géosystèmes terrestres constitue un défi conceptuel et méthodologique exceptionnel.

Afin de franchir une étape de plus vers une compréhension accrue du fonctionnement de ces écosystèmes de transition, une brève revue des principaux aspects de leur écologie et des éléments de modélisation utilisés pour leur étude seront présentés. Les aspects de l'écologie des milieux humides traités dans ce document portent de manière générale sur la structure, le fonctionnement et la dynamique de ces écosystèmes.

Faisant la lumière des connaissances acquises dans le domaine depuis une vingtaine d'années, la revue de littérature consiste en une analyse et une explication des thématiques de l'hydrologie (hydropériode, bilan hydrologique des milieux humides, processus hydrologiques), de la géomorphologie (érosion, sédimentation), de la pédologie (caractéristiques des sols hydromorphes, réactions biogéochimiques) et de l'écologie végétale (succession végétale, modèles de succession, recyclage des nutriments). Enfin, on présente quelques-uns des modèles traditionnellement utilisés dans l'étude des milieux humides, de même que des modèles développés récemment.

TABLE DES MATIÈRES

ÉQUIPE DE RECHERCHE.....	III
RÉSUMÉ.....	IV
LISTE DES FIGURES.....	VI
LISTE DES TABLEAUX	VII
INTRODUCTION	1
1. ASPECTS ABIOTIQUES DES MILIEUX HUMIDES.....	4
1.1 HYDROLOGIE DES MILIEUX HUMIDES : ASPECTS GÉNÉRAUX.....	4
1.1.1 Définition du milieu humide	4
1.1.2 Notion d'hydropériode.....	4
1.1.3 Processus et bilan hydrique des milieux humides.....	6
1.1.3.1 Précipitations	7
1.1.3.2 Circulation souterraine	8
1.1.3.3 Circulation de surface	10
1.1.3.4 Évapotranspiration	10
1.2 BIOCHIMIE DES MILIEUX HUMIDES : ASPECTS GÉNÉRAUX.....	11
1.2.1 Caractéristiques physico-chimiques des sols hydromorphes.....	11
1.2.2 Potentiel oxydoréducteur des sols hydromorphes	13
2. ASPECTS BIOTIQUES DES MILIEUX HUMIDES.....	16
2.1 NOTIONS DE SUCCESSION VÉGÉTALE ET DE ZONATION	16
2.2 RECYCLAGE DES NUTRIMENTS PAR LES MACROPHYTES	17
2.3 REPRODUCTION.....	19
2.4 DISPERSION	20
2.5 COLONISATION/COMPÉTITION/ZONATION	21
3. APERÇU DE LA DYNAMIQUE DES MILIEUX HUMIDES.....	22
3.1 HYDROLOGIE ET BIOCHIMIE : EFFETS DES FLUCTUATIONS.....	22
3.2 HYDROLOGIE ET PHYTOSOCIOLOGIE : EFFETS DES FLUCTUATIONS.....	24
3.3 SUCCESSION VÉGÉTALE : LE MODÈLE GLEASONNIEN	27
4. APERÇU DE LA MODÉLISATION DES MILIEUX HUMIDES	34
CONCLUSION	39
BIBLIOGRAPHIE	41

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Composantes du bilan hydrique des milieux humides (Adapté de Gilman, 1994).	6
Figure 2 : Quelques exemples de relation possible recharge-décharge dans les milieux humides ombrotrophes et riverains et les milieux humides en plaines d'inondation (Mitsch et Gosselink, 1993).	9
Figure 3 : Phases de formation de glace littorale à la marge d'un milieu humide. Cas du fleuve Saint-Laurent durant l'hiver 1978-1979 (Adapté de Geis <i>et al.</i> 1985).	27
Figure 4: Gradient des ressources et patron d'organisation centrifuge des espèces (d'après Wisheu et Keddy, 1992).	32
Figure 5 : Hydrosère typique illustrant la zonation de milieux humide riverains le long d'un gradient de profondeur (Couillard et Grondin 1986).	33

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Hydropériodes des milieux humides non-tidaux (d'après Mitsch et Gosselink, 1993). . 5

INTRODUCTION

Les milieux humides sont des écosystèmes de transition situés à l'interface de la lithosphère et de l'hydrosphère. Ils se retrouvent sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique. Les milieux humides se retrouvent également dans tous les domaines climatiques, de la toundra aux Tropiques. Près de 6% de la surface totale du globe est occupé par des milieux humides et au Canada, ces écosystèmes occupent une superficie comprise entre 14% et 18%.

Les milieux humides sont des composantes essentielles à l'équilibre des géosystèmes terrestres. Ils ont des fonctions biophysiques et socio-économiques qui contribuent sensiblement à la qualité de vie des collectivités urbaines et rurales (Schultink et van Vliet 1997 ; Hoffman *et al.*, 1998). On reconnaît en effet à ces écosystèmes un rôle fondamental dans le maintien de la qualité de l'eau. Ils contribuent également à la protection des berges des cours d'eau et des plans d'eau par en interceptant les sédiments. En fixant les ions métalliques et les surplus de nutriments présents dans les sols ainsi qu'en retardant le ruissellement superficiel et la vitesse de l'écoulement de l'eau, les milieux humides aident à préserver et assainir les ressources hydriques d'un territoire et contribuent sensiblement au ralentissement et à la stabilisation des effets de l'érosion et de l'inondation des terres.

Les milieux humides naturels comptent également parmi les écosystèmes les plus productifs du globe (USEPA, 1998). Tout en étant la principale source alimentaire des invertébrés aquatiques (premier maillon de la chaîne trophique), ces écosystèmes supportent une faune hautement diversifiée dont l'exploitation constitue un secteur non négligeable de l'activité économique de nos sociétés (CSSH, 1998). Les ressources naturelles des milieux humides offrent une importante valeur ajoutée aux activités éducatives, récréatives et scientifiques qu'ils soutiennent. Au Canada seulement, ces activités génèrent annuellement des revenus de plusieurs centaines de millions de dollars (TWN, 1996 ; Cowardin *et al.*, 1979 ; Mitsch et Gosselink, 1993).

Le besoin de quantifier les avantages des fonctions économiques ou écologiques des milieux humides se manifeste de manière plus évidente au fur et à mesure que les

principes du développement durable et de l'approche écosystémique sont reconnus et intégrés dans les processus de planification de l'aménagement du territoire et de la gestion des ressources. Cependant, il devient important de constituer un corpus succinct des connaissances portant sur les aspects fondamentaux du fonctionnement de ces écosystèmes afin d'intégrer les définitions conceptuelles des milieux humides dans les prises de décisions. Ces aspects sont toutefois aussi nombreux que complexes. En effet, par leur nature d'écosystème d'*interface*, les milieux humides ont des caractéristiques propres à la fois aux écosystèmes terrestres et aquatiques. Dans cette mesure, l'eau devient un critère diagnostique fondamental dans les milieux humides et, *de facto*, un facteur limitatif majeur. Aussi, la compréhension de l'hydrologie des milieux humides sera mise à l'avant-plan ici, notamment à travers les définitions du concept d'hydropériode de même que du bilan hydrologique.

Comme tous les écosystèmes du globe, notamment les écosystèmes des biomes terrestres, les milieux humides sont sujets à des déplacements d'équilibre dynamique qui peuvent s'avérer d'autant plus néfastes que ces écosystèmes ne constituent pas des systèmes naturels particulièrement résilients. Ainsi, par leur position limitrophe entre un milieu hautement dynamique (un cours d'eau) et un autre plus stable, les milieux humides sont parfois soumis à d'importantes perturbations. L'importance des processus géodynamiques de surface, l'érosion et la sédimentation, revêt alors une importance particulière dans la dynamique des milieux humides. Ces écosystèmes sont très sensibles aux effets mécaniques que ces processus génèrent de telle sorte qu'il convient ici d'en exposer les aspects les mieux documentés.

L'hydrologie particulière des milieux humides influence de façon décisive les caractéristiques des sols de ces écosystèmes. Qualifiés d'hydromorphes, les sols des milieux humides sont en effet le lieu de réactions biogéochimiques complexes qui impliquent, dans une solution de sol, l'eau, la matière organique et minérale ainsi qu'une microfaune spécialisée et diversifiée dont l'action contribue à donner à ces écosystèmes, des particularités pédologiques uniques et extrêmement utiles à la salubrité de l'environnement.

Tous ces facteurs et caractéristiques contribuent à entretenir une flore dont la richesse spécifique compte sans aucun doute parmi les plus élevées de tous les écosystèmes que l'on retrouve sur le globe. L'écologie végétale des milieux humides est tributaire, comme dans tous les écosystèmes, de la conjonction d'un ensemble de facteurs en un lieu donné. Celle-ci sera analysée notamment à travers les notions de succession végétale, par les modèles de succession et par les modalités de recyclage des nutriments par les espèces.

Finalement, afin de suggérer des pistes de solutions ou encore de favoriser l'émergence de nouveaux principes dans l'étude appliquée des milieux humides, nous aborderons brièvement la question de la faisabilité de modéliser ces écosystèmes et de l'intérêt des modèles distribués dans pareil contexte.

1. ASPECTS ABIOTIQUES DES MILIEUX HUMIDES

1.1 Hydrologie des milieux humides : Aspects généraux

1.1.1 Définition du milieu humide

L'eau est présente dans tous les aspects du fonctionnement des milieux humides et elle constitue le critère fondamental d'identification de ces milieux. Comme la distribution et la qualité de l'eau dans ces écosystèmes sont tributaires des spécificités régionales du climat, de la physiographie et de la géologie des lieux (Devito *et al.*, 2000), les appellations désignant les milieux humides sont nombreuses et varient selon les lieux (bogs, fens, *peatlands*, *mires*, *moors*, marais, etc.). Cette diversité intrinsèque d'un même type d'écosystème fait que l'on ne leur connaît pas de définition unique et consensuelle (Vyzamal, 1995). Toutefois, pour les besoins de précision que commande cette étude, nous retiendrons la définition suivante, issue de la synthèse des travaux de Zoltai (1988), de Cowardin *et al.* (1979) et de Couillard et Grondin (1986) :

« Les milieux humides constituent des zones terrestres saturées en eau durant une période suffisamment longue pour influencer leurs composantes abiotique et biotique favorisant l'apparition de sols hydromorphes, d'une végétation hydrophile ou hygrophile, d'une variété d'activités et de processus biologiques adaptés aux environnements humides et dans certains cas, d'un taux de production de biomasse excédent celui de la décomposition ».

1.1.2 Notion d'hydropériode

La saturation plus ou moins élevée des sols des milieux humides apparaît comme la principale caractéristique de ces écosystèmes. Toutefois, la distribution de l'eau dans un milieu humide peut être hautement variable dans le temps et l'espace. Cette variabilité spatio-temporelle de saturation détermine une notion fondamentale dans l'écologie de ces écosystèmes. L'*hydropériode* est décrite par Mistch et Gosselink (1993) comme étant la période annuelle de saturation des milieux humides (Tableau 1). Elle constitue en quelque sorte, la signature hydrologique de chaque type de milieux humides. Chaque type de milieu humide possède une hydropériode particulière, dont les caractéristiques (magnitude, durée) relativement stables sur une base annuelle, déterminent le taux des

réactions chimiques et biologiques qui s’y déroule et assurent au milieu humide sa stabilité structurelle et fonctionnelle. Une modification importante de l’hydropériode d’un milieu humide se traduira par des effets notables sur la régénération, sur la productivité primaire et sur la saison de croissance des espèces végétales de l’écosystème (Gosselink et Turner, 1978; Keddy et Reznicek, 1986; Bégin et Payette, 1988, Duever, 1988; Jean *et al.*, 1992; Jean et Bouchard, 1993; Mitsch et Gosselink, 1993; Lepage et Bégin, 1996; Halsey *et al.*, 1997; Mortsch, 1998; Gilman, 1994; Hofmann *et al.*, 1998; Duever, 1988; Platt, 1996, Snodgrass et Burger, 1998). Selon le type de milieu humide, l’hydropériode sera modulée en fonction de la topographie, du niveau de la nappe phréatique ou encore des conditions climatiques dominantes. Ainsi, l’hydropériode d’une tourbière ombrotrophe sera largement tributaire des apports en précipitations. Celle des milieux humides intertidaux sera dépendante du rythme des marées alors que celle des milieux humides riverains d’eau douce sera fonction du niveau d’hydraulicité du plan d’eau ou cours d’eau.

Tableau 1: Hydropériodes des milieux humides non-tidaux (d'après Mitsch et Gosselink, 1993).

Hydropériode	Définition
Inondation permanente	Milieu humide inondé à toutes les années durant toute l’année.
Exposition intermittente	Milieu humide inondé tout au long de l’année sauf en période de sécheresse extrême
Inondation semi-permanente	Milieu humide inondé la plupart des années, durant la saison de croissance végétative
Inondation saisonnière	Milieu humide inondation durant de longues périodes au cours de la saison de croissance végétative; exposé à la fin de celle-ci
Saturé	Substrat du milieu humide est saturé durant de longues périodes au cours de la saison de croissance végétative; eau libre rarement présente
Inondation temporaire	Milieu humide inondé durant de courtes périodes au cours de la saison de croissance; nappe phréatique située loin sous la surface
Inondation intermittente	Surface du milieu humide généralement exposée; eau de surface quelquefois présente durant des périodes variables, sans patron saisonnier

1.1.3 Processus et bilan hydrique des milieux humides

Le milieu humide, en tant que système en équilibre dynamique, est parcouru par d'importants flux de matière et d'énergie. Parmi ceux-ci, on compte les flux hydriques dont l'intégration temporelle constitue le *bilan hydrique* de l'écosystème. Ce bilan est déterminé par le bilan entre les flux hydrologiques entrants et les flux hydrologiques sortants du milieu humide. Les précipitations, l'évapotranspiration, l'écoulement souterrain ou superficiel et le stockage hydrique constituent les principaux flux hydrologiques des milieux humides (Figure 1). Sur une base annuelle, certaines de ces composantes seront plus importantes dans le calcul du bilan que le seront d'autres composantes (Devito *et al.*, 2000).

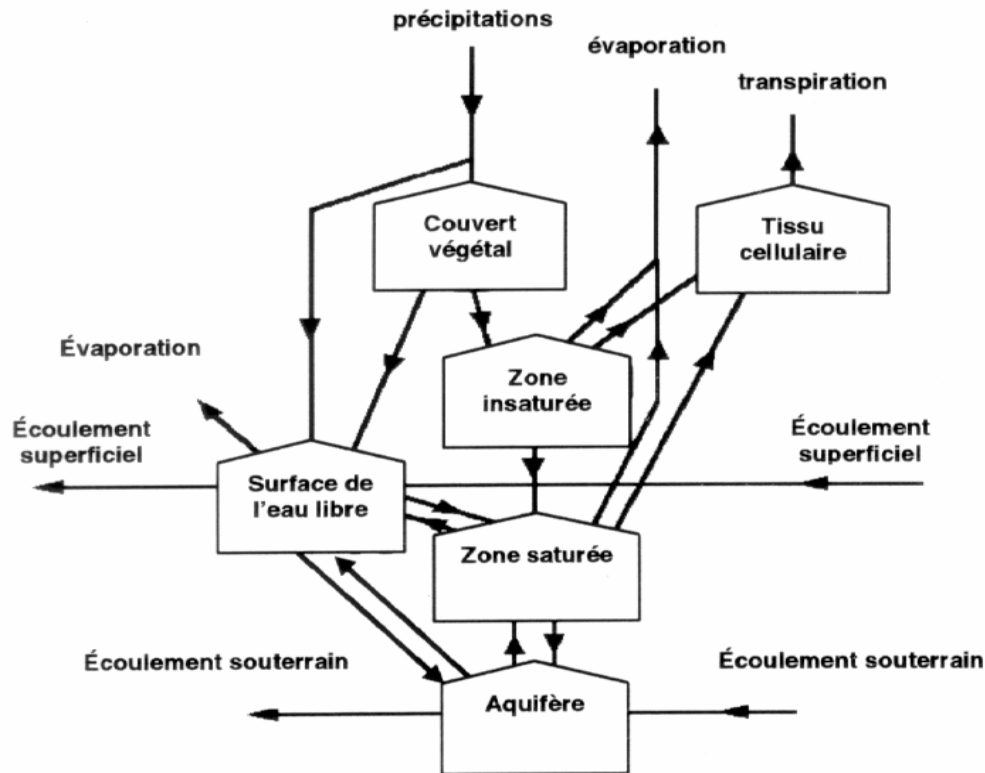


Figure 1 : Composantes du bilan hydrique des milieux humides (Adapté de Gilman, 1994).

Le bilan hydrique des milieux humides s'exprime ainsi en vertu de l'équation (1) suivante :

$$P + G_{\text{entrée}} + Q_{\text{entrée}} = Et + G_{\text{sortie}} + Q_{\text{sortie}} + s \quad (1)$$

P : précipitations

$G_{entrée}$: écoulement souterrain vers le milieu humide

$Q_{entrée}$: écoulement superficiel (ruissellement) vers le milieu humide

Et : évapotranspiration provenant du milieu humide

G_{sortie} : écoulement souterrain hors du milieu humide

Q_{sortie} : écoulement superficiel (ruissellement) hors du milieu humide

s : variation du stockage à l'intérieur du milieu humide.

1.1.3.1 Précipitations

Le bilan hydrologique de certains milieux humides est dominé par un excédent de précipitations par rapport aux pertes dues à l'évapotranspiration ou au ruissellement superficiel. C'est le cas par exemple des tourbières ombrotrophes dont la principale source d'alimentation en eau provient des précipitations. Souvent, ces milieux humides se développent au sein de cuvette topographique, d'origine structurale, offrant peu d'exutoire pour l'écoulement superficiel ou souterrain de l'eau. C'est le cas par exemple du bog de la Grande Plée Bleue situé à Saint-Henri sur la rive-sud de Québec. Cette tourbière ombrotrophe s'est mise en place au sein d'une dépression probablement attribuable à l'affouillement glaciaire d'un réseau de faille de chevauchement. La cuvette, qui a été comblé des sédiments marins lors de l'épisode transitoire de Champlain, a servi de creuset pour la croissance d'une biomasse végétale abondante qui s'est développée jusqu'à l'entourbement. L'absence d'un réseau de drainage et d'exutoires bien développés, combiné aux précipitations significatives au cours des siècles, ont contribué à ce processus.

Cependant, avec la croissance d'une végétation arbustive dense, les apports hydriques provenant des précipitations peuvent être significativement moindres. La quantité de précipitation qui rejoint la nappe phréatique ou le substrat, (*throughfall* ou précipitations au sol) peut être interceptée par la canopée dans un site densément végétalisé. Ainsi, au stade ultime du cycle de croissance des macrophytes émergentes, entre 10 et 35% du volume des précipitations pourront être interceptées (Mitsch et Gosselink, 1993; Duever, 1988). Les caractéristiques du couvert végétal (stade de succession atteint, type de végétation et stratification du couvert) constituent les principaux paramètres qui feront varier le *throughfall*. En contrepartie, le *throughfall* ne constitue toutefois pas le seul

chemin par lequel les précipitations atteindront la nappe phréatique. Le *stemflow* (écoulement sur tige) est un autre patron de circulation des précipitations. Il réfère au volume d'eau qui circule le long des tiges des macrophytes. En combinant ces deux composantes, nous obtenons l'équation (2) générale suivante d'estimation des précipitations nettes dans le milieu humide :

$$P_n = PS + PE \quad (2)$$

P_n = Précipitations nettes

PS = Précipitations au sol

PE = Précipitations sur l'écorce

1.1.3.2 Circulation souterraine

À l'instar des tourbières ombrotrophes dans lesquelles le mouvement des eaux souterraines résulte principalement du bilan entre les apports par précipitations et les faibles pertes dues au drainage ou à l'évapotranspiration, la présence et le mouvement de l'eau souterraine dans certains milieux humides tels que les milieux humides non-tidaux, sont plutôt influencés par l'hydrologie des cours d'eau adjacents. Le transfert hydrique entre l'écosystème et la rivière est alors assuré par les flux souterrains à travers les sédiments alluviaux (Gilman, 1994). La porosité, la perméabilité du substrat et la tension superficielle seront à cet égard des caractéristiques prépondérantes dans le taux de circulation de l'eau dans ce type de milieu humide.

Les flux souterrains des milieux humides déterminent l'existence d'une fonction recharge-décharge de la nappe phréatique qui a souvent été citée comme une des plus importantes de ces écosystèmes. La recharge se produit lorsque le niveau de la surface des eaux souterraines du milieu humide est inférieur à la nappe phréatique du terrain environnant. Les *seep wetlands* et les milieux humides ripariens constituent deux exemples de milieux humides de décharge (Figure 2 b, Figure 2c).

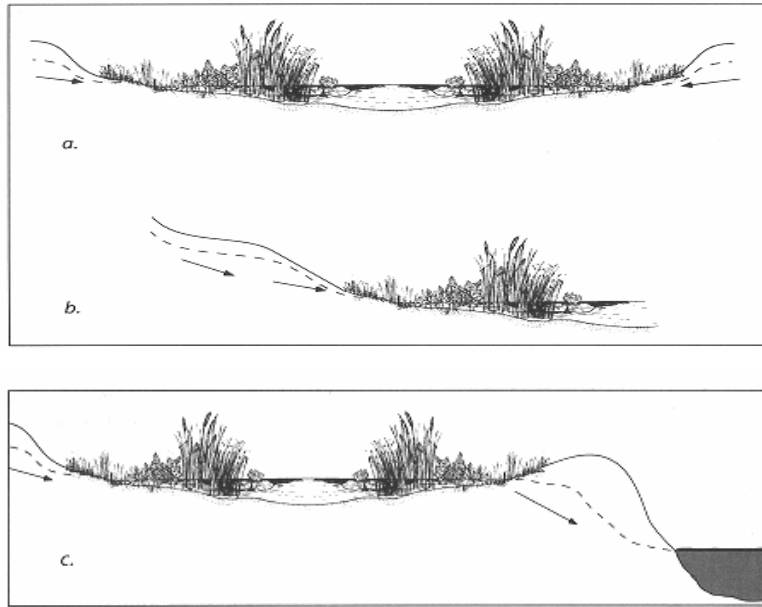


Figure 2 : Quelques exemples de relation possible recharge-décharge dans les milieux humides ombrotrophes et riverains et les milieux humides en plaines d'inondation (Mitsch et Gosselink, 1993).

À l'opposé, lorsque le niveau des eaux dans le milieu humide est supérieur à la nappe phréatique environnante, un flux sortant du milieu humide est observé. Ainsi, une étude produite sur le lac Érié a permis de confirmer cette hypothèse. La profondeur de la nappe phréatique et la direction de son écoulement dans les milieux humides riverains sont contrôlées par les fluctuations saisonnières du niveau d'eau. Ainsi, au cours du printemps et de l'été, lorsque le niveau des eaux du lac est supérieur à la surface des milieux humides, le flux hydrique souterrain est dirigé vers le milieu humide. Cette direction s'inverse à mesure que diminue le niveau des eaux du lac au cours de l'automne et de l'hiver. L'inversion de cette direction peut avoir des impacts majeurs sur la chimie des eaux du lac et des sédiments du milieu humide (Crowe et Ptacek, 1994; Mitsch et Gosselink, 1993; Vogler, 2000). L'absence d'expérimentation suffisante sur cette question ne saurait toutefois permettre les généralisations trop hâtives qui pourraient être faites sur cette fonction des milieux humides.

La circulation souterraine à l'intérieur et hors d'un milieu humide est empiriquement décrite par la loi de Darcy (3). Cette loi stipule que l'écoulement souterrain est

proportionnel au gradient hydraulique et à la conductivité hydraulique (perméabilité) du substrat du milieu humide :

$$G = kas \quad (3)$$

G = taux d'écoulement des eaux souterraines (volume/unité de temps)

k = Conductivité hydraulique (proportionnelle au contenu de matières fibriques)

a = Aire d'une section transversale à la direction de l'écoulement

s = Gradient hydraulique (pente de la nappe phréatique)

1.1.3.3 Circulation de surface

Dans certains milieux humides, les milieux humides riverains par exemple, la densité du réseau de drainage est souvent faible, de telle sorte que la circulation superficielle y est presque nulle en période d'étiage. Au contraire, lorsque des cours d'eau sont présents et qu'un réseau de drainage est bien développé, les flux de surface sortants peuvent être mesurés, sur la base notamment de l'équation générale suivante (4) :

$$S_i = R_p P A_w \quad (4)$$

S_i = Ruissellement superficiel en m^3 par événement de pluie

R_p = Coefficient de réponse hydrologique

P = Précipitation moyenne dans le bassin en mètre

A_w = Superficie du bassin en m^2

1.1.3.4 Évapotranspiration

Les réserves d'eau des milieux humides sont souvent situées sous la surface du sol, à de faibles profondeurs. Par conséquent, elles sont davantage sujettes à s'évaporer dans l'atmosphère que si elles étaient emmagasinées plus en profondeur comme c'est généralement le cas dans plusieurs autres types d'écosystèmes (Duever, 1988; Vyzamal, 1995). Les pertes en eau d'un milieu humide vers l'atmosphère sont désignées sous le terme d'*évaporation*. Lorsque ces pertes proviennent des parties aériennes des plantes, nous parlons de *transpiration*. La combinaison des deux paramètres constitue l'*évapotranspiration*, un paramètre hydrologique important dans le bilan hydrique des milieux humides. De fait, la plupart des pertes en eau au sein des milieux humides

découlent de l'évapotranspiration en raison du faible taux de circulation de l'eau et de leur haute surface spécifique attribuable au feuillage des macrophytes. En contrepartie, comparativement à des plans d'eau libre, les milieux humides présentent des taux moins élevés d'évaporation en raison du ralentissement de la vélocité des vents et de la suppression partielle de l'insolation par les communautés végétales.

L'évapotranspiration constitue un paramètre très difficile à mesurer avec précision compte tenu des multiples facteurs qui contribuent à modifier sa magnitude (Oliver et Hidore, 1984). En effet, de nombreux paramètres écologiques contrôlent le taux d'évapotranspiration des milieux humides. Ces paramètres sont de nature microclimatique (humidité relative, température de l'air et de l'eau, vélocité des vent, radiation incidentes), pédologique (contenu en humidité des sols) et biologique (type et densité du couvert végétal, surface spécifique du feuillage) (Liu *et al.*, 1998). Sur ce dernier point toutefois, Mitsch et Gosselink (1993) mentionnent que le rôle de la végétation sur l'évapotranspiration demeure discutable. À cet égard, le type de milieux humide ainsi que la période de la saison, semblent revêtir davantage d'importance que la nature des espèces elles-mêmes et leur distribution spatiale.

La loi de Dalton (5) exprime la relation qui existe entre quelques-uns des paramètres qui déterminent le taux d'évapotranspiration d'un milieu humide :

$$E = c f(u) (e_w - e_a) \quad (5)$$

E = taux d'évapotranspiration

c = coefficient de transfert de masse

$f(u)$ = fonction de vélocité du vent

e_w = pression de vapeur à la surface

e_a = pression de vapeur environnante

1.2 Biochimie des milieux humides : aspects généraux

1.2.1 Caractéristiques physico-chimiques des sols hydromorphes

Les sols des milieux humides sont désignés sous le terme d'*hydromorphes*. Ce terme général fait référence à tout type de sol se développant sous des conditions de mauvais

drainage. Ces sols se forment sous des conditions de saturation qui persistent suffisamment longtemps pour favoriser l'apparition de conditions anaérobiques dans leurs horizons supérieurs (Veprakas, 1999). Les sols hydromorphes peuvent être minéraux ou organiques, la distinction entre les deux types repose sur plusieurs caractéristiques, notamment le pourcentage de matière organique présent dans le profil de sol.

Les sols hydromorphes minéraux présentent des propriétés chimiques et physiques typiques d'environnement réducteur suite à des périodes de saturation suffisamment longues (USACE, 2001). Ces sols offrent une structure définie par une série d'horizons d'éluviation et d'accumulation constitués de matériel organique plus ou moins décomposé et des produits d'altération de la fraction minérale (Ca^{++} , Mg^{++} , K^{+} et Na^{+} , Fe^{++} Al_3^{+}). Les caractéristiques de ces horizons hydromorphes, sujets à de brusques changements saisonniers de saturation, sont notamment : la présence de nodules de fer et de manganèse dans les horizons d'accumulation (horizons B) et par la présence de zones de décoloration témoignant des processus de mise en solution de ces minéraux dans les zones d'éluviation (horizons A). Au cours des périodes sèches, le fer et le manganèse sont oxydés et immobilisés tandis que durant les période plus humides, ils sont réduits et mobilisés (Aguilar *et al.*, 2001).

Les sols hydromorphes organiques se développent sous des conditions quasi-permanentes de saturation et/ou d'inondation (USACE, 2001). Ce sont des sols hautement poreux, plutôt constitués de restes de plantes, de décomposition variable qui s'accumulent dans le milieu humide sous l'effet des conditions anaérobiques. La tourbe est un dépôt de matière organique peu décomposée qui s'est accumulée dans un milieu saturé en eau. Il s'agit du plus important constituant des sols organiques. Dans le cas des tourbières ombrotrophes par exemple, la matière organique est fournie par les différentes espèces de *sphagnum* qui forment une litière acidifiante, alors que dans le cas des marais et des marécages, ce sont les graminées et les cypéracées qui fournissent l'essentiel de la matière organique.

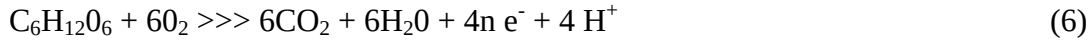
Une des caractéristiques fondamentales des sols hydromorphes est l'absence d'oxygène moléculaire dans la solution de sol (Ponnamperuma, 1972). En effet, lorsqu'un sol est submergé, l'échange gazeux entre celui-ci et l'atmosphère est presque annihilé. Dès lors,

l'oxygène et les autres gaz ne peuvent pénétrer dans le sol uniquement que par diffusion moléculaire dans les eaux interstitielles. De plus, après quelques heures de submersion seulement, l'oxygène dissous et l'oxygène gazeux présents dans le sol ont presque tout été utilisés. Une mince couche plus riche en oxygène présente dans la rhizosphère demeure en raison de la capacité de certaines macrophytes à transporter et à diffuser l'oxygène atmosphérique par leurs parties aériennes et le réseau racinaire jusque dans la solution de sol (Mitsch et Gosselink, 1993; Duchaufour, 1988 ; Bornette *et al.*, 1994). Cette couche oxydante à la surface des sédiments est d'une grande importance dans la biochimie des milieux humides. Elle constitue un puits pour le phosphate et autres nutriments utiles aux espèces végétales et agit du même coup comme filtre chimique empêchant la désorption de ces nutriments dans l'eau. L'épaisseur de cette couche et son contenu en oxygène sont tributaires du taux de transport de l'oxygène à travers l'interface atmosphère/géosphère, notamment par les macrophytes, de la densité des organismes aérobies présents dans le sol et de la production photosynthétique d'oxygène par les algues dans la colonne d'eau (Gambrell et Patrick, 1978).

1.2.2 Potentiel oxydoréducteur des sols hydromorphes

Dans des sols non-saturés, l'oxygène présent favorise l'action d'une biomasse microbienne fortement bioactive (bactérie, champignon) qui entraîne la décomposition et l'humification de la matière organique. Cependant, l'inondation et la saturation des sols réduit de manière importante la diffusion de l'oxygène atmosphérique dans le profil et favorisent davantage l'action d'organismes anaérobiques qui peuvent alors vivre et se développer. Ces organismes, dégradent la matière organique (de même que les sucres qu'elle contient) pour produire leur énergie, induisant ainsi la réduction de l'oxygène et la libération du dioxyde de carbone, de l'eau, des électrons libres et de protons (Mistch et Gosselink, 1993; Ponnampereuma, 1972) ¹ :

¹ Les organismes vivants ont besoin d'énergie qu'ils doivent puiser dans leur environnement pour survivre. La lumière est la source d'énergie pour les organismes photosynthétiques tels que les plantes et certaines bactéries. Ces organismes, dits autotrophes, produisent leur propre énergie chimique à partir de la lumière. Les organismes qui doivent ingérer leurs sources d'énergie (qui ne peuvent la produire) sont dits hétérotrophes. Ces organismes utilisent les molécules organiques contenues dans leur nourriture pour obtenir l'énergie et pour croître. Dans les organismes autotrophes, les *chloroplastes* sont le site de la production d'énergie ou *photosynthèse*. Dans les organismes hétérotrophes, comme les bactéries et les champignons décomposeurs, ce sont les *mitochondries* (usines cellulaires de production d'énergie) qui jouent ce rôle. On nomme *respiration cellulaire* le processus de production d'énergie par les mitochondries. Le but de



En peu de temps, suite à l'utilisation presque totale de l'oxygène par les bactéries aérobiques, des conditions plus réductrices apparaissent. L'absence d'oxygène rend en effet difficile la respiration cellulaire et le soutien d'une activité microbienne aérobie. Ce sont alors les organismes dits anaérobiques qui prennent la relève. Ces organismes se servent des autres composés du sol comme accepteur terminal dans le cycle de leur respiration. Une des premières actions de ces organismes est de réduire le nitrate (NO_3^-) en nitrite (NO_2^-) puis en NH_3^+ et finalement en N_2O et en N_2 avec libération d'eau :



Avec la décroissance continue du potentiel redox, le manganèse est le troisième constituant du sol à subir une réduction :



La séquence réductionnelle se poursuit avec les oxyhydroxydes et les sulfates de fer. La réduction du fer est une conséquence de l'activité métabolique des bactéries anaérobies spécialisées (*ferrooxidans*). Le principal sous-produit des transformations anaérobies du soufre est le sulfure d'hydrogène, H_2S qui découle de la réduction des sulfates. Ce dernier processus est accompli par un groupe de bactéries anaérobies strictes qui utilisent les sulfates comme accepteurs d'électrons dans leur respiration. Ce processus se déroule à l'intérieur d'une large gamme de pH mais le processus prédomine autour de valeurs neutres :

la respiration cellulaire est d'extraire l'énergie des molécules complexes comme le glucose contenu dans la matière organique et la convertir en énergie (ATP). La respiration cellulaire constitue le processus de production d'énergie principal chez les organismes vivants dans les sols. Elle comprend en tout, trois étapes complexes : l'oxydation de la matière organique (glycolyse), l'oxydation des sous-produits de cette première dégradation (le cycle de Krebs) et l'acceptation par l'oxygène des électrons libérés par l'oxydation de la matière organique (Eq. 1). Cette acceptation termine le processus de l'extraction d'énergie. Les réactions chimiques impliquées dans ce processus constituent des réactions d'oxydoréduction ou redox. Elles forment de véritables chaînes qui visent à dégrader de manière toujours plus complète et plus stable la matière organique. Dans un milieu pauvre en oxygène, comme dans les sols saturés en eau, ce sont les composés chimiques CO_2 , SO_4^{2-} , NO_2^- , NO_3^- , Mn^{4+} , Fe^{3+} qui servent d'accepteurs terminal d'électron. Ces composés sont alors réduits en N_2O , N_2 et surtout en NH_4^+ , H_2S , deux gaz résultants de la respiration cellulaire dans ces conditions (Mitsch et Gosselink, 1993; Ponnampetuma, 1972; Stryer, 1982; Duchaufour, 1988; Sposito, 1989 et Bernier, 2000). La magnitude du processus de réduction dans les sols hydromorphes est déterminée par la quantité de matière organique facilement dégradable, par le taux de décomposition, par la formation de toxines et par la quantité de substances réductibles; nitrates, manganèse, oxydes de fer, sulfate et composés organiques. Dès lors, les réactions redox contrôlent directement la qualité des eaux qui circulent et sortent des milieux humides (Neue, 1993). Une revue des processus biochimiques des milieux humides pourra être consultée sur les sites respectifs des groupes de recherche probablement les plus actifs dans ce domaine : le Wetland Biochemistry Laboratory (www.wetlands.lsu.edu/publications.htm) et le Wetland Biochemistry Institute (www.leerick.lsu.edu/wetlands/pubs1.htm).



Dans les conditions d'anaérobiose les plus réductrices, le dioxyde de carbone est le dernier constituant du sol à être réduit. La méthanogénèse, ou production de méthane CH_4 , constitue le produit de cette réaction. Ce gaz s'échappe généralement en grande quantité, des sols inondés, des marais et des boues lacustres. Il est produit par un petit groupe de bactéries anaérobies strictes qui prolifèrent dans ces écosystèmes. Ces bactéries ont une température préférentielle d'environ 30°C mais certaines espèces peuvent synthétiser le méthane à des températures aussi basses que 5°C .



2. ASPECTS BIOTIQUES DES MILIEUX HUMIDES

2.1 Notions de succession végétale et de zonation

La notion de succession végétale a été définie à l'origine comme étant un processus ordonné de développement temporel et spatial des communautés vivantes résultant des modifications du milieu par les individus. Ce processus évolutif tend vers un état de stabilité relative, le *climax*, au sein duquel la régénération de l'écosystème est maintenue de façon autogénique, c'est à dire par des processus intrinsèques au fonctionnement des biocénoses : mutualisme, commensalisme, prédation, compétition etc. Dans ce modèle, chaque communauté végétale et chaque espèce constituent des organismes autorégulateurs cohabitant en une interdépendance qui détermine un état dynamique transitoire de l'écosystème (Clements, 1916 cité par Van der Walk, 1981; Odum, 1971; Mitsch et Gosselink, 1993). L'écologie classique a été dominée durant plusieurs décennies par ce paradigme qualifié d'*organismique*.

Cette vision de l'évolution des écosystèmes est toutefois réductrice, si l'on croit du moins ceux qui la critique. En effet, les groupements végétaux y sont considérés comme des organismes indépendants du milieu-substrat qui ne joue ici qu'un rôle accessoire de support physique. En réponse à ce modèle, H. A. Gleason énonçait en 1917, l'hypothèse *individualistique* pour expliquer la distribution des espèces végétales. Ce modèle prône l'existence de gradients dans l'environnement qui déterminent une distribution des individus selon leurs réponses préférentielles aux conditions variables du milieu. Cette hypothèse repose sur le postulat que les individus d'une communauté végétale possèdent une adaptabilité différentielle à ces conditions, les rendant ainsi peu susceptibles d'occuper un même secteur du biotope. L'écosystème est alors constitué d'un ensemble hétérogènes de faciès végétaux, répondant chacun à de subtiles différences environnementales (Richard, 1977; Van der Valk, 1981; Mitsch et Gosselink, 1993).

Au cours du dernier siècle, les travaux de recherche effectués sur les milieux humides suggèrent deux évidences qui valident l'approche de Gleason (1917). D'une part, à la lumière de certains marqueurs paléoécologiques identifiés dans les tourbières

ombrotrophes, la végétation *actuelle* aurait existé durant plusieurs millénaires. D'autre part, ce sont les changements climatiques puis les spécificités physiographiques régionales qui semblent avoir eu le plus d'impact sur la composition et l'évolution des écosystèmes humides (Foster et Wright, 1990; Klinger *et al.*, 1990; Khury *et al.*, 1992; Freeman *et al.*, 1993)².

2.2 Recyclage des nutriments par les macrophytes

Les modalités de recyclage des éléments chimiques par les macrophytes des milieux humides dépendent du groupe de macrophytes à laquelle appartiennent chacune des espèces. Selon la classification de Denny (1987), quatre groupes (formant deux classes) de macrophytes peuplent les milieux humides. Ces groupes sont désignés sur la base des traits morphologiques et physiologiques des espèces:

Ces deux groupes constituent les macrophytes *aquatiques* :

- 1) Macrophytes émergentes : espèces croissant sur les sols saturés d'eau ou submergés qui possèdent une nappe phréatique située à 0.5m sous la surface du sol et où les sédiments sont recouverts d'environ 1.5 m d'eau. Ex.: *Carex sp.*, *Phragmites sp.*, *Scirpus sp.*;
- 2) Macrophytes flottantes libres : espèces sans aucun ancrage racinaire au substrat ; flottent librement sur ou sous l'eau; distribution généralement restreinte, aux zones protégées et calmes. Ex. : *Lemna minor*.

Ces deux groupes constituent les macrophytes *euhydrophytiques* :

- 3) Macrophytes flottantes : espèces enracinées au substrat dans des profondeurs d'eau allant approximativement de 0.5 m à 3 m; possédant des parties foliaires flottantes ou légèrement aériennes. Ex. : *Nymphaea sp.*, *Nuphar sp.*, *Potamogeton sp.*;

² Ainsi, lorsque les conditions (anoxie) qui prédisposent à l'accumulation tourbeuse disparaissent, par exemple par une baisse de la nappe phréatique, les sédiments organiques accumulés s'oxydent rapidement et s'affaissent. En tenant compte du fait que les milieux humides subissent une croissance verticale, il est probable que tôt ou tard, l'horizon d'accumulation organique sera coupé du compartiment saturé (catotélme) et que l'accumulation cessera à moins d'une hausse de la nappe phréatique généré par exemple par un accroissement des précipitations ou une modification du réseau de drainage de la tourbière.

- 4) Macrophytes submergées : espèces qui prolifèrent sous l'eau, à toutes les profondeurs, au sein de la couche photique. Ex. : *Myriophyllum sp.*, *Ceratophyllum*.

L'absorption des nutriments ou translocation³ présente des particularités qui varient en fonction de l'appartenance des espèces aux quatre principaux groupes de macrophytes des milieux humides. Ainsi, la translocation des minéraux s'effectue par les émergentes, par transpiration jusqu'aux parties aériennes via les vaisseaux capillaires de la plante. Ce processus se déroule à un taux déterminé par l'évapotranspiration. Au cours du cycle de croissance de ces espèces, une translocation de certains minéraux survient vers le rhizome, les graines et les tissus de la plante, alors que le reste des minéraux est retourné de manière directe ou indirecte, dans l'environnement de la plante, à la sénescence de celle-ci. Dans le cas des espèces flottantes enracinées ou libres, le processus de translocation est plus lent en raison du taux moins élevé d'évapotranspiration. Les feuilles exposées à l'air libre possèdent des stomates qui permettent l'évaporation de l'eau. C'est ce processus qui fournit un mécanisme de transpiration par lequel les éléments minéraux, fixés aux racines, sont transportés à travers le xylème, jusque dans les parties supérieures de la plante. Sous un *stress* nutritif important, certaines espèces flottantes ancrées peuvent augmenter ou diminuer la taille de leurs organes fixateurs, en l'occurrence le réseau racinaire et les parties aériennes sous un *stress* nutritif important. La sénescence et la décomposition des feuilles des espèces flottantes ancrées permet par la suite le relâchement des nutriments fixés au cours de leur cycle de croissance et un flux continu d'éléments nutritifs est maintenu au sein de ces communautés.

Dans les communautés de macrophytes flottantes libres, le prélèvement des nutriments se produit dans l'eau, sous et autour de la communauté. Cette dernière forme généralement un épais radeau flottant. Le recyclage et la désorption des nutriments s'effectuent ainsi à travers ce média notamment par la décomposition des déchets organiques qui s'accumulent sur ce tapis. En ce sens, les communautés d'espèces flottantes libres agissent comme des puits à nutriments, puisque seulement une partie du volume d'éléments prélevés retourne à l'écosystème.

³ Dans le sens propre, désigne le transport dans le profil d'un sol, de particules de granulométrie et de nature diverse (sables, limons, argiles, matières organiques, etc.) par les eaux pluviales (Parent, 1990).

Le recyclage élémentaire par les espèces totalement submergées présente des voies qui peuvent varier en fonction des conditions environnementales et en fonction de l'espèce considérée. Au sein d'un même radeau de végétation d'espèces totalement submergées, il peut y avoir pertes de nutriments dans l'eau, notamment au niveau des tissus de la plante, et réabsorption immédiate par les jeunes individus en croissance. Par cette rétroaction positive, la majeure partie des nutriments est ainsi retenue et recyclée au sein de la biocénose. Étant donné que, dans le cas des espèces flottantes libres et totalement immergées, les réserves principales de nutriments se situent à l'intérieur même de la biocénose, la destruction de cette dernière peut rapidement causer d'énormes et irréversibles pertes de nutriments à l'écosystème (Denny, 1987 ; Vyzamal, 1995).

2.3 Reproduction

Outre la reproduction sexuée, les macrophytes des milieux humides utilisent des moyens de reproduction *végétative*. Il existe quatre types d'organes de reproduction végétative: 1) les *rhizomes*, propres aux genres *nuphar* et *nymphaea*, peuvent être brisés en fragments qui se développent ensuite en un nouvel individu; 2) les *stolons*, des tiges qui croissent soit sous la surface du sol ou juste au-dessus, courent depuis la plante-mère sur une certaine distance et forment un nouvel individu qui lui-même donnera naissance à d'autres individus; 3) les *tubercules* sont des renflements plus ou moins importants du rhizome, de la racine ou de la tige d'une espèce, qui contiennent des substances de réserves (Parent, 1990). Ces parties peuvent également servir de propagule lorsqu'elles s'individualisent de l'organe principal en raison de la sénescence de celui-ci durant l'hiver. Au printemps, des racines adventives ainsi que des feuilles se développent sur chaque tubercule et donnent naissance à une nouvelle plante. Ce mode de reproduction est propre aux genres *Sagittaria* et *Potamogeton*; 4) les *turions* sont de jeunes pousses compactes naissant d'un rhizome et qui s'individualisent à la sénescence de ce dernier; les pousses peuvent alors flotter et être dispersées par hydrochorie ou encore couler au fond de l'eau et prendre racine *in-situ* au printemps suivant. La reproduction des genres *Lemna* et *Myriophyllum* s'effectue par ce moyen.

Certaines espèces de macrophytes peuvent se prévaloir des deux moyens de reproduction, pouvant alterner entre l'un ou l'autre selon les conditions du milieu, alors que chez

d'autres, il s'agit de l'unique moyen de reproduction. Les organes de reproduction des macrophytes des milieux humides sont généralement très fragiles en raison de la faible lignification de leurs tissus et peuvent se briser sous l'effet des courants, des vents ou par sénescence des portions végétatives durant l'hiver.

2.4 Dispersion

Bien que les graines soient généralement considérées comme des propagules de dispersion à longue distance, les parties végétatives agissent essentiellement à courte distance, en raison de leur poids élevé ou de leur volume plus important, malgré le fait que chez certaines espèces la plus grande flottabilité des propagules permet également leur transport sur de longues distances. La conséquence logique de la dispersion des propagules est la colonisation de nouveaux territoires. Le succès de la dispersion et de la reproduction dépend toutefois des habiletés des propagules à s'établir et à se développer au sein des zones atteintes.

Les plantes aquatiques possèdent plusieurs stratégies de dispersion leur permettant d'étendre leur zone de distribution. La dispersion des diaspores par l'eau et durant les inondations (*hydrochorie*) constitue, en raison de l'omniprésence d'eau dans ces écosystèmes, le plus important moyen de dispersion des propagules des espèces végétales des milieux humides. Ainsi, l'eau constitue un des principaux facteurs écologiques au sein de ces écosystèmes et son effet sur la sédimentation et l'érosion du substrat riverain ainsi que son rôle dans la dispersion des espèces sont des aspects bien connus.

La *zoochorie* et l'*épizoochorie* (transport des propagules à l'extérieur de la région-source) constituent d'autres moyens efficaces de dispersion des propagules tant par la distance franchie que par le nombre d'espèces disséminées. La faune avienne et terrestre des milieux humides, (canards, grèbes, hérons, ondatras ainsi que les cerfs de Virginie) jouent un rôle dans la dispersion des propagules. Durant leur transport à l'extérieur, les graines peuvent toutefois subir une dessiccation ou encore tomber en milieu défavorable à leur germination. Le succès de la reproduction à distance dépendra, dès lors, de la tolérance des espèces à la dessiccation.

La dispersion des propagules par *anémochorie* peut se faire dans les airs ou encore à la surface de l'eau, les diaspores étant transportées sur de plus ou moins grandes distances. Toutefois, il est vraisemblable de croire que les propagules puissent tomber en milieu terrestre, défavorable à leur germination. Par conséquent, les succès de l'*anémochorie* apparaissent faibles parmi les macrophytes des milieux humides, alors qu'ils sont beaucoup plus probants au sein des communautés d'espèces végétales terrestres.

2.5 Colonisation/Compétition/Zonation

Hormis les fluctuations de niveau d'eau et la fertilité des sols qui constituent, de façon générale, les aspects abiotiques déterminants dans la composition floristique des communautés végétales des milieux humides, les processus autogéniques tels que la compétition interspécifique et l'allélopathie sont impliqués dans la succession végétale de ces écosystèmes. Les interactions déterminées par les habiletés de compétition des espèces, la disponibilité des ressources et la nature des perturbations ainsi que des gradients environnementaux, déterminent la structuration de ces écosystèmes (Keddy; 1982, 1983, 1984a, 1984b, Wilson et Keddy; 1985, 1986a, 1986b) Ainsi, bien que la compétition affecte très certainement la zonation floristique des milieux humides, celle-ci pourra varier selon la nature des espèces en présence, l'environnement et le moment d'observation.

3. APERÇU DE LA DYNAMIQUE DES MILIEUX HUMIDES

3.1 Hydrologie et biochimie : effets des fluctuations

À la lumière des connaissances déjà acquises, nous savons que le degré de saturation des sols hydromorphes, la durée de l'hydropériode, le bilan hydrique et les fluctuations d'hydraulicité, la source et le taux de renouvellement des influx constituent des facteurs qui seront impliqués de très près dans la biochimie des milieux humides (Gosselink et Turner, 1978). Dans cet ordre d'idée, Kelley *et al.* (1985) ont pu établir que le contenu de la biomasse des communautés d'émergentes contient approximativement 50% de plus d'azote et de phosphore que la biomasse des prairies humides. Cette différence serait attribuable à la productivité inférieure de cette communauté végétale dépendante des fluctuations de près de 2 m du niveau de l'eau du lac. Ces fluctuations ont eu pour effet direct de perturber la zonation végétale établie jusqu'à ce moment sur les rives du plan d'eau. Ainsi, durant les épisodes de basse hydraulicité, la superficie totale de la prairie humide a augmentée. Ce phénomène a favorisé une décroissance de la production primaire et de la fixation des nutriments par les producteurs autotrophes. À l'opposé, au cours des phases de haute hydraulicité, l'accroissement de la superficie des communautés d'émergentes a favorisé la fixation et le recyclage de l'azote et du phosphore. Ainsi, les prairies humides plus que les communautés d'émergentes, serviraient à long terme de « puits » à azote et à phosphore en raison des taux de décomposition plus faibles et de l'adsorption par le sol des nutriments plutôt que leur désorption dans l'eau de ruissellement. Une étude produite par Lyon *et al.* (1986) a permis également de démontrer que les concentrations de nutriments biodisponibles et la densité des espèces sont plus élevées dans les zones fréquemment inondées, comparativement à celles qui le sont moins.

En outre, les travaux récents de Fremann *et al.* (1993; 1995a; 1997) et Mitsch et Reeder (1992), portant sur l'effet des fluctuations de la nappe phréatique de milieux humides expérimentaux, ont permis d'observer un accroissement de la température des dépôts organique, une décroissance de la quantité d'oxygène dissout et une variation positive

puis négative du pH. À cet égard, McKenzie *et al.* (1998) affirment qu'en condition d'inondation, les taux de production du méthane et du dioxyde de carbone peuvent tripler à chaque tranche d'accroissement de 10°C de la température des dépôts organiques. Ces conclusions ont été réitérées par Carroll et Crill (1994), qui ont pu déterminer, en mesurant l'échange net de carbone et la respiration dans un milieu humide, que le taux de recyclage du carbone pour une année plus chaude et plus sèche serait inférieur aux valeurs moyennes enregistrées au cours d'une année normale.

Les conclusions de ces études laissent croire que l'abaissement de la nappe phréatique dans ces écosystèmes, sous l'effet d'un accroissement de la température, mènerait à des émissions substantielles de CO² dans l'atmosphère. À cet égard, les milieux humides nordiques (bog et fens), désignés sous le terme générique de « *peatlands* » et qui contribuent à 34% dans ces émissions « normales » de CO² dans l'atmosphère, pourraient être les plus touchés par des conditions climatiques modifiées (Wang *et al.*, 1996). Ainsi, selon Waddington *et al.* (1998), dans un scénario de dédoublement du dioxyde de carbone (2XCO₂), la fonction de puit à CO₂ des milieux humides ombrotrophes (bogs) serait accrue. En effet, dans un contexte 2XCO₂, la plupart des milieux humides du Canada, et principalement les « *peatlands* », serait exposé à des augmentations des températures moyennes annuelles de l'air de 2 à 6°C et à des augmentations des précipitations moyennes annuelles de 0 à 15%. Dans ce contexte, un accroissement du prélèvement par les plantes du CO₂ atmosphérique, plus abondant en raison des températures plus chaudes, serait alors susceptible d'être observé. Toutefois, ce processus risque d'être court-circuité par l'élévation des taux de respiration des sols en réponse à l'augmentation de leur température interne et des nappes phréatiques plus basses. Une plus grande oxydation de la matière organique pourrait conduire à l'effet inverse selon l'équation (6) : $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \ggg 6CO_2 + 6H_2O + 4n e^- + 4 H^+$.

Étant donné l'étroite interaction qui existe entre les composantes abiotiques et biotiques des milieux humides, les modifications de toute variable du système seront ressenties à plus ou moins brève échéance sur l'ensemble. À cet égard, Snodgrass *et al.* (2000) ont analysé certaines variables de la chimie de l'eau (carbone organique dissous, sulfate et pH) dans neuf terres humides afin de déterminer les rapports entre la morphologie des terres humides (superficie et profondeur maximale), l'hydrologie, la chimie de l'eau et la

bioaccumulation du mercure (Hg) chez les poissons. Les auteurs ont observé que les concentrations de Hg dans tout l'organisme étaient inférieures chez le sucet de lac (*Erimyzon sucetta*), un détritivore benthique, et supérieures dans le brochet d'Amérique (*Esox americanus americanus*), un carnivore de niveau supérieur. Des analyses de régression produites sur ces données ont montré que la profondeur maximale et l'hydropériode expliquaient une partie importante de la variation des concentrations de Hg pour le sucet de lac et le brochet d'Amérique entre les différents sites étudiés. La profondeur maximale et le carbone organique dissous avaient toutefois un effet négatif sur les concentrations de Hg chez *Acantharchus pomotis*, une espèce de crapet-soleil. Les auteurs concluent que le lessivage du Hg des sédiments pendant les cycles d'assèchement et d'inondation et la liaison des espèces chimiques du Hg par le carbone organique dissous dans la colonne d'eau constituent les principaux facteurs régissant la biodisponibilité de cette substance dans les terres humides.

3.2 Hydrologie et phytosociologie : effets des fluctuations

Si l'importance de l'hydrologie dans un milieu humide est souvent évaluée en fonction de son implication dans les processus biochimiques de ces écosystèmes, nous devons reconnaître que ce facteur agit souvent de manière directe sur les composantes biologiques. À partir des nombreuses études qui ont été produites sur cette question, Mistch et Gosselink (1993) ont fait ressortir quelques principes sur l'importance de l'hydrologie dans les milieux humides. Ainsi, les particularités dynamiques de l'hydrologie des milieux humides peuvent mener à la prolifération de biocénoses uniques en terme diversité, tout comme elle peuvent en limiter leur développement. En fait, tout dépend de l'équilibre entre l'intensité et la fréquence de la perturbation et le capacité de résilience du système.

L'*intermediate disturbance hypothesis* (Connell, 1978) constitue un concept fondamental qui permet de traiter de la question des perturbations environnementales sur la dynamique des milieux humides. Selon ce modèle, les écosystèmes à haute richesse spécifique constituent des systèmes en recherche constante d'équilibre. Toutefois, sous conditions stable et sans perturbations, ces écosystèmes progressent vers un équilibre dynamique, tout en perdant de leur biodiversité en raisons de la diversification des niches ou encore

par la mortalité qui touche les compétiteurs inférieurs. En effet, les compétiteurs supérieurs éliminent les compétiteurs inférieurs et une réduction de la richesse spécifique de l'écosystème apparaît. Cependant, lors de perturbations de fréquence et de magnitude intermédiaire, un équilibre se crée entre les espèces compétitives adaptées aux environnements stables et les espèces pionnières qui tirent avantages des environnements fréquemment perturbés et la diversité de l'écosystème s'accroît. Si l'intervalle de récurrence de la perturbation est plus courte comparativement au temps requis par le processus de compétition pour exclure les espèces les moins compétitives, l'écosystème demeure en équilibre dynamique et la diversité spécifique demeure élevée. Le concept a été vérifié et les conclusions des études produites confirment l'hypothèse (Bornette et Amoros, 1996). Cet état n'est pas inéluctable et peut ne pas survenir si des changements graduels, par exemple du climat, apparaissent à la faveur de certaines espèces.

Les perturbations environnementales invoquées ici font référence aux processus mécaniques qui font partie de la dynamique des littoraux. Les milieux humides riverains sont particulièrement sensibles aux effets de ces processus : érosion des sédiments riverains, le transport et la sédimentation des matériaux dans les zones supralittorales. Les impacts des fluctuations environnementales induites par ces processus ont été décrits en détail par Bégin et Lavoie (1988). Ainsi, en quelques décennies, la migration du front sédimentaire littoral vers l'intérieur des terres suscite de profondes modifications de l'habitat des végétaux infralittoraux se qui se traduit par un remplacement progressif des espèces arborescentes par des arbustes hydrophiles. Un des agents impliqués dans ces processus sont les glaces en écoulement libre (à la débâcle printanière par exemple). Ces glaces exercent d'intenses actions d'abrasion, de raclage, de récurage, d'aplanissement et d'évacuation des débris qui perturbent grandement les marges des milieux humides riverains. Subséquemment, les dépôts des blocs de glaces modifient la microtopographie du substrat, altérant ainsi les processus sédimentaires littoraux durant la saison libre et favorisant la mise en place d'une boucle de rétroaction qui modifie de manière marquée, l'équilibre du système perturbé (Dionne, 1989a, 1989b; Dionne et Brodeur; 1988; Bégin *et al.*, 1989).

L'action des glaces ne se limite pas toutefois au seul effet de récurage par des blocs flottants en écoulement libre. Dans une étude du cycle saisonnier de développement et de

dissipation de la glace et de la neige le long du littoral des Grands Lacs et du fleuve Saint-Laurent, Geis (1985) a pu établir que cette action s'effectue selon trois modalités comprenant : la phase de gélation initiale avec formation d'un pied de glace, la phase d'extension maximale et la phase de rupture printanière (Figure 3). La phase de gélation se traduit par l'apparition d'un pied de glace. Cette structure est définie comme étant une zone de glace arrimée à la frange externe d'un milieu humide et qui incorpore des sédiments gelés de ce dernier. Il se forme généralement par la gélation directe du substrat situé au-dessus du niveau d'eau lors de l'englacement du plan d'eau. Une suture physique apparaît alors entre le couvert de glace du cours d'eau et les marges du milieu humide riverain. Cette zone peut s'étendre, en milieux peu exposés, sur 40 ou 50 m vers le large à partir des marges du milieu humide et entre 5 et 10 m le long de littoraux exposés. Au fur et à mesure que le couvert de glace croît et s'épaissit, la marge de gélation du substrat s'approfondit et s'élargit et le pied de glace migre ainsi vers le plan d'eau. Entre la première gélation et l'extension maximale de la glace, la zone de glace arrimée au milieu humide (*grounded ice*) migre ainsi progressivement vers le large consécutivement à l'apparition de la glace nivale (*snow ice*) et de la glace lacustre (*lake ice*). La glace nivale se forme par la circulation capillaire de l'eau dans la glace à travers la neige qui tombe à la surface, alors que la glace lacustre est formée par gélation directe de l'eau. Au printemps, la fonte débute dans le chenal principal du cours d'eau et l'érosion du couvert de glace se poursuit vers les marges du milieu humide jusqu'à l'endroit où la glace terrestre est attachée au milieu humide. Sous l'effet de l'élévation du niveau des eaux, le pied de glace s'élève et arrache les sédiments et la végétation du milieu humide. Ainsi, ce sont les niveaux d'eau hivernaux et printaniers qui déterminent la formation et les impacts des pieds de glace sur les écosystèmes ripariens. Des bas niveaux d'eau durant l'hiver rendent les sédiments plus susceptibles d'être gélifiés ce qui se traduit par une extension plus prononcée du pied de glace de première formation. Au contraire, de hauts niveaux d'eau au milieu de l'hiver et au printemps causent une regélation du pied de glace de première formation, un accroissement en épaisseur de celui-ci et une érosion accrue des portions du milieu humide, surtout si une fonte prématurée survient avant le dégel définitif.

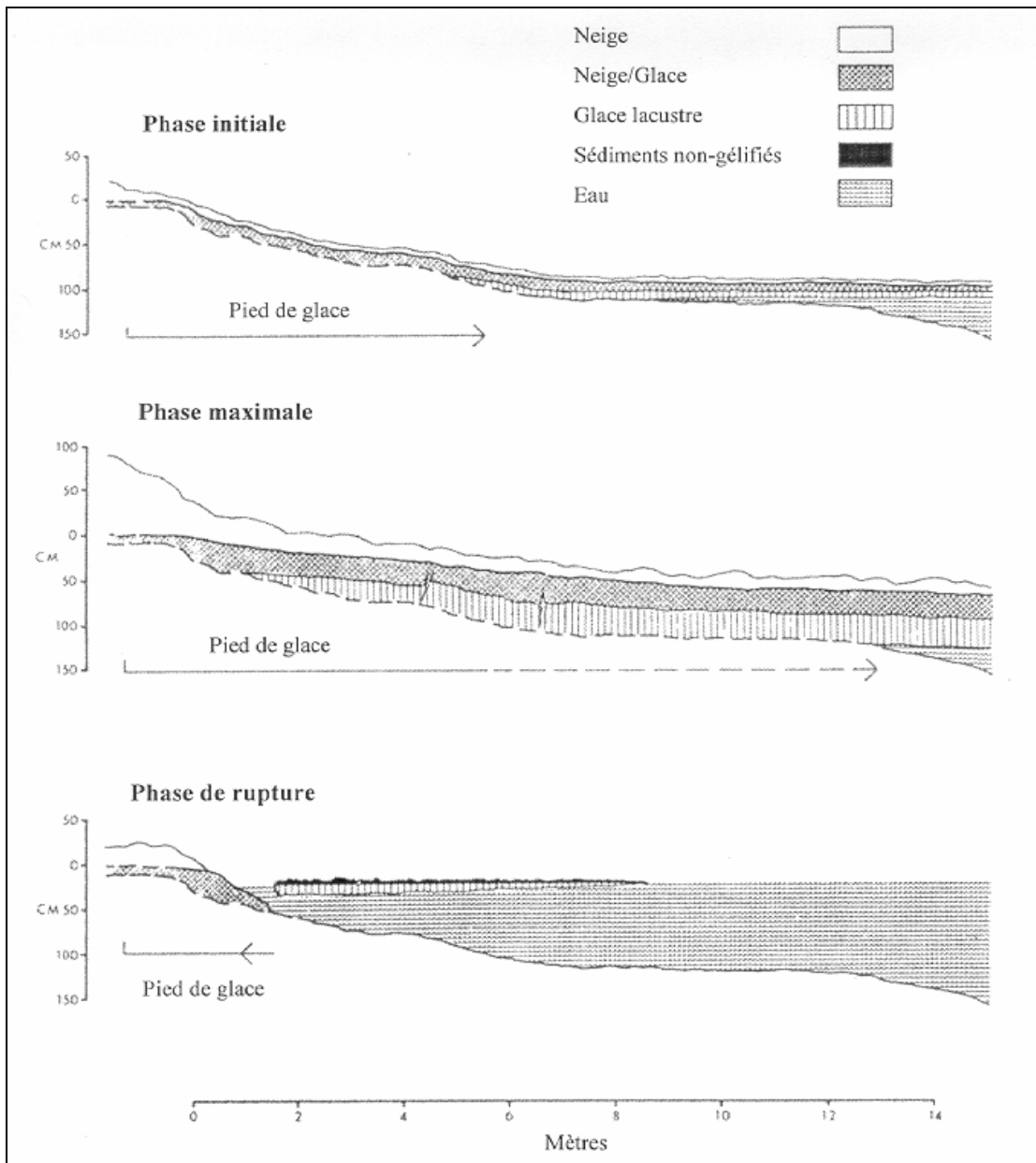


Figure 3 : Phases de formation de glace littorale à la marge d'un milieu humide. Cas du fleuve Saint-Laurent durant l'hiver 1978-1979 (Adapté de Geis *et al.* 1985).

3.3 Succession végétale : le modèle Gleasonnien

Van der Valk a proposé en 1981 un modèle de succession allogène dit « Gleasonnien », dans lequel la présence et l'abondance de chaque espèce au sein d'un milieu humide dépendent des traits de sa biologie et de son adaptation à son environnement et aux perturbations. Ce modèle de tolérance est intéressant en raison du fait qu'il intègre notamment les contraintes liées à l'environnement des milieux humides. En ce sens, il est

en accord avec l'hypothèse de perturbation intermédiaire de Connell (1978). Ce modèle repose sur plusieurs généralisations concernant la dynamique et les traits spécifiques des espèces végétales des milieux humides (Van der Walk, 1987) :

- 1) Les espèces végétales émergentes et flottantes s'étendent de façon indépendante, chacune à son propre rythme;
- 2) Les espèces aquatiques, par le biais du clonage, peuvent recouvrir une zone donnée de manière très rapide;
- 3) Les communautés d'espèces végétales des marais ne constituent pas des entités vivantes permanentes mais plutôt des assemblages en coexistence, sous un ensemble spécifique de conditions environnementales;
- 4) Ces communautés pourront persister dans le temps, tant et aussi longtemps que persisteront les conditions environnementales qui ont donné lieu à leur prolifération et leur assemblage;
- 5) Les changements dans la chimie de l'eau au sein du bassin d'un milieu humide sont corrélés avec des changements dans la composition de la végétation des assemblages;
- 6) Les changements dans la profondeur de l'eau, causés par les fluctuations d'hydraulicité ou par la sédimentation, sont corrélés avec les changements dans le type de communautés végétales présentes;
- 7) Des séries séquentielles différentes de communautés végétales ont été trouvées dans le même type de milieu humide, à différents endroits;
- 8) Les patrons de distribution spatiale des espèces végétales (zonation) et les patrons de succession d'un milieu humide ne sont généralement pas les mêmes;
- 9) Les espèces végétales herbacées des milieux humides ajustent, d'années en années, la taille de leurs populations aux changements des conditions environnementales;
- 10) Le taux de croissance annuel des espèces pérennes des milieux humides est influencé par les conditions environnementales, notamment la profondeur et la chimie de l'eau.

Selon ce modèle, les changements dans la végétation des milieux humides constituent une collection de phénomènes se déroulant à l'échelle de la population et pouvant être expliqués en termes de réponse des individus spécifiques aux conditions environnementales locales. Ce modèle de succession peut être appliqué sur n'importe quel type de milieux humides. Il permet alors de prédire la succession allogène attribuable aux changements cycliques ou aléatoires des conditions environnementales de l'écosystème.

Le modèle fait largement appel au concept de *seed bank*. Les *seed bank* sont des banques de graines viables présentes dans les sédiments des milieux humides. Ces graines peuvent survivre durant des périodes de temps variables allant de quelques mois à plus de cinq années. Assujettis aux fluctuations d'hydraulicité, à la chimie de l'eau, à la nature, à la structure et à la texture du substrat et au hasard, la germination des banques de propagules constituent l'un des quatre facteurs écologiques impliqués dans la variation spécifique des communautés végétales ripariennes. La dispersion des graines, la tolérance aux conditions d'anaérobies, les conditions pédologiques et les conditions de germination dont la lumière, varient selon les espèces et aident à expliquer les patrons de végétations (Leck et Simpson, 1994). Le rôle essentiel des réserves de graines dans le processus de succession dans les milieux humides a été établi par Van der Valk et Davis (1979) et Keddy et Reznicek (1982; 1986). Afin d'assurer le rôle des banques de graines dans la succession végétale, les propagules doivent pouvoir se disperser de manière efficace. Les difficultés inhérentes à la dispersion et l'importance du hasard dans le processus confèrent un aspect stochastique à celui-ci.

Pederson et Smith (1988, cités par Mistch et Gosselink, 1993; Bekker *et al.*, 1998) ont établi les généralisations suivantes concernant les *seed bank* des marais :

- 1) Les marais d'eau douce subissant des régressions du niveau d'eau produisent le plus grand nombre de graines;
- 2) Les *seed banks* sont dominés par les graines des plantes annuelles et intolérantes aux inondations;

- 3) Les espèces pérennes produisent généralement moins de graines ayant une viabilité moins élevée que les taxons annuels. Elles sont sujettes à se reproduire de manière asexuée, par exemple par rhizome;
- 4) La distribution des graines diminue de manière exponentielle avec l'épaisseur du sédiment;
- 5) L'eau constitue un facteur déterminant pour les *seed banks* : les graines se concentrent le long des courants de dérive littorale et le type de graines produit est fonction du régime hydraulique (les espèces submergées sont fortement représentées en période d'inondation profonde, les émergentes apparaissent généralement lors d'inondations périodiques alors que les annuelles intolérantes aux inondations s'observent lors des étiages). La présence d'arbres âgés, à une basse élévation le long de certains milieux humides littoraux, témoigne de leur croissance au cours d'années de bas niveaux d'eau printaniers et estivaux (Mistch et Gosselink, 1993).

Dans le même ordre d'idée, Cellot *et al.* (1998) concluent que la densité et la richesse spécifique des propagules au sein d'un cours d'eau sont en moyenne plus élevées à l'embouchure de ce dernier. Les auteurs ont en outre établis que la réponse des espèces aux inondations et que la dispersion de leurs propagules est préférentielle.

Une des critiques qui pourraient être formulées à l'égard du modèle Gleasonnien est que celui-ci ignore les interactions existantes entre les espèces (compétition et allélopathie) qui peuvent jouer un rôle important dans la dynamique évolutive du milieu humide (Van der Valk, 1981; Mitsch et Gosselink, 1993). À l'opposé du modèle Gleasonnien, le modèle de zonation et de succession des milieux humides de Wisheu et Keddy (1992) repose sur le postulat que la distribution des plantes est davantage une conséquence des processus de compétition pour les ressources vitales (lumière, nutriments, eau) qu'une adaptation des espèces à un environnement instable. En effet, la nature des perturbations et l'existence de gradients environnementaux d'inondation ou d'exposition ne peuvent à eux seuls expliquer la zonation particulière dans certains milieux humides, notamment les milieux ombrotrophes. Ces milieux humides, ayant souvent une structure concentrique, sont moins sujets à des perturbations comme peuvent l'être les milieux humides riverains, beaucoup plus dynamiques. Il faut considérer alors les habiletés de compétition des

espèces et la disponibilité des ressources dans le processus de succession (Keddy, 1982, 1983, 1984a et 1984b; Wilson et Keddy, 1985, 1986a et 1986b). À cet égard, ils déterminent des hiérarchies compétitives disposées le long des gradients environnementaux au sein du site. Lorsque plusieurs axes de distribution des espèces (transects) sont réunis au sein d'un secteur, un patron d'organisation centrifuge apparaît (Figure 4). Une seule espèce prolifère et domine dans la zone favorable du gradient alors que les autres espèces, possédant des aptitudes de compétitions particulières adaptées à des conditions d'adversité particulières, se partagent les zones moins favorables du biotope. Ainsi, un milieu humide de semblable organisation, dont la zone centrale est peu perturbée et offre une grande fertilité, sera occupé au centre par des espèces très dominantes comme *Typha* alors que les zones périphériques seront occupées par des espèces spécialisées et adaptées à des contraintes très spécifiques.

Ce modèle suggère que la distribution des faibles compétiteurs est restreinte aux zones périphériques du milieu humide alors que les espèces aux aptitudes compétitives les plus élevées occupent les zones les plus fertiles et les plus stables de l'écosystème. Cette compétition peut également survenir pour la lumière, notamment entre *Typha angustifolia* et *Typha latifolia*. Certaines espèces dont la saison végétative dure toute l'année utiliseront comme aptitudes compétitives des modulations saisonnières de leur cycle de croissance afin d'éviter la compétition avec d'autres espèces au cours de la saison active de croissance de ces dernières. En outre, l'allélopathie parmi les macrophytes, constitue un autre moyen de compétition assurant de meilleures chances de croissance chez certaines espèces. L'allélopathie concerne tout effet nocif direct ou indirect d'une plante sur une autre par production et dispersion de composés chimiques dans l'environnement (Rice, 1984). Encore une fois ici, il s'agit là pour *Typha sp.* d'une stratégie fort utile et largement documentée. Ainsi, certaines espèces de *typha* inhibent la croissances des microalgues, des macrophytes comme *Phragmites communis* et même des membres de leurs propres espèces en libérant dans leur environnement immédiat, des chlorophenols et des salicylaldéhydes, deux substances allélochimiques bien connues pour leur toxicité pour beaucoup d'espèces végétales (Dellagrecia *et al.*, 1990; Grace, 1983; Prindle *et al.*, 1996). L'intensité des effets allélopathiques dépend des conditions environnementales prévalentes (Szczepanski, 1971).

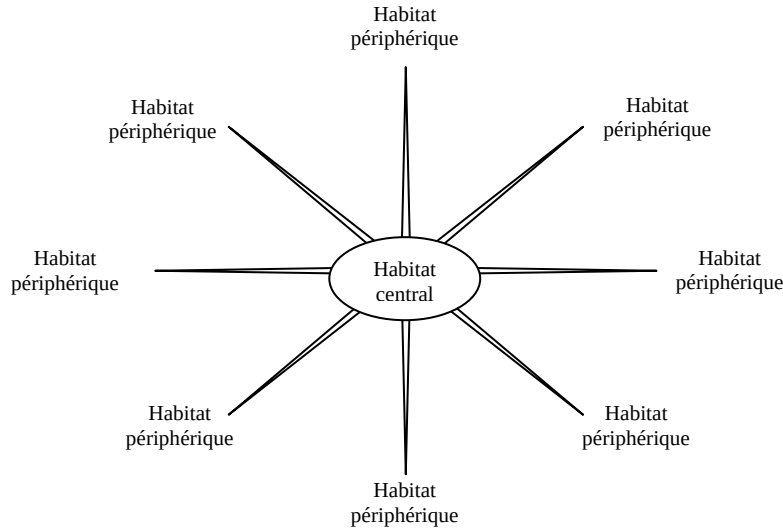


Figure 4: Gradient des ressources et patron d'organisation centrifuge des espèces (d'après Wisheu et Keddy, 1992).

Les évidences apportées par les travaux produits sur la question de la succession végétale laissent croire que ce processus serait, dans les milieux humides tout au moins, situé à un point intermédiaire entre les processus autogènes déterminés par les interactions synécologiques et les processus allogènes attribuables à la variabilité de facteurs abiotiques. Le basculement dans l'une ou l'autre des dynamiques est davantage tributaire des limites de tolérance physiologique, des optima écologiques des espèces face aux conditions environnementales changeantes et du type d'écosystème dont les modalités de fonctionnement et les facteurs limitatifs sont variables d'un type à l'autre. Ainsi, afin de palier aux effets des fluctuations des facteurs abiotiques, notamment les effets des fluctuations de l'hydraulicité et de l'action des glaces, certaines espèces établiront des stratégies de résilience ou d'adaptation leur permettant de croître au sein d'un milieu présentant de forts gradients environnementaux (inondation, exposition). Ces stratégies prennent diverses formes : habiletés de compétition particulières, croissance rapide, formation de larges populations en réponses aux conditions favorables, anabiose (dormance) à long terme des parties souterraines et des graines au cours de saisons défavorables ou au contraire, interruption de l'anabiose sous conditions favorables (Vyzamal, 1995). D'autre espèces développeront plutôt des accommodats leur permettant de tirer partie des niches en dépit des limitations induites par le gradient en

question. L'apparition d'un réseau racinaire aérénchymateux, l'hypertrophie des parties aériennes (macrophytisation ou à l'inverse, microphytisation) et l'apparition de racine adventives et de réitérations proleptiques constituent quelques-unes des stratégies d'adaptation aux conditions extrêmes déterminées par ce gradient. Les habiletés compétitives de certaines espèces peuvent également être exacerbées selon leur degré d'exposition. Les espèces situées dans des sites exposés et dénutrifiés possèdent en effet des capacités de compétition moins élevées que celles situées en milieu protégés et riches en nutriments (Wilson et Keddy, 1986; Bégin et Lavoie, 1987; Shipley *et al.*, 1989; Langlais et Bégin, 1993; Bornette *et al.*, 1994; Vyzamal, 1995). En outre, le maintien des espèces au sein de ces écosystèmes fréquemment perturbés pourrait être attribué, en partie, à leur fortes habiletés de régénération (Barrat-Segretain *et al.*, 1998) ou à la facilitation de leur condition de survie par espèces plus tolérantes. La respiration par les tissus aérénchymateux peut en effet accentuer la perte d'oxygène par le réseau racinaire et la communication de celle-ci à la rhizosphère oxydante. Ce processus peut ainsi accroître l'oxydation des minéraux présents dans le sol ou encore augmenter la quantité d'oxygène et la rendre disponible pour d'autres espèces qui pourront en profiter (Callaway et King, 1996). Les préférences écologiques de chaque espèce et la distribution des facteurs écologiques limitants dans l'espace expliquerait la zonation particulière de certains milieux humides comme les milieux humides riverains (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

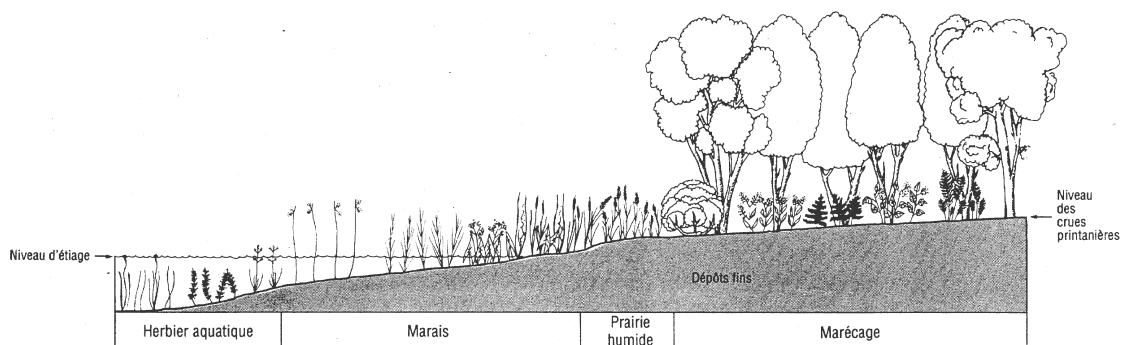


Figure 5 : Hydrosère typique illustrant la zonation de milieux humide riverains le long d'un gradient de profondeur (Couillard et Grondin 1986).

4. APERÇU DE LA MODÉLISATION DES MILIEUX HUMIDES

Les systèmes écologiques jouent un rôle fondamental dans la vie terrestre et ce à tous les niveaux hiérarchiques d'échelle spatio-temporelle. Ces systèmes constituent le support à de nombreuses fonctions socio-économiques dans nos sociétés. Toutefois, de nombreux signes laissent à penser que l'activité économique des sociétés industrialisées modifie grandement les écosystèmes. La protection et la préservation des ressources naturelles globales exigent une compréhension accrue des effets directs et indirects des activités humaines sur les écosystèmes naturels. Cette connaissance est nécessaire au maintien de l'intégrité écologique de ces milieux dans un état optimal qui favorise l'utilisation durable des ressources qui les caractérisent.

La simulation informatique des systèmes écologiques constitue actuellement le moyen le plus puissant pouvant nous aider à accomplir cette tâche. En effet, un modèle numérique est une approximation reproduisant la réalité. Il regroupe trois caractéristiques communes soit : un caractère de ressemblance avec la réalité, une simplification du système réel et une idéalisation du système réel. Le modèle peut être un outil de gestion : modèle de gestion des quotas de pêche, de dispersion des polluants, de croissance forestière, etc. Il peut aussi être un instrument scientifique : modèle climatique et modèle hydrodynamique. Quoiqu'il en soit, les modèles ont été développés en réponse à la complexité de la réalité. Ainsi, les multiples interactions et rétroactions au sein des écosystèmes font apparaître des comportements ou des propriétés que l'on ne saurait appréhender par la seule juxtaposition des données recueillies sur l'ensemble du système. Seule une modélisation mettant en interaction les différentes parties du système peut faire apparaître les comportements émergents. Dès lors, les modèles et les simulations qu'ils permettent, sont des aides fiables à la compréhension et la gestion rationnelle de notre environnement (Coquillard et Hill, 1997).

Les milieux humides sont des exemples types de systèmes d'interactions. Ce sont des écosystèmes complexes dans lesquels l'hydrologie joue un rôle très important et ils sont

constitués d'un ensemble de composantes appartenant aux différents constituants du géosystème (hydrosphère-lithosphère-biosphère-atmosphère). Ces composantes sont en étroite interaction *via* de nombreuses interfaces, grâce à des processus d'échange d'espèces chimique à l'interface eau-sédiment, interactions eau-sol, eau-plante, eau-air encore mal connues (Mitsch *et al.*, 1988). En plus d'une complexité inhérente à leur fonctionnement, les milieux humides présentent une complexité dynamique tout aussi difficile à assumer. Les processus biologiques de succession végétale et de compétition interspécifique, les processus hydrologique, géomorphologiques et biogéochimique se déroulent à divers niveaux d'échelles de temps et d'espace rendant la discrétisation du modèle encore plus difficile. Il existe en fait tout autant de modèles mathématiques que de questions portant sur le fonctionnement et la dynamique de ces écosystèmes. En effet, chaque modèle est élaboré pour répondre à des questions très spécifiques (Costanza et Sklar, 1985; Mitsch *et al.*, 1988)⁴. Pour ces raisons, il n'existe que très peu de modèles conceptuels et mathématiques des milieux humides canadiens à l'échelle de l'écosystème, c'est à dire à une échelle favorisant l'intégration des différents processus. Seuls les milieux intertidaux d'eau salée ont fait l'objet de plusieurs tentatives de modélisation conceptuelle et mathématique dans le passé (Mitsch et Gosselink, 1993).

La formalisation mathématique des modèles des milieux humides peut donc constituer une tâche extrêmement lourde, selon le but poursuivi. Pris séparément, certains processus biologiques et physico-chimiques ayant cours dans les milieux humides peuvent être modélisés de manière relativement aisée. Nous pensons par exemple aux modèles de densité et de distribution spatiale (Shipley *et al.*, 1991; Toner et Keddy, 1997). La modélisation du transport et des transformations chimiques dans les sols hydromorphes (Ma *et al.*, 1999) est déjà plus difficile en raison du nombre de paramètres impliqués.

Néanmoins, ces modèles traitent seulement d'une partie de la réalité écologique des milieux humides. Plus ou moins complexes, ces modèles ont l'avantage d'être relativement performants et peuvent être utilisés de manière avantageuse comme outil de gestion de ces écosystèmes. Toutefois, ces modèles peuvent s'avérer extrêmement réducteurs et ne fournir que peu d'informations sur le fonctionnement d'un système

⁴ Pour une revue exhaustive des modèles développés pour les milieux humides au cours des dernières années, nous

naturel. Ceux-ci ne permettent pas d'évaluer le comportement global de l'écosystème. Il s'agit là d'un problème majeur en modélisation des écosystèmes. Une des difficultés principale réside dans l'intégration, au sein d'un modèle unique, de la totalité des processus abiotique et biotique qui déterminent le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème étudié. La complexité conceptuelle d'un tel exercice demeure toujours élevée.

Par ailleurs, la pertinence de la modélisation des milieux humides peut être rehaussée lorsque les modèles employés à cette fin sont dits « distribués », c'est à dire lorsque les champs de variables du modèle sont géoréférencés et spatialisés. Les modèles distribués permettent ainsi de constater *de visu* les résultats des simulations et les effets sur l'écosystème d'un scénario particulier. De plus, les modèles d'écosystèmes distribués présentent une plus grande similitude avec les écosystèmes réels que les modèles procéduraux qui sont essentiellement mathématiques et hautement déterministes. Les modèles distribués offrent en effet une structure souvent « modulaire » dans laquelle chaque composante de l'écosystème est hiérarchisée, autonome et présente un fonctionnement individuel (Maxwell *et al.*, 2000).

Matériellement, la modélisation adéquate des écosystèmes a longtemps été limitée par la grande quantité de données requises pour le fonctionnement du modèle, la difficulté pour les ordinateurs à gérer et à manipuler de telles quantités d'informations et la difficulté à coder et à calibrer les programmes dédiés à cette tâche et aux simulations mathématiques subséquentes qui en découlent. Ces limitations ont toutefois commencé à disparaître avec la disponibilité croissante des données de télédétection et l'utilisation des systèmes d'information géographique (SIG). Ces données et ces outils permettent une acquisition, un traitement, une manipulation et une représentation optimale d'un large volume de données, en plus de permettre un développement interactif des modèles d'écosystèmes (Maxwell *et al.*, 2000).

De nombreux avantages justifient l'utilisation de ces outils, notamment celui de prendre en compte la dimension spatiale des écosystèmes. La plupart des systèmes naturels sont, à tous les niveaux d'organisation, des mosaïques d'unités naturelles, plus petites et

relativement homogènes du point de vue structurel et fonctionnel. Ces unités aux fonctions différentes agissent les unes sur les autres et confèrent au milieu un comportement global. La simulation du fonctionnement des systèmes de cette nature commande dès lors le recours à des simulations des processus qui se déroulent aux interfaces entre les différentes unités (Mauchamp *et al.*, 1994). Les travaux de Maxwell et Villa (sous presse) et Maxwell et Costanza (1997) sont très pertinents dans ce contexte. Les auteurs soutiennent que la gestion des ressources naturelles au cours du prochain siècle nécessitera l'utilisation de modèles informatiques de l'environnement très complexes et très fiables et dont l'élaboration ne sera possible qu'avec l'utilisation et la disponibilité de plus en plus accrue des plates-formes satellites d'acquisition de données et des SIG.

Dans cet ordre d'idée, l'équipe de C.H. Fitz (1996) a développé un modèle général d'écosystème, le (GEM), afin de simuler le comportement d'une variété d'écosystèmes. Le modèle simule la réponse des macrophytes et des algues des milieux humides face aux scénarios de fluctuations de l'hydrologie et de la biogéochimie, des facteurs abiotiques limitants dans ce type d'habitat. L'*Everglades Landscape Model* (ELM) est un exemple de ce genre de modèle. Il incorpore plusieurs sous-modèles portant sur l'hydrologie, les nutriments et la biomasse végétale, chaque module opérant à différents niveaux d'échelle. Le modèle ELM est maintenant reconnu et opérationnel en matière de gestion écologique au *South Florida Water Management District*. Cette approche par module distribué est également utilisée actuellement par le groupe de recherche du WATER (*Wetland and Aquatic Ecosystem Research 2000*) qui développe l'«Eurossam» (*European Salt Marsh Model*) à l'Université de Rennes, un modèle visant à aider à l'élaboration d'une politique de restauration des marais salés.

En dépit de l'amélioration des connaissances concernant les processus écologiques et en raison des avancées technologiques en matière d'acquisition et de traitement des données, la modélisation des écosystèmes humides demeurera toujours une tâche longue et ardue. Elle constitue un véritable défi tant sur le plan conceptuel que matériel. Malgré la puissance des modèles qui seront développés, le modélisateur doit aussi garder à l'esprit qu'un modèle n'est qu'un outil d'approximation d'une réalité complexe.

Les milieux humides sont des systèmes d'interactions hautement déterministes. Cependant, leur dynamique peut également être modifiée par des éléments difficilement prévisibles, les événements climatiques extrêmes par exemple. Ainsi, à moins de connaître avec précision les conditions initiales du système, il demeurera toujours très difficile de simuler le fonctionnement présent et futur de celui-ci.

CONCLUSION

Après avoir identifié et analysé de manière succincte les principaux aspects du fonctionnement et de la dynamique des milieux humides, nous avons observé que ceux-ci sont des écosystèmes complexes, très diversifiés et extrêmement dynamiques dans lesquels, l'eau, critère diagnostique, joue un rôle fondamental. En fait, l'eau est le facteur-clé («*driving ecological variable*») des milieux humides car elle agit sur tous les aspects biotiques et abiotiques de ces écosystèmes : pédologie, biochimie, phytoécologie et succession végétale. L'importance de l'eau pour les milieux humides et les ramifications que la distribution spatio-temporelle possèdent dans tous les aspects de l'écologie de ces écosystème est probablement, l'élément le plus certain de la compréhension que nous ayons de ceux-ci. En fait, nous comprenons mieux la place prépondérante de l'eau dans la hiérarchisation des processus de fonctionnement et de dynamique des milieux humides. Cette première étape constitue, à notre sens, un point de départ valable pour une tentative ultérieure de modélisation conceptuelle *intégrée* des milieux humides.

Une telle démarche constitue cependant un véritable défi intellectuel car, si chacune des composantes de ces écosystèmes peut être modélisée de manière relativement aisée, il en est tout autrement lorsque vient le moment de traduire ces préoccupations par une intégration abiotique/biotique au sein d'un seul et même modèle global. Les innombrables interactions entre chaque composantes de l'écosystème constituent en effet un obstacle majeur à une compréhension synthétique de la dynamique de ces systèmes écologiques et ce, même si la connaissance des processus et le développement des outils technique favorise l'émergence d'une compréhension intégrée de cette question. L'approche de modélisation des écosystèmes dite «collaborative» constitue sans doute une façon d'assumer la complexité de la modélisation des milieux humides. Cette approche se traduit par une structuration des modèles qui favorise leur discrétisation en un ensemble de sous-modèles dont l'élaboration est confiée à des spécialistes d'un aspects du fonctionnement du milieu humide. Cette approche favorise donc la multidisciplinarité et l'interdisciplinarité dans la mesure où une interface (tant

informatique qu'académique) existe afin d'assurer l'arrimage entre les sous-modèles et une opérationnalisation du modèle général ainsi développé. À notre sens, il s'agit-là de la démarche à privilégier afin d'effectuer une modélisation conceptuelle et mathématique qui se rapproche le plus possible du fonctionnement véritable du système écologique étudié et qui simule et représente bien sa dynamique spatio-temporelle.

Malgré l'avancement de la compréhension dont nous avons du fonctionnement de ces écosystème procuré par les travaux de recherche effectués depuis 50 ans, de nombreux questionnements persistent encore. Ainsi, il demeure toujours difficile de prévoir l'évolution des écosystèmes, notamment en raison du fait de l'interaction des processus autogènes et allogènes dans celui de la succession végétale. Il appert en effet que l'un ou l'autre des processus aura prédominance selon le type de milieu humide. Les composantes végétales peuvent parfois répondre d'une manière spécifique au processus autogène et allogène, d'une manière qui peut différer de celle de l'écosystème dans son ensemble. C'est ce que nous montre le modèle de succession Gleasonnien. De nombreuses questions persistent également en ce qui a trait aux fonctions écologiques des milieux humides dans l'environnement des géosystèmes. La compréhension de certains processus, notamment ceux de l'évapotranspiration ou encore de la recharge de la nappe phréatique, demeure fragmentaire en raison des nombreux paramètres impliqués dans ces processus.

Néanmoins, il demeure évident, à la lumière de ces informations, qu'une tentative de compréhension synthétique des milieux humides constitue une tâche de longue haleine encore bien incomplète. Loin de répondre à toutes les interrogations soulevées au cours des dernières années par l'acquisition toujours plus poussée des connaissances, cette démarche pourrait paraître prétentieuse, si nous ne mentionnions qu'elle ne constitue qu'une autre étape vers la compréhension intégrée de ces écosystèmes. C'est du moins dans cette optique que nous avons présenté cette revue de la littérature sur les milieux humides.

BIBLIOGRAPHIE

- Aguilar, J., Fernández, J., Dorronsoro, C., Stoops, G. et B. Dorronsoro (2001).** Hidromorphy in soils. Département de Pédologie, Université de Grenade, Espagne, site Internet : <http://edafologia.ugr.es/Hidro/IndexENG.html>.
- Barrat-Segretain, M. H., Bornette, G. et A. Hering-Vilas-Bôas (1998).** Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany*. **60** ; 201-211.
- Bégin, Y., Langlais, D. et J. Lavoie (1989).** Dégradation récente des bordures forestières du Haut-Estuaire du Saint-Laurent : Méthodes et Perspectives de recherche. Compte-rendu de la conférence annuelle de l'association de Biologistes du Québec. Montréal, Collection Géologie et Environnement, École Polytechnique de Montréal, Vol. 11. pp. 703-729.
- Bégin, Y. et J. Lavoie (1987).** Dynamique d'une bordure forestière et variations récentes du niveau du fleuve Saint-Laurent. *Canadian Journal of Botany*. **66** : 1905-1913.
- Bégin, Y. et S. Payette (1988).** Dendroecological Evidence of Lake-level changes during the last three centuries in subarctic Quebec. *Quaternary Research*. **30** : 210-220.
- Bekker, R. M., Oomes, M. J. M. et J. P. Bakker (1998).** The impact of groundwater level on soil seed bank survival. *Seed Science Research*. **8** : 399-404.
- Bernier, A. M. (2000).** La respiration cellulaire. Chapitre 9 du cours en-ligne Biologie 71.125, Collège Universitaire de Saint-Boniface, site Internet : <http://www.ustboniface.mb.ca/cusb/abernier/Biologie/metabolisme/Resp1.html>.
- Bornette, G. et C. Amoros (1996).** Disturbance regimes and vegetation dynamics : role of flood in riverine wetlands. *Journal of Vegetation Science*. **7** : 615-622.
- Bornette, G., Henry, C., Barrat, M. H. et C. Amoros (1994).** Theoretical habitat templates, species traits and species richness : aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*. **31** : 487-505.
- Callaway, R. M. et K. L. King (1996).** Temperature driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology*. **77** (4) : 1189-1195.
- Carroll, P. et P. M. Crill (1994).** Carbon balance of a temperate poor fen. *Global Biogeochemical Cycles*. **11** (3) : 349.
- Cellot, B., Mouillot, F. et C. P. Henry (1998).** Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland. *Journal of Vegetation Science*. **9** : 631-640.
- Clements, F. E. (1916).** Plant succession. In Van der Walk, A. G. (1981). Succession in wetlands : A Gleasonian Approach. *Ecology*. **62** (3) : 688.
- Connell, J. H. (1978).** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199** : 1302-1309.
- Coquillard, P. et D. R. C. Hill (1997).** Modélisation et simulations d'écosystèmes : des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Paris, Masson. 269 pages.

- Costanza, R. et F. H. Sklar (1985).** Articulation, accuracy and effectiveness of mathematical models : a review of freshwater wetland applications. *Ecological Modelling*. **27** : 45-68.
- Couillard, L. et P. Grondin (1986).** La végétation des milieux humides du Québec. Publication du Québec. 399 pages.
- Cowardin, L. M., Golet, F. C. et E. T. LaRoe (1979).** Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. U.S. Fish and Wildlife Service Northern Prairie Wildlife Research Center Jamestown, North Dakota, site Internet : <http://www.nwi.fws.gov/classman.html>.
- Crowe, A. S. et C. J. Ptacek (1994).** The Role of Groundwater in the Hydrology of the Point Pelee Marsh, Ontario, Canada. Transactions of the American Geophysical Union. **75(44)** : 264; 1994.
- CSSH (1998).** Le lac Saint-Pierre, site Internet <http://www.cssh.qc.ca/projets/pointedu/Lac.Saint-Pierre/index.html>.
- Dellagreca, M., Monaco, P. et L. Privitera (1990).** Stigmasterols from *Typha latifolia*. *Journal of Natural Products*. **53** : 1430-1435.
- Denny, P. (1987).** Mineral cycling by wetlands plants – a review. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **27** (1) : 25.
- Devito, K. J., Ferone, J., Creed, I. F., Pollard, B., Foote, L. et S. Bayley (2000).** Climate, hydrogeology, and water chemistry relationships in wetland-pond complexes of the Western Boreal Forest: Preliminary results. Annual Scientific Meeting, Canadian Geophysical Union, Banff, Alberta, May 23-27, 2000, site Internet : <http://cgrg.geog.uvic.ca/abstracts/DevitoClimateThe.html>.
- Dionne, J. C. (1989a).** An estimate of shore ice action in a *Spartina* tidal marsh, St. Lawrence Estuary, Québec, Canada. *Journal of Coastal Research*. **5** (2) : 281-293.
- Dionne, J. C. (1989b).** The role of ice and frost in tidal marsh development – A review with particular reference to Québec, Canada. *Essener. Geogr. Arbeiten*. **18** : 171-210.
- Dionne, J. C. et D. Brodeur (1988).** Érosion des plates-formes rocheuses littorales par affouillement glaciaire. *Z. Geomorph. N. F.* **32** (1) : 101-115.
- Duchaufour, P. (1988).** Abrégé de Pédologie, 2ième édition. Paris, Masson. 225 pages.
- Duever, M. J. (1988).** Hydrologic processes for models of Freshwater Wetlands. In Wetland modelling : Developments in Environmental Modelling, 12 Ed. W.J. Mitsch, M. Straskraba et S.E.Sorensen. New-York, Elsevier. pp. 9-39.
- Fitz, H. C., DeBellevue, E. B., Costanza, R., Bojmans, R., Maxwell, T., Wainger, L. et F. H. Sklar (1996).** Development of a general ecosystem model for a range of scales and ecosystems. *Ecological Modelling*. **88** : 263-295.
- Foster, D. R. et H. E. Wright Jr. (1990).** Role of ecosystem development and climate change in bog formation in central Sweden. *Ecology*. **7** (12) : 450-463.
- Freeman, C, Hudson, J., Lock, M. A et B. Reynolds (1993).** A field-based approach to investigating potential impacts of drought induced by climatic change upon wetlands. In Kundzewicz, Z. W., Rosbjerg, D., Simonovic, S. P. et Takeuchi, K. (Eds), Extreme Hy-

drological Events: Precipitation, Floods and Droughts, IAHS Press, Wallingford, UK. pp. 151-155.

Freeman, C., Gresswell, R., Lock, M. A., Swanson, C., Guasch, H., Sabater, F. Sabater, S., Hudson, J., Hughes, S. et B. Reynolds (1995). Climate change: Mans indirect impact on wetland microbial activity and the biofilms of a wetland stream. In *Man's Influence on Freshwater Ecosystems and Water Use*. International Association of Hydrological Sciences Publication, IAHS Press, Wallingord, No. 230. pp. 199-206.

Freeman C., Liska, G., Ostle, N. J., Lock, M. A, Hughes, S., Reynolds, B. et J. A. Hudson (1997). Enzymes and biogeochemical cycling in wetlands during a simulated drought. *Biogeochemistry*. **39**: 177-187.

Gambrell, R. P. et W. H. Patrick (1978). Chemical and microbial properties of anaerobic soils and sediments » In Hook, D. D. et R. M. M. Crawford (1978). *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor, Science Publishers Inc. p. 120-123.

Geis, J. W. (1985). Environmental influences on the distribution and composition of wetlands in the Great Lakes Basin. In *Coastal Wetlands*, H. H. Prince, F.M. D'Itri (eds.), *Proceeding of the First Great Lake Coastal Wetlands Colloquium*, Nov. 5-7, 1984, Michigan. pp.15-31.

Gilman, K. (1994). Water balance of wetlands areas. Conference on « The balance of water – present and future », AGMET Gp. (Irlande) & Agric. Gp. of Roy. Meteorol. Soc. (UK), Dublin, 7-9 sept 1994. pp. 123-142.

Gosselink, J. G. et R. E. Turner (1978). The role of hydrology in freshwater wetland ecosystem. *Freshwater Wetlands*. New York, Academic Press. pp. 63-78.

Grace, J. B. (1983). Autotoxic inhibition of seed germination by *Typha latifolia*: an evaluation. *Oecologia*. **59**: 366-369.

Halsey, L., Vitt, D., et S., Zoltai (1997). Climatic and physiographic controls on wetlands type and distribution in Manitoba, Canada. *Wetlands*. **17 (2)**: 243–262.

Hoffman, N., Morstch, L., Donner, S., Duncan, K., Kreutzwiser, R., Kulshreshtha, S., Biggot, A., Schellenberg, S., Schertzer, B. et M. Slivitsky (1998). Changements et variabilité climatiques : Impacts sur l'eau au Canada. Groupe de recherche en adaptation environnementale, Environnement Canada, Faculté des études environnementales, Université de Waterloo, Ontario. 127 pages.

Jean, M. et A. Bouchard (1993). Riverine wetlands vegetation : importance of small-scale and large-scale environmental variations. *Journal of Vegetation Science*. **4** : 609-620.

Jean, M., D'Aoust, M. Gratton, L. et A. Bouchard (1992). Impacts of water level fluctuations on wetlands : Lake Saint-Louis case study. Rapport présenté à The International Joint Commssion Water levels reference study. 75 pages.

Keddy, P. A. (1982). Quantifying within-lake gradients of wave energy : interrelationship of wave energy, substrate, particle size and shoreline plants in Axe lake, Ontario. *Aquatic Botany*. **14** : 41-58.

Keddy, P. A. (1983). Shoreline vegetation in Axe lake, Ontario : Effects of exposure on zonation patterns. *Ecology*. **64 (2)** : 331-344.

Keddy, P. A. (1984a). Quantifying a within-lake gradient of wave energy in Gillfillan Lake, Nova-Scotia. *Canadian Journal of Botany*. **62** : 301-309.

- Keddy, P. A. (1984b).** Plant zonation on lakeshore in Nova-Scotia : A test of the resource specialization hypothesis. *Journal of Ecology*. **72** : 797-808.
- Keddy, P. A. et A. A. Reznicek (1982).** The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. *American Journal of Botany*. **69** : 13-22.
- Keddy, P. A. et A. A. Reznicek (1986).** Great Lakes vegetation dynamics : the role of fluctuating water levels and buried seeds. *Journal of Great Lake Research*. **12** : 25-36.
- Kelley, J. C., Burton, T. M. et W. R. Enslin (1985).** The effects of natural water level fluctuations on N and P cycling in a Great Lakes marsh. *Wetlands*. **4** : 159-176.
- Khury, P., Nicholson, B.J., Dennis-Gignac, L., DeWitt, D. H. et S. E. Bayley (1992).** Development of Sphagnum-dominated peatland in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany*. **71** : 10-22.
- Klinger, L. F., Elias, S. A., Behan-Pelletier, V. M. et N. E. Williams (1990).** The bog climax hypothesis : fossil arthropod and stratigraphic evidence in peat sections from Alaska, USA. *Holarctic Ecology*. **13** : 72-80.
- Langlais, D. et Y. Bégin (1993).** The effects of recent floods and geomorphic processes on red ash populations, Upper St. Lawrence Estuary, Québec. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. **37** : 525-538.
- Leck, M. A. et R. L. Simpson (1994).** Tidal freshwater wetland zonation: seed and seedling dynamics. *Aquatic Botany*. **47** : 61-75.
- Lepage, H. et Y. Bégin (1996).** Tree-ring dating of extreme water level events at Lake Bienville, Subarctic Québec, Canada. *Arctic-Alpine Research*. **28** (1) : 77-84.
- Liu, S., Riekerk, H. et H. L. Gholz (1998).** Simulation of evapotranspiration from Florida pine flatwood. *Ecological Modelling*. **114** : 19-34.
- Lyon, J. C., Drobney, R. N. et C. E. Olson Jr. (1986).** Effects of Lake Michigan water levels on wetland soil chemistry and distribution of plants in the straits of Mackinac. *Journal of Great Lakes Research*. **12** (3) : 175-183.
- Ma, L., Lindau, C. W., Hongprayoon, C., Burhan, W., Jang, B. C., Patrick Jr., W. H. et H. M. Selim (1999).** Modeling urea, ammonium, and nitrate transport and transformations in flooded soil columns. *Soil Science*. **164** (2) : 123-132.
- Mauchamp, A., Rambal, S. et J. Lepart (1994).** Simulating the dynamics of a vegetation mosaic : a spatialized functional model. *Ecological Modelling*. **71** : 107-130.
- Maxwell, T., Villa, F. et R. Costanza (2000).** Spatial modelling introduction. Centre des Sciences Environnementales, Université du Maryland, site Internet : <http://iee.umces.edu/SME3>.
- Maxwell, T. et R. Costanza (1997).** An open geographic modeling environment. *Simulation Journal*. **68** (3) : 175-185. Centre des Sciences Environnementales, Université du Maryland, site Internet : <http://iee.umces.edu/SME3>.
- Maxwell, T. et F. Villa (sous presse).** Collaborative modular modeling of environmental systems. Centre des Sciences Environnementales, Université du Maryland, site Internet : <http://iee.umces.edu/SME3>.

- McKenzie C., Schiff, S., Aravena, R., Kelly, C. et V. St. Louis (1998).** Effect of temperature on production of CH₄ and CO₂ from peat in a natural and flooded boreal forest wetland. *Climatic Change*. **40** : 247-266.
- Mistch, W. J. et J. G. Gosselink (1993).** Wetlands. 2ième édition, Van Nostrand Reinhold, New-York. 725 pages.
- Mitsch, W. J. et B. Reeder (1992).** Nutrient and hydrological budgets of a Great Lakes coastal freshwater wetland during a drought year. *Wetland Ecology and Management*. **1** (4) : 211-222.
- Mitsch, W. J., Straskraba, M. et S. E. Jorgensen (1988).** Summary and state of the art of wetland modelling » Chap. In Wetland Modelling, Mitsch, W., Straskraba, J. M. et S. E. Jorgensen (eds). New-York, Elsevier. pp. 217-222.
- Morstch, L. (1998).** Assessing the impact of climate change on the Great Lakes shoreline wetlands. *Climatic Change*. **40** : 391-416.
- Neue, H. (1993).** Methane emission from rice fields: Wetland rice fields may make a major contribution to global warming. Center for International Earth Science Information Network de l'Université Columbia, site Internet : <http://www.ciesin.org/docs/004-032/004-032.html>.
- Odum, E. P. (1971).** Fundamentals of ecology. Philadelphia, W.B. Saunders Co.
- Oliver, J. E. et J. J. Hidore (1984).** Climatology. Toronto, Bell and Howell. 350 pages.
- Parent, S. (1990).** Dictionnaire des sciences de l'environnement. Ottawa, Broquet. 748 pages.
- Pederson R. L. et M. Smith (1988).** Implication of wetland seed banks research : a review of Great Britain and prairie marsh studies. In Mistch W.J. et J.G. Gosselink 1993. Wetlands, 2ième édition. New-York, Van Nostrand Reinhold. 725 pages.
- Platt, W. J. (1996).** Community characterization and disturbance effects on wetlands communities in Everglades National Park : Understanding disturbance and wetlands restoration in the Hole-in-the-Donut. Everglades Digital Libraries, Floride, site Internet : <http://everglades.fiu.edu/library/platt9602.html>.
- Ponnamperuma, F. N. (1972).** The chemistry of submerged soils. In N.C. Brady (ed.) Advances in Agronomy, American Society of Agronomy. New-York, Academic Press. 96 pages.
- Prindle, V. et D. F. Martin (1996).** Allelopathic properties of cattails, *Typha domingensis*, in Hillsborough County Florida. *Florida Scientist*. **59** : 155-162.
- Prindle, V., Sawyers, W. G., Martin, B. B. et D. F. Martin (1996).** Identification of allelopathic substances from cattails, *Typha domingensis*. *Florida Scientist*. **60** (SP 1) : 24-25.
- Richard, P. J. H. (1977).** Histoire post-wisconsinienne de la végétation du Québec méridional. Tome 1. Service de la Recherche, Direction Générale des Forêts, Ministère des Terres et Forêts, Gouvernement du Québec. 310 pages.
- Rice, E. (1984).** Allelopathy. 2e édition. New York, Academic Press Inc. 422 pages.
- Schultink, G. et R. van Vliet (1997).** Wetland Identification and Protection: North American and European Policy Perspectives. Department of Resource Development, Michigan State University, site Internet : http://rdserv1.rd.msu.edu/wetlands/wims/wims_nort.html.

- Shipley, B., Keddy, P. A., Moore, D. R. J. et K. Lemky (1989).** Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. *Journal of Ecology*. 77 : 1093-1110.
- Shipley, B., Keddy, P. A., Gaudet, C. et D. R. J. Moore (1991).** A model of species density in shoreline vegetation. *Ecology*. 75 (5) : 1638-1657.
- Snodgrass, J. W., Jagoe, C. H, Bryan Jr., A. L., Brant, H. A. et J. Burger (2000).** Effects of trophic status and wetland morphology, hydroperiod, and water chemistry on mercury concentrations in fish. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques*. 57 (1) : 181-191.
- Snodgrass, J. W. et J. Burger (1998).** Relationship among wetland hydroperiod, presence of fish and amphibian reproductive characteristics in depression wetlands of the Southeast. Résumé en-ligne du Workshop : Effects of Fisheries Management on the Amphibians and Other Biota of Wilderness Lakes, Polson, Montana, site Internet : <http://www.wilderness.net/Leopold/Fish%20Stocking%20Workshop/snodgrass.htm>.
- Sposito, G. (1989).** The chemistry of soils. New-York, Oxford University Press. 278 pages.
- Stryer, L. (1982).** Biochemistry. 2ième édition, New-York, Freeman and Company. 950 pages.
- Szczepanski, A. J. (1971).** Allelopathy and other factors controlling the macrophytes production. *Hidrobiologia*. 12 :193-197.
- The Wetland Network (1996).** The wetlands of Eastern temperate Canada. Wetland Network, Canada, site Internet : <http://www.wetlands.ca/wetcentre/wetcanada/regions/temperate/temperate.html>.
- Toner, M. et P. A. Keddy (1997).** River hydrology and riparian wetlands : A predictive model for ecological assembly. *Ecological Application*. 7 (1) : 236-246.
- U. S. Army Corps of Engineers (USACE) (2001).** Hydric soils. Section du Wetland delineation manual. Wetland Regulation Center, site Internet : <http://www.wetlands.com/coe/87manp3b.htm>.
- U. S. Environmental Protection Agency (USEPA) (1998).** Wetlands. Document Office of Water, site Internet : <http://www.epa.gov/OW/resources/9698/chap5.html>.
- Van der Valk, A. G. et C. B. Davis (1979).** A reconstruction of the recent vegetational history of a Prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed banks. *Aquatic Botany*. 6 :29-51.
- Van der Walk, A. G. (1987).** Vegetation dynamics of freshwater wetlands : A selective review of the litterature. *Arch. Hyd robiol. Beih. Ergebn. Limnol*. 27 : 27-39.
- Van der Walk, A. G. (1981).** Sucession in wetlands : A Gleasonian Approach. *Ecology*. 62 (3) : 688-696.
- Veprakas, M. J. (1999).** Wetlands soils. Département des sciences du sol de l'Université de Caroline du Nord, site Internet : http://www.soil.ncsu.edu/lockers/Vepraskas_M/TOC.htm.
- Vogler, E. T. (2000).** Hydrofluxes, and Chemistry of a Riparian Wetland. M.Sc. Thesis South Dakota State University. Résumé en-ligne, site Internet : <http://www.geology.sdsu.edu/abstracts/vogler>.
- Vyzamal, J. (1995).** Algae and element cycling in wetlands. Ann Arbor, Lewis. 689 pages.

- Waddington, J. M., Griffis, T. J. et W. R. House (1998).** Northern canadian wetlands : Net ecosystem CO₂ exchange and climatic change. *Climatic Change*. **40** : 267-275.
- Wang, Z., Zeng, D. et W. H Patrick Jr. (1996).** Methane emission from natural wetlands. *Environmental Monitoring and Assessment*. **42** : 143-161.
- Wetland and Aquatic Ecosystem Research (2000).** European Salt Marshes Modelling. Projet EUROSSAM de l'Université de Rennes 1 UMR 6553 Laboratoire ESNM, site Internet : <http://www.umr6553.univ-rennes1.fr/eurossam>.
- Wilson, S. D. et P. A. Keddy (1985).** Plant zonation on a lakeshore gradient: physiological response curves of component species. *Journal of Ecology*. **73** : 851-860.
- Wilson, S. D. et P. A. Keddy (1986a).** Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. *The American Naturalist*. **127** : 862-869.
- Wilson, S. D. et P.A. Keddy (1986b).** Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology*. **67** : 1236-1242.
- Wisheu, I. C. et Keddy, P. A. (1992).** Competition and centrifugal organization of ecological communities: theory and tests. *Journal of Vegetation Science*. **3**: 147-156.
- Zoltai, S. C. (1988).** Wetlands environments and classification. In Mitsch W. J. et Gosselink J. G. Wetlands, 2ième édition, 1993. p. 26.