

## Chapitre 15

### Analyse des microrestes végétaux : diatomées

REINHARD PIENITZ

Le présent chapitre donne un aperçu des applications de l'analyse des diatomées (classe Bacillariophyceae), algues unicellulaires siliceuses, dans les dépôts tourbeux. Il met particulièrement l'accent sur les études paléocéologiques portant sur les tourbières ombrotrophes. Malgré l'importance des milieux humides à l'échelle mondiale, la recherche phycologique s'intéresse principalement aux océans, aux lacs et aux rivières. Les connaissances sur les assemblages d'algues des tourbières demeurent donc fragmentaires. La faible profondeur de la colonne d'eau caractérisant ces écosystèmes, leur variabilité hydrologique, ainsi que les superficies élevées des macrophytes submergés et émergents en font des habitats diversifiés favorisant les formations algales épiphytiques. Dans les régions où la densité de macrophytes est faible, les algues épipéliales peuvent coloniser les sédiments éclairés des milieux plus ouverts (Goldsborough & Robinson, 1996). De plus, des algues benthiques détachées peuvent favoriser la formation d'une composante phytoplanctonique en fonction de la présence d'une colonne d'eau ouverte. Ces algues jouent un rôle important dans le fonctionnement des tourbières, aussi bien par leur apport en oxygène que par la place qu'elles occupent dans le régime alimentaire de certains insectes (hydrophilidés adultes, larves de trichoptères et de diptères).

#### ASPECTS ÉCOLOGIQUES ET BIOGÉOGRAPHIQUES GÉNÉRAUX

Les tourbières, tout comme les étangs, les mares et les flaques d'eau, sont caractérisées par une flore algale périphytique bien développée. Bon nombre de ces étendues d'eau sont à la merci des précipitations et des infiltrations d'eau. Dans les habitats aquatiques très pauvres en nutriments, comme c'est le cas des tourbières ombrotrophes et minérotrophes, l'eau peut atteindre un degré de pureté presque similaire à celui de l'eau distillée (Sjörs, 1950; Damman, 1978; Vitt, Bayley & Jin, 1995). La flore algale des tourbières ombrotrophes et minérotrophes se distingue de celle des autres milieux humides par une diversité généralement faible, ainsi que par une prépondérance de desmides (*Arthrodesmus*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Penium*, *Staurastrum*) et, dans une moindre mesure, de diatomées (*Brachysira*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Pinnularia*), de cyanobactéries (*Chroococcus*), d'euglènes, de chrysophytes (*Dinobryon*, *Synura*, *Uroglena*) ou de dinoflagellés (*Gymnodinium*, *Peridinium*) (Magdeburg, 1925; Messikommer, 1927; Krieger, 1929; Niessen, 1956; de Graaf, 1957; Round, 1964; 1981; Duthie, 1965; Flensburg & Sparling, 1973; Woelkerling, 1976; Coesel & Smit, 1977; Tolonen & Hosiainluoma, 1978; Jensen, Evertz & Kroner, 1979; Kingston, 1982; Scherer, 1988; van Dam & Buskens, 1993).

Il existe peu de données sur les exigences écologiques des algues colonisant les tourbières ombrotrophes et minérotrophes. Cependant, la plupart des taxa appartenant à ces genres se sont adaptés à des conditions de forte acidité (pH variant de 2,5 à 6,0), de faible conductivité et de pauvreté en substances nutritives (P, N, K) et minérales ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ). On présume que la répartition des espèces dépend principalement de la composition chimique de l'eau (Round, 1981), de la disponibilité en nutriments, de la proximité de la nappe phréatique (Kingston, 1982; Earle & Duthie, 1986) du degré d'humidité de l'habitat (Beyens & de Bock, 1989;

van de Vijver & Beyens, 1997) et du type de végétation (Woelkerling, 1976; Kingston, 1982). C'est Beger (1927) qui a proposé le premier système de classification des assemblages de diatomées colonisant les tourbières; ce système est basé sur le gradient d'humidité faisant la distinction entre les assemblages xériques des habitats secs, périodiquement humides, et les communautés hydriques typiques des mousses constamment humides. Une étude récente de 36 échantillons de mousses, récoltés sur l'île de la Géorgie du Sud (Antarctique), a révélé que le degré d'humidité semble être la variable déterminante pour la séparation de deux groupes d'échantillons, un premier groupe de mousses très sèches, dominé par *Pinnularia borealis* Ehrenberg, et un deuxième groupe de mousses humides caractérisé soit par un assemblage à *Achnanthes incognita* Krasske et *Fragilaria germainii* Lange-Bertalot & Reichardt, soit par un assemblage à *Eunotia paludosa* Grunow (van de Vijver & Beyens, 1997). Ces mêmes auteurs ont d'ailleurs confirmé des observations faites par Beger (1927), Bock (1963), Florin (1970) et Denys et Verbruggen (1989) concernant la relation étroite entre la taille des espèces de diatomées et le degré d'humidité de l'habitat. Ils ont démontré, en effet, que les plus petites formes de *Pinnularia borealis* se trouvent dans les habitats de mousses les plus secs.

Le faible apport en nutriments des tourbières ombrotrophes, provenant uniquement des précipitations, favorise une abondance de sphaignes et une végétation peu diversifiée. Cette situation entraîne une forte acidité et, ainsi, une pauvreté de la flore algale (Flensburg & Sparling, 1973). Chez les diatomées d'eau douce, le contenu en silice s'avère souvent plus contraignant que le phosphore ou l'azote (Kilham, 1971). Le manque de nutriments dans la colonne d'eau fait en sorte que le transfert de nutriments au périphyton, à partir des surfaces et des substrats de macrophytes peut s'avérer particulièrement important dans de tels milieux oligotrophes, ce qui favorise davantage la spécificité de l'hôte (Eminson & Moss, 1980). Souvent, ces habitats extrêmes (faible contenu en nutriments, acidité élevée) sont caractérisés par une faible diversité des espèces et par une dominance presque totale d'un taxon acidobiontique (par exemple, *Eunotia exigua* [Brébisson] Rabenhorst et *E. paludosa* dans les tapis de sphaignes du Nord du Minnesota [Kingston, 1982] et dans des tourbières ombrotrophes d'Europe centrale [Schlüter, 1962; Beyens, 1984; Denys & van Straaten, 1992]), menant aux noms d'assemblages correspondants, soit respectivement *Eunotietum exiguae* et *E. paludosae*.<sup>1</sup>

Lorsque l'eau est assez riche en nutriments, leur transfert à partir de la plante hôte devient moins important. Leur nombre ainsi que le type d'épiphytes reflèteront les conditions de l'eau. Un trait caractéristique de bon nombre d'algues associées à la tourbe est la sécrétion de mucilage servant à consolider leur attachement à des substrats submergés (Lee, 1989); le mucilage empêche l'assèchement des cellules algales lors de brèves périodes de sécheresse (Round, 1981). Parmi ces épiphytes (par exemple, *Eunotia lunaris* [Ehrenberg] Grunow, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* [Rabenhorst] De Toni), certains forment des matrices gélatineuses qui renferment plusieurs cellules pouvant flotter sur l'eau (de Vries, 1984).

Les diatomées aérophiles, comme *Eunotia exigua*, *E. paludosa*, *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow, *Navicula mediocris* Krasske, *N. soehrensensis* Krasske, *N. subtilissima* Cleve, *Caloneis bacillum* (Grunow) Cleve, *Pinnularia appendiculata* (Agardh) Cleve et *P. borealis*, sont très communes dans les tourbières. Leur abondance dépend en grande partie de l'étendue du tapis de sphaignes et d'autres

<sup>1</sup>Il faut mentionner ici que les deux espèces *Eunotia exigua* et *E. paludosa* ont été confondues dans de nombreuses études (voir la discussion taxonomique détaillée de ces deux espèces dans Alles, Nörpel-Schempp & Lange-Bertalot, 1991)

bryophytes (Pienitz *et al.*, 1995). Comme le signale Kingston (1982), il reste à savoir si ces taxa subaériens sont vraiment aérophiles ou bryophiles. Est-ce que ces diatomées connaissent une meilleure croissance dans les tourbières parce qu'elles résistent mieux aux conditions associées à l'assèchement ou encore parce qu'elles profitent d'une relation symbiotique avec les sphaignes? Dans les tourbières du Nord du Minnesota, Kingston (1982) a observé la prédominance de l'espèce aérophile *Eunotia exigua* dans des buttes pauvres en nutriments. Il explique cette observation par l'étroite association d'*E. exigua* avec la sphaigne qui, tout au long de sa croissance, maintient ce microhabitat ombrotrophe légèrement au-dessus de la nappe phréatique. Cependant, il est important de mentionner que dans des mares couvertes de mousses, des monocultures de *E. exigua* ont été observées aux Pays-Bas, seulement à l'état submergé et épiphytique, mais jamais à l'état atmophytique (de Vries, 1984). *E. exigua* semble être une espèce opportuniste pouvant survivre à certains stress écologiques extrêmes au sein d'environnements acides (van Dam, Suurmond & ter Braak, 1981; Denys & van Straaten, 1992).

Les analyses détaillées de la flore actuelle et fossile des diatomées dans les tourbières ombrotrophes et minérotrophes demeurent rares. Parmi le petit nombre d'études, on note celles de Hustedt (1927-1966; 1934; 1942), Krasske (1932, 1936), Petersen (1950), Foged (1951), Round (1957), Bock (1963), Compère (1966), Tolonen (1967), Flensburg et Malmer (1970), Mölder et Tynni (1971), Hosiaisuoma (1975), Wüthrich et Matthey (1977; 1978), Tolonen et Hosiaisuoma (1978), van Dam et Kooyman-van Bloklund (1978), Warncke (1980), de Vries (1984), Denys (1985), Lak (1987), Dell'Uomo (1992), Denys et van Straaten (1992) et van Dam et Buskens (1993) dans le Nord et le Centre de l'Europe, ainsi que celles de Patrick (1946; 1954), Reimer (1961), Patrick et Reimer (1966; 1975), Lowe et Collins (1973), Hoagland et Begres (1978), Kingston (1982; 1984), Lortie (1983), Cochran-Stafira et Andersen (1984), Walker et Paterson (1986), Lévesque *et al.* (1987) et Scherer (1988) en Amérique du Nord. Notons aussi les travaux de Krasske (1948) et Ando (1985) sur les diatomées typiques des mousses, en Asie du Sud-Est et au Japon. Certaines études se sont attardées aux diatomées des tourbières ombrotrophes (Hosiaisuoma, 1975; Tolonen & Hosiaisuoma, 1978; Lortie, 1983), alors que d'autres ont analysé les diatomées des tourbières minérotrophes et des sites de sources d'eau (Foged, 1951; Reimer, 1961; Tolonen, 1967; Hoagland & Begres, 1978; Bruno & Lowe, 1980; Warncke, 1980). Bon nombre de ces études ont permis de montrer l'existence de flores diatomifères distinctes, selon qu'il s'agissait d'une tourbière ombrotrophe ou minérotrophe.

De façon générale, la plupart des taxa de diatomées mentionnés dans ces études sont cosmopolites, plusieurs d'entre eux ayant des affinités «boréo-montagneuses» (Denys, 1985) ou «boréales-subarctiques» (Pienitz *et al.*, 1995). Les grandes similitudes floristiques peuvent être attribuables à la vaste répartition des tourbes ombrotrophes dans l'hémisphère nord, la végétation des tourbières ombrotrophes et minérotrophes étant relativement uniforme. Quelques diatomées associées typiquement aux tourbières à sphaignes des régions subarctiques sont présentées à la figure 15.1. Il est intéressant de noter que cette flore nordique caractéristique des tourbières ombrotrophes est définie à la suite d'une association des taxa appartenant aux genres *Brachysira*, *Cymbella*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Navicula* et *Pinnularia* et par un très petit nombre de taxa araphides et centriques. On note aussi des ressemblances marquées avec des flores de diatomées typiques d'autres environnements où se forme la tourbe partout dans le monde. On peut citer, par exemple, des tourbières ombrotrophes alpines (Gasse, 1978) et de haute latitude dans les deux hémisphères (Germain, 1937; Hickman & Vitt, 1973; Beyens & de Bock, 1989; Brown, Douglas &

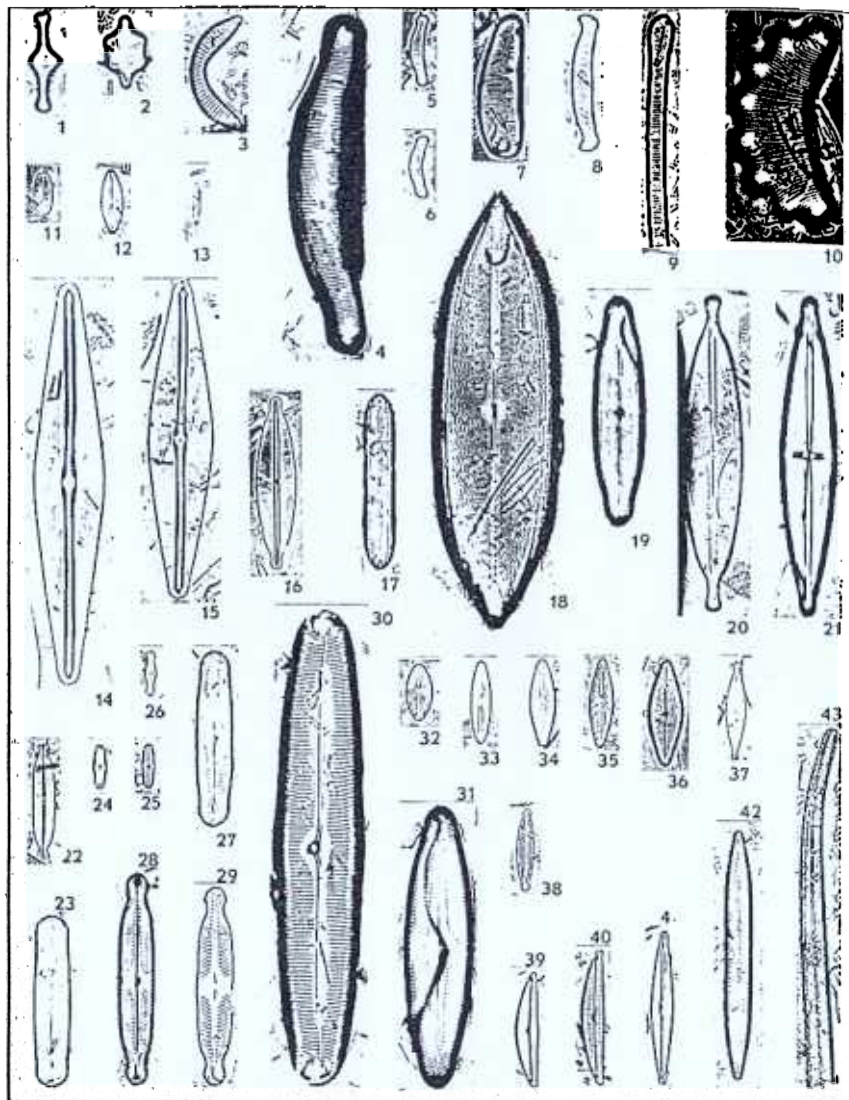


FIGURE 15.1. Taxons de diatomées typiques dans un étang dystrophe peu profond et de petite taille, situé dans la zone de la forêt boréale près de Yellowknife, dans les Territoires du Nord-Ouest (Canada). Autour de l'étang, on note une abondance de mousses de sphaignes. Toutes les photos  $\times 1000$ ; échelle =  $10 \mu\text{m}$ . Légende :

1. *Tabellaria fluculata* (Roth) Kützing strain IV sensu Klöppen
2. *Fragilaria constricta* Ehrenberg
3. *Seminavis hemicyclus* (Ehrenberg) Patrick (synonyme = *Eunotia hemicyclus* (Ehrenberg) Ralfs)
4. *Eunotia mundum* Ehrenberg
5. *Eunotia* (? nov.) spec.
6. *Eunotia* cf. *polulana* Grunow
7. *Eunotia fahu* Ehrenberg
8. *Eunotia nymmaniana* Grunow
9. *Eunotia flexuosa* (Brébisson) Kützing (fragment)
10. *Eunotia diademata* Ehrenberg
11. *Actinanthus scoticus* Flower & Jones
12. *Actinanthus altaicus* (Poretzky) Cleve-Euler
13. *Amphipleura kriegeriana* (Kraske) Husack (synonyme = *Krasakella kriegeriana* (Kraske) Rons & Sims)
14. *Frustulia saxanica* Rabenhorst
15. *Frustulia saxanica* Rabenhorst
16. *Frustulia crassinervis* (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer
17. *Neidium bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve
18. *Neidium iridis* (Ehrenberg) Cleve

19. *Neidium ampliatum* (Ehrenberg) Krammer
20. *Sauroneis anceps* Ehrenberg
21. *Sauroneis* (? nov.) spec.
22. *Navicula subtilissima* Cleve
23. *Sellaphora laevissima* (Kützing) Mann (synonyme = *Navicula laevissima* Kützing)
24. *Chamusepinularia mediocris* (Kraske) Lange-Bertalot & Krammer (synonyme = *Navicula mediocris* Kraske)
25. *Chamusepinularia mediocris* (Kraske) Lange-Bertalot & Krammer (synonyme = *Navicula mediocris* Kraske)
26. *Chamusepinularia soehrensii* var. *hassliaca* (Kraske) Lange-Bertalot (synonyme = *Navicula anehrensii* var. *hassliaca* (Kraske) Lange-Bertalot)
27. *Pinnularia* (? nov.) spec.
28. *Pinnularia mesolepta* (Ehrenberg) W. Smith Morphotype III sensu Krammer
29. *Pinnularia mesolepta* (Ehrenberg) W. Smith Morphotype III sensu Krammer
30. *Pinnularia* cf. *viridis* (Nitzsch) Ehrenberg Morphotype I sensu Krammer
31. *Pinnularia* (? nov.) spec.
32. *Brachystria brevissonii* Rons
33. *Brachystria brevissonii* Rons
34. *Brachystria brevissonii* Rons
35. *Brachystria brevissonii* Rons
36. *Brachystria brevissonii* Rons
37. *Brachystria nevadensis* Lange-Bertalot Morphotype III «capitata» sensu Lange-Bertalot
38. *Cymbella* cf. *microcephala* Grunow
39. *Cymbella* cf. *gracilis* (Ehrenberg) Kützing
40. *Cymbella* cf. *gracilis* (Ehrenberg) Kützing
41. *Cymbella cesatii* (Rabenhorst) Grunow
42. *Nitzschia angustata* (W. Smith) Grunow
43. *Senopterobia curvula* (W. Smith) Krammer (fragment)

Smol, 1994; van de Vijver & Beyens, 1997; van de Vijver *et al.*, 1998), ainsi que des marécages ou marais tourbeux littoraux des régions tempérées (Brugam, 1980; Earle & Duthie, 1986) et subtropicales (Hanna, 1933; Scherer, 1988; John, 1993; Parsons, 1996). La répartition mondiale de cette flore caractéristique des tourbières ombrotrophes reflète son association étroite avec les conditions chimiques de la tourbe et celles du substrat où se forme la tourbe.

#### PROCÉDURES D'ÉCHANTILLONNAGE ET D'IDENTIFICATION

Les dépôts tourbeux peuvent être récoltés sous forme de monolithes, à l'aide de tubes de PVC à ouverture affinée, de boîtes d'aluminium, de couteaux à tourbe en métal (Lageard, Chambers & Grant, 1994) ou de tarières (tarière de type MacAuley modifiée). Des sections de tourbe gelée peuvent être échantillonnées au moyen de tarières servant à carotter la glace (carottiers de glace CRREL; Veillette & Nixon, 1980). Les carottes courtes sont généralement prélevées avec des carottiers Hiller ou Russe, tandis que les carottes longues sont extraites au moyen de carottiers à piston métallique (van Groenewoud, 1960; Wright, Mann & Glaser, 1984). Les avantages et inconvénients propres à l'utilisation de ces différents types de carottiers dans les dépôts tourbeux ont été commentés par Aaby et Digerfeldt (1986).

Dans les tourbières, les carottes doivent être prélevées avec grand soin, car la pression du carottier peut enfoncer la surface végétale dans le sol sous-jacent, provoquant ainsi la contamination de la microflore. Les fragments de bois, les couches denses de fibres, d'aiguilles et de mousses, ainsi que les rhizomes des plantes aquatiques peuvent compliquer le carottage et le sectionnement de la tourbe. De plus, le prélèvement des sédiments est souvent rendu difficile en raison d'un couvert végétal dense qui surplombe la surface de la tourbe. Si le couvert végétal n'est pas retiré avant le carottage, les couches superficielles de sédiments organiques seront peut-être altérées par l'action du cylindre du carottier. Celui-ci poussera le couvert de végétation dans la couche organique, à l'interface eau-sédiments.

À la suite du prélèvement et du sectionnement des couches de tourbe effectué à des intervalles définis, des sous-échantillons de tourbe (généralement  $2 \text{ cm}^3$ ) sont nettoyés à l'aide de l'acide nitrique ( $\text{HNO}_3$ ) et de l'acide sulfurique ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) chaud (rapport de 1:1 à 3:1). Les échantillons sont ensuite lavés à plusieurs reprises à l'eau distillée, puis centrifugés et tamisés en vue d'éliminer les matériaux membranaires de macrophytes et de bryophytes (Battarbee, 1986). D'autres méthodes privilégient l'utilisation de dichromate de potassium ( $\text{KMnO}_4$ ) ou du peroxyde d'hydrogène (généralement 30 à 35 % d' $\text{H}_2\text{O}_2$ ) pendant 20 à 30 minutes (Dickman *et al.*, 1987; Lévesque *et al.*, 1987; Denys & van Straaten, 1992). Une nouvelle méthode de traitement a été mise au point par Main (1994) et vise à extraire les diatomées des

échantillons tourbeux en cendres. Grâce à cette méthode, les suspensions des diatomées contiennent moins de détritiques que les échantillons traités uniquement à l'acide. Ces procédures de préparation sont généralement utilisées pour préserver d'autres microfossiles siliceux avec les diatomées, comme les spicules d'éponge, les protozoaires testacés, les phytolithes siliceux, ainsi que les kystes et les écailles des chrysophycées (Gilbert, Zeeb et Smol, 1997). Ces derniers peuvent fournir des informations écologiques et paléocologiques supplémentaires importantes.

Afin de calculer les concentrations de diatomées selon les méthodes de Maher (1981) ou de Battarbee (1973; 1986), on peut ajouter aux échantillons une certaine quantité de microsphères de polystyrène latex (ayant un diamètre moyen de 8,7 µm). Après concentration et nettoyage, quelques gouttes du mélange (représentant un volume d'environ 0,2 ml) sont déposées sur un couvre-objet rond (diamètre de 18 mm) ou carré (22 mm × 22 mm). Après dessiccation, la préparation est montée sur des lames de microscope, dans des résines hautement réfractives (Naphrax<sup>7</sup>, Clearax<sup>7</sup>, Hyrax<sup>7</sup>, Cumar R-9<sup>7</sup> ou phénol-pleurax). Les diatomées sont identifiées et comptées grâce à des objectifs à immersion dans l'huile, à des grossissements variant de 400 à 1250×. Sur chaque lame, 300 à 500 valves de diatomées sont habituellement comptées le long de transects de champ de vue sélectionnés au hasard. Le nombre d'individus d'un taxon donné est exprimé en pourcentage de la somme totale (analogue aux techniques de comptage utilisées dans les analyses polliniques), tel qu'illustré à la figure 15.2. L'identification des diatomées doit s'appuyer sur diverses sources de littérature scientifique, à cause du petit nombre de monographies taxonomiques traitant de certains genres de diatomées (*Pinnularia*, *Brachysira*; Krammer, 1992a,b; Lange-Bertalot & Moser, 1994). Certains groupes peuvent nécessiter le recours à la microscopie électronique à balayage ou par transmission afin de confirmer leur identité taxonomique.

La tourbe peut être datée à l'aide des techniques radiométriques du <sup>210</sup>Pb et du <sup>14</sup>C, utilisées respectivement pour les sédiments récents et plus anciens. Comme traitement préliminaire à la datation au radiocarbone, il faut retirer les radicales visibles de l'échantillon et le nettoyer à la soude caustique. Ainsi, on le débarrasse du matériel humique soluble dans les alcalis qui, selon Dresser (1970), peut fausser les résultats en donnant un âge <sup>14</sup>C plus récent que l'âge réel.

Il faut mentionner que la datation au <sup>210</sup>Pb de la partie supérieure des dépôts tourbeux peut être compliquée, elle aussi, en raison d'un vieillissement de l'âge des échantillons. Celui-ci peut résulter de la décomposition rapide de la matière organique et du contenu élevé en matériel humique près de la surface, ou encore d'un taux d'accumulation des sédiments extrêmement lent dû à une faible productivité biologique et à une forte décomposition (Belyea & Warner, 1994; 1996).

#### PROBLÈMES ASSOCIÉS À LA CONSERVATION DES DIATOMÉES DANS LES TOURBIÈRES

Les restes fossilisés de diatomées se conservent généralement bien dans les dépôts sédimentaires. Cependant, il est parfois difficile voire impossible d'effectuer des analyses quantitatives des diatomées se trouvant dans certaines sections tourbeuses, en raison de la mauvaise conservation des frustules de diatomées siliceuses (Lortie, 1983; Foster & Fritz, 1987; Leira, 1998). Dans des conditions d'acidité extrême (pH < 3), les diatomées présentent souvent des anomalies morphologiques, ce qui complique l'identification taxonomique. Dans les tourbières, la faible disponibilité de silice dissoute (SiO<sub>2</sub>) en eau interstitielle peut expliquer la présence de bon nombre de diatomées légèrement silicifiées à paroi mince (*Frustulia* ssp.;

*Asterionella* ssp.). Ces diatomées sont particulièrement vulnérables à la fragmentation et à la dissolution. Le problème est peut-être dû à une dissolution accrue de la silice à la suite de l'enfouissement dans la tourbe (Kingston, 1982; 1984). L'absence de diatomées a été rapportée dans une étude sur les diatomées provenant d'échantillons prélevés à la surface de tourbières ombrotrophes (Pienitz *et al.*, 1995), ce qui peut s'expliquer par des concentrations en silice extrêmement faibles. Enfin, la dissolution différentielle des diatomées par l'activité microbienne, documentée par Patrick et Holding (1985) et Bidle et Azam (1999), pourrait également jouer un rôle important. Cependant, les problèmes de conservation semblent être davantage communs dans les études effectuées à partir de carottes, car les échantillons tourbeux prélevés en surface contiennent généralement une plus grande concentration de silice, provenant de la sédimentation de poussières atmosphériques. En raison du degré de modification suivant le dépôt, qui peut amener un biais significatif vers des formes davantage robustes (par exemple, grandes formes de *Pinnularia* ssp., *Eunotia monodon* var. *bidens* [Gregory] W. Smith et *E. diodon* Ehrenberg), la comparaison des assemblages récents de surface avec les assemblages fossiles est parfois problématique. Il est particulièrement important de tenir compte de cet aspect dans le cas d'études paléocologiques utilisant des fonctions de transfert développées à partir d'assemblages de diatomées de sédiments de surface. De façon générale, les diatomées se conservent mieux dans les tourbières arbustives que dans les tourbières herbacées. Ceci est dû au faible apport en silice, cette dernière étant aussi grandement utilisée par les plantes herbacées (herbes et laïches) (Scherer, 1988).

#### ÉTUDES PALÉOCOLOGIQUES UTILISANT LES DIATOMÉES DES TOURBIÈRES

Depuis plus d'un siècle, il est bien connu que la tourbe des tourbières ombrotrophes peut constituer une source d'information permettant de mieux connaître les environnements et les climats du passé, et ce, depuis les travaux pionniers de Blytt (1876) et de Semander (1908). Cependant, l'utilisation des tourbières en vue de la reconstitution des paléoclimats reposait sur une conception alors erronée relative à la croissance de la tourbe des tourbières ombrotrophes (Backeus, 1990), conception qui a finalement été réfutée par Barber (1981). Ce n'est que depuis les années 1970 que les tourbières ombrotrophes font l'objet de recherches dans le but d'obtenir des données paléoclimatiques continues (Barber, 1982; Blackford, 1993). Des travaux récents ont montré qu'il est possible de tirer des données paléoclimatiques extrêmement précises des sites qui réagissent de façon sensible aux fluctuations climatiques naturelles (Payette, 1988; Chambers *et al.*, 1997; Vardy, Warner & Aravena, 1997).

Il est plus facile d'étudier les liens entre le climat et l'accumulation de la tourbe sur de longues périodes; ce genre d'étude peut nous aider à prévoir comment les tourbières réagiront à une future modification du climat. Les tourbières sont riches en informations d'ordre paléohydrologique et paléothermique (Moore, 1986) et elles réagissent promptement aux perturbations d'origine anthropique (van Dam, Suurmond & ter Braak, 1981; Earle & Duthie, 1986; van Dam & Buskens, 1993). Exploitées en Europe (revu dans Blackford, 1993), ces données sont encore aujourd'hui rarement dégagées des études nord-américaines (Miller & Futyma, 1987; Winkler, 1988; Lavoie, Larouche & Richard, 1995). La plupart de ces travaux ont utilisé des techniques paléocologiques autres que celles de l'analyse des diatomées pour reconstituer l'histoire de la formation des tourbières, notamment l'analyse sporopollinique, l'analyse des bryophytes, l'analyse des macrorestes végétaux, l'analyse des coléoptères et l'analyse isotopique (Ovenden, 1982; Couillard &



Payette, 1985; Payette, 1988; Janssen, 1989; Wang & Geurts, 1991; Warner & Bunting, 1996; Lavoie, Elias & Payette, 1997; Vardy, Warner & Aravena, 1997; Jasinski *et al.*, 1998; Peteet *et al.*, 1998; voir aussi les autres chapitres du livre). Encore aujourd'hui, les diatomées demeurent un groupe indicateur sous-utilisé dans les études portant sur les tourbières.

Les biocénoses de diatomées prélevées de la végétation vivante révèlent généralement des assemblages dont la diversité est beaucoup plus faible que celle de la tourbe correspondante en surface (Scherer, 1988). Les assemblages de diatomées vivantes sont habituellement des sous-ensembles de ceux observés dans les tourbes de surface, ce qui suggère une forte composante saisonnière de populations de diatomées dans les tourbières (Hayward, 1957; Duthie, 1965; Wüthrich & Matthey, 1978). Les assemblages intégrateurs, reflétant une accumulation de tourbe pluri-saisonnière et pluri-annuelle, sont donc davantage utiles lors de l'évaluation des tendances à long terme, alors qu'il est difficile d'obtenir une résolution temporelle saisonnière dans l'étude des dépôts tourbeux. Cependant, dans les régions de haute latitude, les diatomées fossiles préservées dans les dépôts tourbeux peuvent fournir des données paléocologiques dont la résolution temporelle est plus grande que celle des sédiments lacustres (Brown, Douglas & Smol, 1994), en raison de taux d'accumulation de sédiments plus élevés. Le taux d'accumulation de la tourbe peut varier fortement en fonction des conditions climatiques et hydrologiques. Donc, un contrôle chronologique très serré est nécessaire dans les études à haute résolution temporelle. Un autre avantage éventuel provient du fait que la tourbe se forme *in situ* et qu'elle n'est pas sujette à une redéposition ou à un transport, comme c'est le cas pour certains sédiments lacustres.

Les paragraphes suivant résument quelques travaux dans lesquels des analyses de diatomées ont été utilisées, la plupart de concert avec des analyses polliniques et macrofossiles, afin d'étudier les variations climatiques et écologiques, ainsi que les oscillations glaciaires à partir de sédiments tourbeux (Tolonen, 1967; Donner *et al.*, 1978; Jatkar, Rushforth & Brotherson, 1979; Beyens, 1984; 1985; McIntyre, Duthie & Warner, 1991; Korhola, 1992, 1995; Frenot *et al.*, 1997). De façon générale, les travaux paléocologiques des tourbières ont révélé un nombre relativement faible d'espèces de diatomées. Les taxa observés sont caractéristiques des tourbières ombrotrophes et rarement trouvés ailleurs. Comme les diatomées s'avèrent d'excellents indicateurs de l'acidification des lacs, des méthodes visant à déduire le pH à partir des assemblages diatomifères fossiles dans les tourbières ont été mises au point (ter Braak & van Dam, 1989). Une des premières tentatives proposant l'utilisation des diatomées dans une étude paléocologique d'une tourbière en Amérique du Nord remonte aux années 1950, lorsque Patrick (1954) a reconstitué les étapes de formation de la tourbière ombrotrophe Bethany Bog, au Connecticut. Comme il existe très peu d'études paléocologiques utilisant les diatomées au Québec et au Labrador, certains exemples présentés dans ce chapitre sont tirés de recherches menées dans d'autres régions d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie.

#### Québec et Labrador

L'étude des diatomées actuelles et fossiles de deux tourbières ombrotrophes du Bas-Saint-Laurent (tourbière de Rivière-du-Loup et tourbière du Fleuve) a révélé des flores caractéristiques de ces milieux pauvres en espèces (moins de 100 taxa par tourbière) et peu diversifiés (Lortie, 1983). Cet auteur a néanmoins pu différencier floristiquement ces deux tourbières, en plus d'interpréter leur évolution paléocologique holocène. La nature distincte des flores est attribuée au trophisme et à

l'acidité des deux principales associations végétales étudiées, *Eunotia paludosa* var. *pumila* Cleve-Euler, *Navicula subtilissima* et *Asterionella ralfsii* var. *americana* Körner étant typiques de la tourbière à sphaignes de Rivière-du-Loup, les espèces *E. paludosa*, *Pinnularia* aff. *hilseana* Janisch et *P. subcapitata* Gregory caractérisant la pessière à sphaignes moins acide de la tourbière du Fleuve. La succession des assemblages de diatomées fossiles de la tourbière du Fleuve reflète la paludification progressive d'un milieu initialement minérotrophe et légèrement acide (association à *Cymbella aspera* [Ehrenberg] Cleve et *Pinnularia* cf. *streptoraphe* Cleve), ayant conduit à des conditions oligotrophes, acides et subaériennes (association à *E. paludosa*, *Pinnularia hilseana* et *P. subcapitata*). Quant aux interprétations paléocologiques et paléoclimatiques, Lortie (1983) exprime une certaine réserve qui, selon lui, s'explique principalement par l'imprécision et le manque de données autécologiques sur les diatomées des tourbières.

L'analyse des diatomées a été utilisée dans une étude paléolimnologique d'un lac peu profond (Leech Lake) et d'une tourbière minérotrophe (Leech Fen) adjacente dans le Sud-Est du Labrador (Kingston, 1984). L'histoire postglaciaire déduite de l'étude des diatomées a révélé peu de changements des conditions chimiques de l'eau du lac depuis plus de 7000 ans, même si la végétation forestière et tourbicole n'a cessé de se modifier dans le bassin versant et dans la zone littorale au cours de cette période. Les deux carottes sédimentaires étudiées renfermaient peu d'espèces planctoniques, les seuls taxa observés étant six espèces de *Melosira* (*Aulacoseira*). Parmi celles-ci, aucune n'atteignait 2 % des assemblages analysés. Les échantillons tourbeux, riches en fragments de bois associés à l'histoire récente de la tourbière minérotrophe, renfermaient une flore composée d'espèces appartenant aux genres *Eunotia* (*E. denticulata* [Brébisson] Rabenhorst, *E. bidentula* W. Smith, *E. hemicyclus*, *E. pectinalis* var. *minor* [Kützing] Rabenhorst, *E. serra* Ehrenberg), *Pinnularia* (*P. mesolepta*, *P. subcapitata*), *Navicula* (*N. hoefleri* Cholnoky, *N. subtilissima*) et *Frustulia* (*F. rhomboides* var. *saxonica*). La section organique basale (gyttja), correspondant à la phase lacustre initiale de la tourbière minérotrophe réticulée, ne renfermait aucune des diatomées trouvées dans les sédiments du lac, ce qui indique la forte spécificité de l'habitat des diatomées des tourbières. De façon générale, les interprétations paléocologiques ont été rendues laborieuses dans la section de la tourbière, car les diatomées étaient rares et endommagées à cause de la dissolution de la silice. L'analyse des diatomées a néanmoins révélé des changements perceptibles en ce qui a trait au statut trophique du lac associé à la formation de la forêt et de la végétation tourbicole dans le bassin versant.

#### Amérique du Nord

Une tourbière de kettles (dépressions causées par la fusion d'un culot de glace morte), située dans le Sud de l'Ontario (Canada), a fait l'objet d'une étude paléocologique multidisciplinaire (Campbell, Duthie & Warner, 1997; figure 15.2). Grâce au prélèvement de deux carottes, l'étude visait à déterminer l'importance relative des facteurs externes et internes liés au développement à long terme de la tourbière. Les analyses des diatomées et des macrofossiles végétaux, effectuées sur les carottes datées au radiocarbone, ont révélé un historique complexe de changements hydro-séaux ayant eu lieu dans le bassin. Cet historique a été comparé à la succession forestière du milieu environnant déduite des assemblages polliniques. La transformation du bassin en une tourbière ombrotrophe de kettles ne s'est pas déroulée aussi lentement et graduellement comme on le prétend souvent. Les assemblages diatomifères indiquent plutôt une histoire marquée de longues périodes de stabilité et de courts épisodes d'instabilité. Ces changements semblent coïncider avec

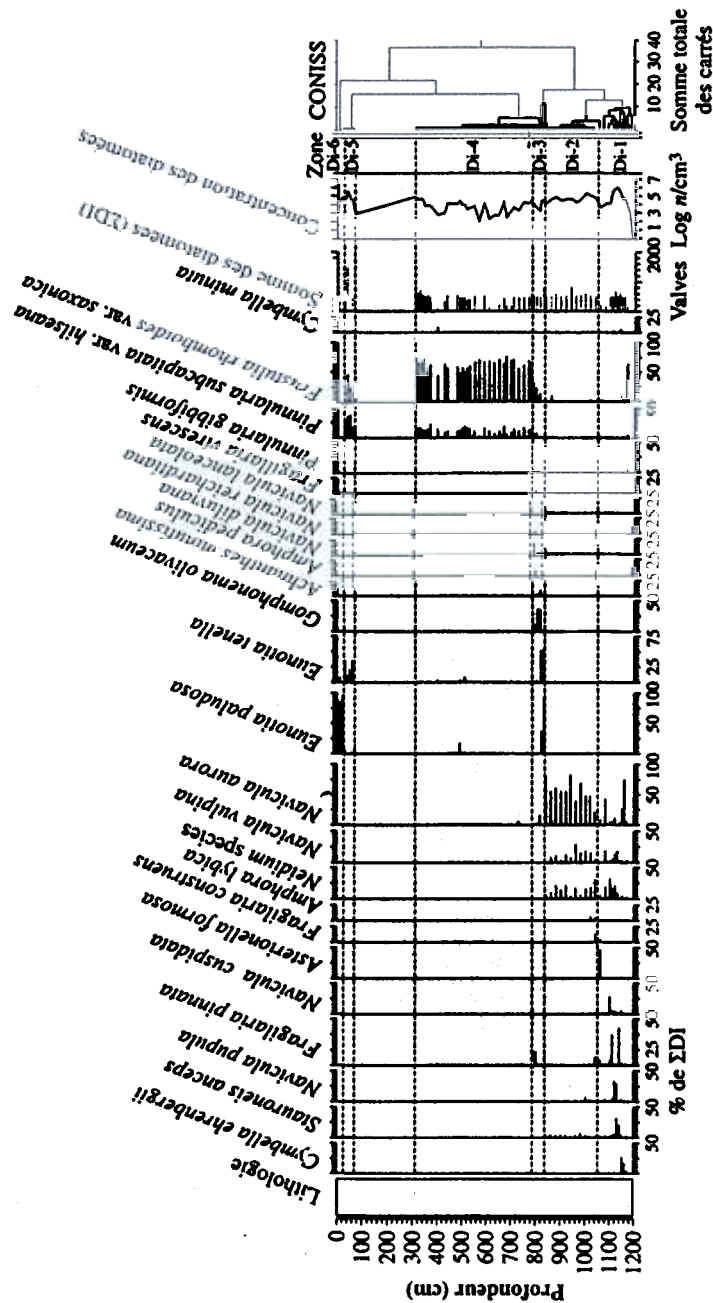


FIGURE 15.2. Diagramme résumant le pourcentage des diatomées dans une tourbière de kettle du Sud de l'Ontario (carotte centrale A), ainsi que les concentrations en diatomées (log), le dendrogramme CONISS et les zones diatomifères (modifié de Campbell, Duthie & Warner, 1997).

ceux ayant survécu dans les forêts avoisinantes, indiquant un contrôle externe de la succession locale. Des taxa alcaliphiles (*Cymbella ehrenbergii* Kützing, *Fragilaria pinnata* Ehrenberg, *Stauroneis anceps*, *Navicula aurora* Sovereign, *N. pupula* Kützing et *N. vulpina* Kützing; figure 15.2, zones Di-1 et Di-2) étaient particulièrement abondants à la base des sédiments, indiquant l'existence d'un lac circumneutre à légèrement alcalin (pH ~ 7; figure 15.3) vers 11 750 ans BP à la suite de la fonte du bloc de glace résiduel. Un changement soudain s'est produit après 5600 ans BP. Les assemblages, maintenant dominés par des espèces caractéristiques des tourbières acides, telles *Eunotia paludosa*, *E. tenella* (Grunow) Hustedt, *Fragilaria rhomboides* var. *saxonica* et *Pinnularia subcapitata* var. *hilsseana* (Janisch) O. Müller (figure 15.2, zones Di-3 et Di-4), montrent que le niveau du lac ainsi que le pH (figure 15.3) ont connu une baisse significative favorisant la formation d'un tapis de sphaignes flottant dans le bassin. Un autre changement important s'est produit lors du déboisement du site vers les années 1830. Les analyses macrofossiles indiquent, qu'à cette époque, le centre du bassin était occupé par un tapis de sphaignes flottant. Des diatomées acidobiontiques (*Eunotia paludosa*; figure 15.2, zone Di-6) ont gagné en importance et ont dominé le tapis de mousses, ce qui confirme les propriétés acidifiantes des sphaignes (Campbell, Duthie & Warner, 1997). Le profil du pH déduit de l'analyse des diatomées (figure 15.3) montre que l'histoire du bassin a été marquée par des changements limnologiques importants.

Une étude paléolimnologique portant sur l'évolution postglaciaire d'un ensemble de marne et de tourbe situé sur le Bouclier précambrien du Nord-Ouest de l'Ontario a été menée par McIntyre, Duthie et Warner (1991). Les 9000 ans d'histoire du lac Ring, qui doit son origine au retrait des eaux du lac Supérieur proglaciaire, situé dans une région de dépôts glaciaires riches en carbonates, ont été reconstitués à l'aide de l'analyse des diatomées et du pollen de deux carottes sédimentaires prélevées dans la zone riveraine et au centre du lac. Dans la carotte riveraine, la diatomée prédominante était l'espèce alcaliphile *Cymbella diluviana* (Krasske) Florin. Dans la carotte centrale, on trouvait des espèces circumneutres et alcaliphiles appartenant aux genres *Achnanthes*, *Navicula*, *Fragilaria* et *Cymbella*, à l'exception des échantillons les plus récents où des espèces acidophiles, comme *Anomooneis* (*A. brachysira* [Brébisson] Grunow) et *Navicula* (*N. subtilissima*), étaient communes. Le pH inféré de l'analyse des diatomées a montré que le lac était initialement alcalin, en raison du drainage des tills riches en carbonates. La présence de marne dans la carotte littorale indique la déposition de matériaux calcaires jusqu'à l'assèchement du site au cours de la période hypsithermique, vers 6000

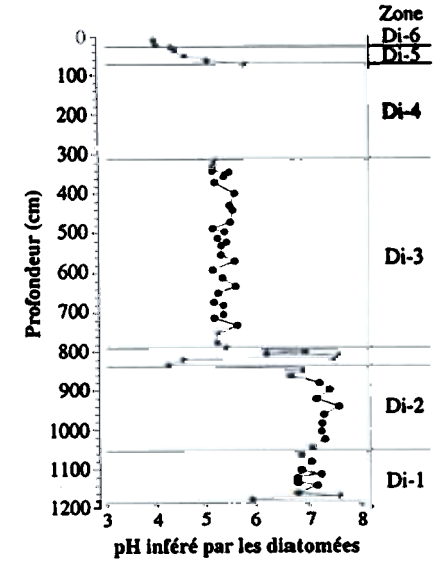


FIGURE 15.3. Évolution du pH déduite des diatomées fossiles d'une tourbière de kettle du Sud de l'Ontario (carotte centrale A), inférée à l'aide de l'index B et de la fonction de transfert de Dixit (1986) (modifié de Campbell, Duthie & Warner, 1997).

à 5000 ans BP. Vers 5000 ans BP, l'activité du castor a provoqué un changement temporaire des conditions hydrologiques. La baisse du pH inféré à partir des assemblages de diatomées au cours de la période postglaciaire reflète l'épuisement graduel des carbonates dans le bassin de drainage. L'augmentation du nombre de diatomées acidophiles au cours des 3500 dernières années est reliée à l'acidification graduelle du système lacustre et à la formation d'une tourbière riveraine sous un climat néoglaciale plus frais.

Parsons (1996) a étudié les diatomées préservées dans les sédiments d'un marais salé sur les côtes de la Louisiane. Une carotte sédimentaire prélevée dans un marécage de Terrebonne Bay contenait une couche basale de tourbe dulcicole. Cette couche de tourbe renfermait une grande quantité de phéopigments et de fortes concentrations d'azote organique et de carbone. Plusieurs diatomées d'eau douce, rares dans le reste de la carotte (*Gomphonema subclavatum* Grunow, *G. parvulum* [Kützing] Kützing), ont été répertoriées dans la couche de tourbe qui comprenait également un grand nombre d'éponges mégasclères (spicules), ainsi que l'éponge d'eau douce *Anheteromyenia ryderii*. Selon les résultats des analyses au  $^{210}\text{Pb}$  et au  $^{137}\text{Cs}$ , la tourbe s'est déposée vers la fin des années 1920 et le début des années 1930, ce qui coïncide avec l'inondation du Sud de la Louisiane en 1927 par les eaux du Mississippi. Il semble que la couche de tourbe d'eau douce faisait partie d'un marais flottant qui fut transporté vers le sud, dans la région du marais salé de Terrebonne Bay. Ce marais flottant se serait ensuite déposé au fond de l'étang, puis recouvert. Une autre couche sédimentaire semblable a aussi été trouvée à Fourleague Bay, environ 50 km à l'ouest de Terrebonne Bay. Bien que cette couche contenait beaucoup plus d'argile que de tourbe, il s'agissait également de sédiments d'inondation plutôt que de vestiges d'un marais d'eau douce (Parsons, 1996).

Une autre étude stratigraphique des diatomées menée dans un marécage arbustif subtropical et dans un marais d'eau douce du Sud de la Georgie a révélé une histoire de 1000 années, marquée par des alternances de conditions humides et de conditions sèches (Scherer, 1988). Des changements écologiques mineurs, associés à une plus grande activité anthropique vers la fin du 19<sup>e</sup> siècle, se sont traduits par des modifications dans les communautés de diatomées. La construction de canaux et de sentiers aménagés à des fins d'exploitation forestière a provoqué une augmentation des échanges hydrologiques dans des sites jadis isolés au plan hydrologique, ce qui a contribué à une augmentation des apports en nutriments. Certaines diatomées, notamment *Aulacoseira (Melosira) nygaardii* Camburn, ont colonisé d'autres sites, à la suite de ces nouvelles conditions de drainage (Scherer, 1988).

## Europe

La formation de tourbe et de mares, ainsi que les processus associés à l'évolution des paysages, ont été étudiés à l'aide des diatomées dans les tourbières minérotrophes réticulées de Dalarna, au centre de la Suède (Foster & Fritz, 1987). Une hypothèse formulée par Foster *et al.* (1983) suggère que les tourbières minérotrophes réticulées se forment dans des sites mal drainés; ces tourbières croissent latéralement, grâce à la paludification des voies de drainage et des forêts périphériques. Foster *et al.* (1983) ont aussi proposé que les crêtes et les dépressions des tourbières minérotrophes sont le résultat de taux différentiels d'accumulation de la tourbe. De façon générale, cette hypothèse appuie l'idée d'une diversité grandissante du paysage végétal depuis la déglaciation. Afin de vérifier cette théorie, des échantillons de diatomées ainsi que des données sur la végétation, le pH, la conductivité et la profondeur de la nappe phréatique, ont été obtenus dans 43 habitats

différents. Des analyses statistiques multivariées ont montré que les échantillons de diatomées pouvaient être répartis selon un gradient d'humidité (les mares et les dépressions étant les sites les plus humides, les crêtes étant les biotopes les plus secs). La flore diatomifère des mares et des tourbières minérotrophes était dominée par *Eunotia denticulata*, *E. exigua*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Navicula subtilissima* et *Tabellaria quadrisepata* Knudson. Ces résultats ont été utilisés afin d'évaluer les changements dans les carottes de tourbe prélevées le long d'un transect à travers les crêtes et les dépressions. Bien que l'état de conservation des diatomées laissait à désirer (l'espèce légèrement silicifiée *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*) et que, dans certains cas, il n'y avait pas d'analogues modernes, les changements stratigraphiques des diatomées correspondaient aux changements de la composition de la tourbe. Ces changements synchrones ont été interprétés comme des variations de la profondeur de la nappe phréatique. De façon générale, l'interprétation de ces changements stratigraphiques appuyait l'hypothèse selon laquelle l'évolution de la structuration de ce type de tourbière est complexe et multidirectionnelle. Cette étude illustre bien l'utilité des diatomées pour clarifier certains processus géomorphologiques caractéristiques des régions nordiques (voir le chapitre 2).

## Asie

L'étude d'un dépôt de tourbe de 386 cm d'épaisseur dans un site forestier, le long du fleuve Léna, en Sibérie, a été effectuée pour reconstituer le développement d'un milieu tourbeux et la formation de la forêt avoisinante par rapport aux changements climatiques des derniers 7200 ans BP (Rühland *et al.*, 2000; figure 15.4). Le but de cette recherche était de comparer les informations fournies par les diatomées avec celles obtenues à l'aide d'indicateurs plus conventionnels (pollen, kystes de chrysophycées, macrofossiles végétaux), analysés antérieurement avec les mêmes échantillons (Jasinski *et al.*, 1998).

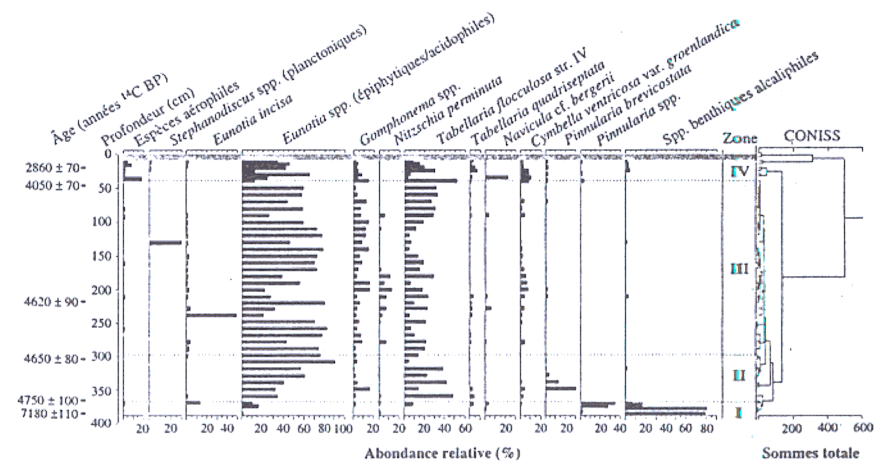


FIGURE 15.4. Diagramme résumant l'abondance relative des diatomées fossiles dans une tourbière de la région du fleuve Léna en Sibérie (modifié de Rühland *et al.*, 2000).

Quatre zones différentes ont été identifiées à partir des variations dans la composition des assemblages de diatomées. La première zone (~ 7200 ans BP à ~ 4750 ans BP), composée de sédiments limniques riches en matière organique, contenait un assemblage dominé par de petites espèces benthiques et alcaliphiles, indiquant un environnement aquatique ouvert. Parmi les espèces présentes, on trouve notamment *Fragilaria pinnata*, *F. construens* var. *venter* (Ehrenberg) Hustedt, *F. brevistriata* Grunow et *Navicula seminulum* Grunow. Vers la fin de cette phase d'eau ouverte (~370 cm), l'abondance relative des espèces acidophiles de *Pinnularia* augmente (*P. mesolepta*, *P. sinistra* Krammer, *P. subcapitata*, *P. subrostrata* [A. Cleve] Cleve-Euler et *P. interrupta* W. Smith), reflétant des conditions des stades initiaux d'entournement. La deuxième zone (~ 4750 ans BP à ~ 4650 ans BP) est marquée par un changement complet de la flore de diatomées. Les assemblages sont alors dominés par des espèces épiphytiques, acidophiles à acidobiontiques, telles *Eunotia* (ex., *E. flexuosa*, *E. bilunaris* var. *mucophila* Lange-Bertalot & Nörpel et *E. glacialis* Meister), *Gomphonema* (ex., *G. intricatum* Kützing, *G. angustatum* var. *undulatum* [Gregory] Grunow) et *Tabellaria flocculosa* str. IV (sensu Koppen). Ces dernières indiquent un environnement plus acide et riche en macrophytes, qui correspond à la formation d'une tourbière minérotrophe. La zone III (~ 4650 ans BP à ~ 4050 ans BP) marque la transition vers un milieu de plus en plus riche en macrophytes et en mousses et la formation d'une tourbière ombrotrophe. Les assemblages de diatomées épiphytiques et acidophiles deviennent alors plus abondants. Enfin, la quatrième zone (~ 4050 ans BP jusqu'au haut de la carotte) révèle un assemblage comportant des espèces aérophiles (*Caloneis schroederioides* Hustedt, *Hantzschia amphioxys*, *Navicula ignota* var. *palustris* [Hustedt] Lund) qui indiquent des conditions plus sèches reliées au développement de l'actuelle tourbière bombée à polygones. Les valves de diatomées sont absentes dans les 11 cm supérieurs du profil où la tourbe est très décomposée.

En plus d'avoir permis un suivi des changements progressifs d'un milieu lacustre à une tourbière ombrotrophe, les assemblages diatomifères ont fourni des preuves solides concernant des changements dans l'environnement hydrologique et trois perturbations causées par le feu. Entre 130 et 132 cm (zone III), il y a eu une augmentation significative de l'abondance des espèces planctoniques et eutrophes de *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* Grunow, *S. minutulus* [Kützing] Cleve & Möller, *S. medius* Håkansson et *S. parvus* Stoermer & Håkansson) jusqu'à près de 30 %, ce qui suggère des conditions locales plus humides. Ceci est corroboré par d'autres données paléocéologiques (contenu en matière organique et inorganique, macrofossiles végétaux; Jasinski *et al.*, 1998). Les preuves de trois événements incendiaires (386-368 cm; 220-200 cm; 50-0 cm) ont été documentées par Jasinski *et al.* (1998). Plusieurs espèces de diatomées semblent avoir réagi à ces perturbations (*Cymbella ventricosa* var. *groenlandica* Foged, *Pinnularia brevicostata* Cleve, *Fragilaria pinnata*, *F. construens* var. *venter*, *Navicula begeri* Krasske et *Tabellaria quadriseptata*), puisqu'elles étaient généralement rares, sauf à l'occasion de ces intervalles. La raison pour laquelle ces espèces ont dominé lors de ces événements n'est pas connue. Elle pourrait être due à la spécificité des conditions microclimatiques créées par le passage d'un feu (augmentation des apports en limon des sols dénudés entourant la tourbière; Rühland *et al.*, 2000). L'absence des diatomées au sommet du profil (~ 10 cm) pourrait s'expliquer par des conditions locales trop sèches.

Dans la région du lac Labaz (presqu'île de Taïmir, Sibérie centrale), un profil de sol pergélisolé datant de la fin du Quaternaire a été étudié au moyen d'analyses diatomifères, polliniques, sédimentologiques et géochimiques (Kienel, Siegert &

Hahne, 1999). L'étude a révélé que le début de la sédimentation lacustre date de la période du Boréal (voir la figure 17.5), suivant la fin de la dernière période glaciaire. Le site d'étude était occupé par un lac qui, à cette époque, était probablement en contact avec les eaux du lac Labaz. Les analyses diatomifères ont permis d'évaluer de façon détaillée les transformations écologiques du site au cours de l'Holocène. Les résultats, combinés aux analyses polliniques et géochimiques, suggèrent que l'Atlantique ancien (ca. 6580 ans BP) était caractérisé par des conditions climatiques des plus favorables et que le niveau du lac était élevé. Vers la fin de cette période, une transition vers un milieu humide de type tourbière minérotrophe pauvre a débuté, accompagnée par une importante baisse du niveau d'eau et du pH, ainsi que d'une augmentation des diatomées périphytiques circumneutres et acidophiles (*Eunotia arcus* Ehrenberg, *E. incisa* Gregory, *Gomphonema* cf. *procerum* Reichardt & Lange-Bertalot, *Pinnularia subcapitata*). Le Sub-boréal (ca. 4200 à 2500 ans BP) correspond à un bref épisode pendant lequel les conditions climatiques étaient clémentes, permettant la croissance des arbres, et le niveau d'eau était fréquemment élevé. Cet épisode est caractérisé par une dominance de diatomées tychoplanctoniques (*Fragilaria construens* var. *venter*, *F. pinnata* et *Tabellaria flocculosa*). La détérioration du climat au cours du Sub-atlantique (depuis ca. 2500 ans BP) a provoqué l'assèchement et l'acidification du site, ce qui a contribué à la formation du pergélisol. Les diatomées acidophiles comme *Eunotia bilunaris*, *E. flexuosa*, *E. paludosa* et *A. nygaardii* redeviennent de nouveau dominantes. Enfin, l'amorce de la formation d'une tourbière à polygones au centre surélevé, qui est toujours en cours, a été accompagnée par une augmentation marquée de diatomées aérophiles associées aux sols humides (*Caloneis aerophila* Bock et *Diademsis contenta* [Grunow] Mann.).

Ces études démontrent que les diatomées sont des paléoindicateurs sensibles aux changements écologiques survenant dans les tourbières. Elles devraient donc être davantage utilisées dans les recherches paléocéologiques, puisqu'elles peuvent corroborer et appuyer les interprétations faites à l'aide d'autres paléoindicateurs.

## CONCLUSION

Les diatomées constituent un groupe indicateur offrant un potentiel considérable pour retracer les changements environnementaux s'opérant dans les tourbières. Les principaux facteurs influençant l'abondance et la diversité des diatomées dans une tourbière sont l'hydrodynamique du système, la stabilité relative de la colonne d'eau, la diversité des substrats à coloniser et les apports en matières minérales et en nutriments, ainsi que le degré d'acidité du milieu de vie. Les diatomées sont autochtones et répondent souvent plus rapidement aux changements hydrologiques que d'autres organismes. Ainsi, on peut tirer avantage de leurs changements stratigraphiques dans les séquences sédimentaires, notamment pour identifier les passages d'écosystèmes lacustres à des tourbières complexes, et préciser le cadre temporel de ces changements. La grande spécificité des assemblages de diatomées des tourbières vis-à-vis les micro-habitats (Kingston, 1982) en font des indicateurs très sensibles, fournissant des informations sur les gradients et les changements environnementaux locaux. Les assemblages de diatomées ont le potentiel d'enregistrer des changements de faible amplitude, mais importants au sein de ces habitats dépourvus de nutriments. Ces changements ne peuvent, par exemple, être décelés par la végétation locale. Bref, les diatomées offrent des possibilités encore peu exploitées pour fournir des données hydrobiologiques précises, très utiles pour améliorer et aider la gestion future et la conservation des tourbières.



La recherche à venir devrait viser à étendre les connaissances sur les facteurs qui influencent la biomasse, la productivité et la composition en diatomées des tourbières. Il serait aussi souhaitable de mieux définir les relations espèces-environnement dans les tourbières, en particulier les liens entre la succession diatomifère annuelle et les variations saisonnières du phosphore, des nitrates, des minéraux (Ca, Mg, Na, K) et des ions métalliques (Al, Fe, Mn, Zn) (Vitt *et al.*, 1995). Les efforts devraient être concentrés sur les sujets et les régions où les connaissances sont insuffisantes. Des études sont nécessaires afin de connaître le rôle des diatomées dans la dynamique du réseau d'alimentation de divers types de tourbières, en fonction des conditions climatiques, et sur la formation des tourbières subarctiques et arctiques. Par exemple, l'origine et le rythme auquel se forment les tourbières structurées, très répandues dans les régions nordiques, demeurent méconnus. La recherche portant sur leur évolution présente donc un intérêt considérable dans la compréhension de la dynamique des paysages postglaciaires (Gorham, 1982). De nouvelles études à propos de la succession diatomifère saisonnière, les variations de la biomasse, ainsi que les interactions biotiques (par exemple, le broutement par les insectes aquatiques et la compétition pour les ressources entre les espèces de diatomées) contribueraient sans doute à améliorer les interprétations paléo-écologiques. Des recherches expérimentales menées sur le terrain à l'échelle des micro-écosystèmes et des méso-écosystèmes pourraient aussi accroître notre compréhension des processus écologiques fondamentaux, reliés aux changements naturels.

Ce résumé des travaux concernant la paléoécologie des diatomées des tourbières a souligné la grande sensibilité de ces écosystèmes aux facteurs allogènes. Il est aussi évident que bon nombre de changements stratigraphiques observés dans les tourbières résultent probablement d'événements locaux qui ont leur propre évolution (activité des castors, incendies, succession, etc.). Cependant, les changements qui se produisent simultanément dans un grand nombre de bassins d'une même région témoignent sans doute de changements climatiques touchant un vaste territoire. Il serait donc souhaitable de comparer les tourbières de différentes régions et d'établir des corrélations avec d'autres indicateurs paléoclimatiques. Ainsi, on dégagera le plein potentiel des diatomées en vue de reconstitutions plus fines et cohérentes des changements climatiques holocènes et, ainsi, mieux comprendre l'effet du climat sur la dynamique des tourbières.

## Chapitre 15

- Aaby, B. & G. Digerfeldt, 1986. Sampling techniques for lakes and bogs. Pages 181-194 in B. E. Berglund (éd.). *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley & Sons, New York.
- Alles, E., M. Nörpel-Schempp & H. Lange-Bertalot, 1991. Zur Systematik und Ökologie charakteristischer *Eunotia*-Arten (Bacillariophyceae) in elektrolytarmen Bachoberläufen. *Nova Hedwigia*, 53: 171-213.
- Ando, K., 1985. Moss diatoms in Japan (6). *Japanese Journal of Phycology*, 33: 143-148.
- Backeus, I., 1990. The cyclic regeneration of bogs: A hypothesis that became an established truth. *Striae*, 31: 33-35.
- Barber, K. E., 1981. Peat Stratigraphy and Climatic Change: A Palaeoecological Test of the Theory of Cyclic Peat Bog Regeneration. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Barber, K. E., 1982. Peat-bog stratigraphy as a proxy climate record. Pages 103-113 in A. F. Harding (éd.). *Climatic Change in Later Prehistory*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Battarbee, R. W., 1973. A new method for estimating absolute microfossil numbers with reference especially to diatoms. *Limnology & Oceanography*, 18: 647-653.
- Battarbee, R. W., 1986. Diatom analysis. Pages 527-570 in B. E. Berglund (éd.). *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley & Sons, New York.
- Beger, H., 1927. Beiträge zur Ökologie und Soziologie der luftlebigen (atmosphärischen) Kieselalgen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 45: 385-407.
- Belyea, L. R. & B. G. Warner, 1994. Dating of the near-surface layer of a peatland in northwestern Ontario, Canada. *Boreas*, 23: 259-269.
- Belyea, L. R. & B. G. Warner, 1996. Temporal scale and the accumulation of peat in a *Sphagnum* bog. *Canadian Journal of Botany*, 74: 366-377.
- Beyens, L., 1984. Paleoecologische en paleoklimatologische aspecten van de Holocene ontwikkeling van de Antwerpse Noorderkempen. *Academiae Analecta*, 46: 16-56.
- Beyens, L., 1985. On the subboreal climate of the Belgian Campine as deduced from diatom and testate amoebae analyses. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46: 9-31.
- Beyens, L. & P. de Bock, 1989. Moss dwelling diatom assemblages from Edgeøya (Svalbard). *Polar Biology*, 9: 423-430.
- Bidle, K. D. & F. Azam, 1999. Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. *Nature*, 397: 508-512.
- Blackford, J. J., 1993. Peat bogs as sources of proxy climate data: Past approaches and future research. Pages 47-56 in F. M. Chambers (éd.). *Climate Change and Human Impact on the Landscape*. Chapman & Hall, London.
- Blytt, A., 1876. Essays on the immigration of Norwegian flora during alternating rainy and dry periods. Christiania, Cammermayer.
- Bock, W., 1963. Diatomeen extrem trockener Standorte. *Nova Hedwigia Zeitschrift für Kryptogamkunde*, 5: 199-254.
- Brown, K. M., M. S. V. Douglas & J. P. Smol, 1994. Siliceous microfossils in a Holocene, High Arctic peat deposit (Norvestø, northwestern Greenland). *Canadian Journal of Botany*, 72: 208-216.
- Brugam, R. B., 1980. Postglacial diatom stratigraphy of Kirchner Marsh, Minnesota. *Quaternary Research*, 13: 133-146.
- Bruno, M. G. & R. L. Lowe, 1980. Differences in the distribution of some bog diatoms: A cluster analysis. *American Midland Naturalist*, 104: 71-79.
- Campbell, D. R., H. C. Duthie & B. G. Warner, 1997. Post-glacial development of a kettle-hole peatland in southern Ontario. *Écoscience*, 4: 404-418.
- Chambers, F. M., K. E. Barber, D. Maddy & J. Brew, 1997. A 5500-year proxy-climate and vegetation record from blanket mire at Talla Moss, Borders, Scotland. *The Holocene*, 7: 391-399.
- Cochran-Stafira, D. L. & R. A. Andersen, 1984. Diatom flora of a kettle-hole bog in relation to hydrarch succession zones. *Hydrobiologia*, 109: 265-273.
- Coesel, P. F. M. & H. D. W. Smit, 1977. Jukwieren in Drente, vroeger en nu. Veranderingen in de desmidiaceënfloora van enige Drentse vennen gedurende de laatste 50 jaar. *De Levende Natuur*, 80: 34-44.
- Compère, P., 1966. Observations sur les algues des groupements à sphaignes des Hautes Fagnes de Belgique. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État*, 36: 5-51.
- Couillard, L. & S. Payette, 1985. Évolution holocène d'une tourbière à pergélisol (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, 63: 1104-1121.
- Damman, A. W. H., 1978. Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. *Oikos*, 30: 480-495.
- de Graaf, F., 1957. The microflora and fauna of a quaking bog in the nature reserve «Het Hol» near Kortenhoeft in the Netherlands. *Hydrobiologia*, 9: 210-317.
- Dell'Uomo, A., 1992. Diatomées de quelques tourbières du Nord de l'Italie et leur réponse dans différentes conditions du milieu ambiant. *Nova Hedwigia*, 54: 503-513.
- Denys, L., 1985. Diatoms from the «Groot- & Klein Schietveld» at Brasschaat (northern Campine, Belgium). *Bulletin de la Société Royale de Botanique Belge*, 118: 29-40.
- Denys, L. & C. Verbruggen, 1989. A case of drowning: The end of subatlantic peat growth and related palaeoenvironmental changes in the lower Scheldt basin (Belgium) based on diatom and pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 59: 7-36.
- Denys, L. & D. van Straaten, 1992. A survey of the acid water diatom assemblages of two heathland relics in the Belgian Northern Campine (Groot & Klein Schietveld, Brasschaat) with an assessment of their conservational value. *Diatom Research*, 7: 1-13.
- de Vries, B. J., 1984. Diatom assemblages in some moorland pools in the Drenthian District (The Netherlands). *Hydrobiological Bulletin*, 18: 3-10.
- Dickman, M. D., H. van Dam, B. van Geel, A. G. Klink & A. van der Wijk, 1987. Acidification of a Dutch moorland pool: A palaeolimnological study. *Archiv für Hydrobiologie*, 109: 377-408.
- Dixit, S. S., 1986. Diatom-inferred pH calibration of lakes near Wawa, Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 64: 1129-1133.
- Donner, J. J., P. Alhonen, M. Eronen, H. Jungner & I. Vuorela, 1978. Biostratigraphy and radiocarbon dating of the Holocene lake sediments of Työjärvi and peats in the adjoining bog Varrassuo west of Lahti in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 15: 258-280.
- Dresser, P. Q., 1970. A Study of Sampling and Pre-treatment of Materials for Radiocarbon Dating. Thèse de doctorat, Queen's University, Belfast.
- Duthie, H. C., 1965. A study of the distribution and periodicity of some algae in a bog pool. *Journal of Ecology*, 53: 343-359.
- Earle, J. C. & H. C. Duthie, 1986. A multivariate statistical approach for interpreting marshland diatom succession. Pages 441-458 in M. Ricard (éd.). *Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Eminson, D. & B. Moss, 1980. The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. I. The influence of host type and external environment on community composition. *British Phycological Journal*, 15: 429-446.
- Flensburg, T. & N. Malmer, 1970. Studies on mire vegetation in the Archean area of south-western Götaland (South Sweden). IV. Benthic algae and their distribution on the Åkhult Mire. *Botanisk Notiser*, 123: 269-299.
- Flensburg, T. & J. H. Sparling, 1973. The algal microflora of a string mire in relation to the chemical composition of the water. *Canadian Journal of Botany*, 51: 743-749.

- Flora, M.-B., 1970. Late-glacial diatoms of Kirchner Marsh, southern Minnesota. *Nova Hedwigia* **31**: 667-756.
- Foged, N., 1951. The diatom flora of some Danish springs. *Natura Julandica*, 4-5: 1-84.
- Foster, D. R. & S. C. Fritz, 1987. Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, central Sweden. *Journal of Ecology*, 75: 409-437.
- Foster, D. R., G. A. King, P. H. Glaser & H. E. Wright, 1983. Origin of string patterns in northern peatlands. *Nature*, 306: 256-258.
- Frenot, Y., J.-C. Cloaguen, B. van de Vijver & L. Beyens, 1997. Dation de quelques sédiments turbes holocènes et oscillations glaciaires aux lacs Kerguelen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 320: 567-573.
- Gasse, F., 1978. Les diatomées d'une tourbière (4040 m) d'une montagne éthiopienne: le Mont Badda. *Revue Algologique*, 13: 105-149.
- Germann, H., 1937. Diatomées d'une tourbière des lacs Kerguelen. *Bulletin de la Société Française de Microscopie* 7: 11-17.
- Gilbert, S. E., B. A. Zeeb & J. P. Smol, 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River region, northeastern Siberia. *Nova Hedwigia*, 64: 311-352.
- Goldsbrough, L. G. & G. C. Robinson, 1996. Pattern in Wetlands. Pages 77-117 in R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe (ed.), *Algal Ecology*. Academic Press, San Diego, California.
- Gorham, E., 1982. Some unsolved problems in peatland ecology. *Naturaliste canadien*, 109: 533-541.
- Hann, G. D., 1933. Diatoms of the Florida Peat Deposits. Report of the Florida State Geological Survey, 23/24: 65-119.
- Hayward, J., 1957. The periodicity of diatoms in bogs. *Journal of Ecology*, 45: 947-954.
- Hickman, M. & D. H. Vitt, 1973. The acrial epiphytic diatom flora of moss species from subantarctic Campbell Island. *Nova Hedwigia*, 24: 443-458.
- Hoagland, K. D. & F. M. Beggs, 1978. The diatom flora of Tipshy Bog, Michigan. *The Michigan Botanist*, 17: 55-64.
- Hosiaisuus, V., 1975. Muddy peat algae of Finnish raised bogs. *Annales Botanici Fennici*, 12: 63-73.
- Hustedt, F., 1934. Die Diatomen-Flora von Foggenpohls Moor bei Döllingen in Oldenburg. *Bremser Wissenschaftliche Gesellschaft, Abhandlungen und Vorträge*, 8: 362-403.
- Hustedt, F., 1942. Aetrophile Diatomen in der nordwestdeutschen Flora. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 60: 55-73.
- Hustedt, F., 1927-1966. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. In Dr. L. Rabenhorst's *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, Part 1 (1927-30) 920 pages, Part 2 (1931-59) 845 pages, Part 3 (1961-66) 815 pages.
- Janssen, J. A., 1989. Ecology of Peatland Bryophytes and Paleoenvironmental Reconstruction of Peatlands Using Bryophytes. University of Minnesota, Limnological Research Center Contribution no. 346, Minneapolis, Minnesota.
- Janszki, J. P., B. G. Warner, A. A. Andreev, R. Aravena, S. E. Gilbert, B. A. Zeeb, J. P. Smol & A. Velichko, 1998. Holocene environmental history of a peatland in the Lena River valley, Siberia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 35: 637-648.
- Jaltek, S. A., S. R. Rusforth & J. D. Brotherton, 1979. Diatom floristics and succession in a peat bog near Lily Lake, Summit County, Utah. *Great Basin Naturalist*, 39: 15-43.
- Jensen, U., K. Evertz & M. Kroner, 1979. Die Mikrovegetation de Oberkarer. *Phytocoenologia*, 6: 134-151.
- John, J., 1993. The use of diatoms in monitoring the development of created wetlands at a sandmining site in Western Australia. *Hydrobiologia*, 269/270: 427-436.
- Kienel, U., C. Siegent & J. Hahn, 1999. Late Quaternary palaeoenvironmental reconstructions from a permafrost sequence (North Siberian Lowland, SE Taymyr Peninsula): A multidisciplinary case study. *Boreas*, 28: 181-193.
- Kilham, P., 1971. A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. *Limnology & Oceanography*, 16: 10-18.
- Kingson, J. C., 1982. Association and distribution of common diatoms in surface samples from northern Minnesota peatlands. *Bellevue* 73 zur Nova Hedwigia: 333-346.
- Kingson, J. C., 1984. Palaeolimnology of a lake and adjacent fen in southeastern Labrador: Evidence from diatom assemblages. Pages 443-453 in D. G. Mann (ed.), *Proceedings of the 7th International Diatom Symposium, Philadelphia, Pennsylvania*.
- Korhola, A., 1992. The early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using cruciateen sedimentary remains. *Journal of Paleolimnology*, 7: 1-22.
- Korhola, A., 1995. Holocene climatic variations in southern Finland reconstructed from peat initiation data. *The Holocene*, 5: 43-58.
- Krammer, K., 1992a. Die Gattung *Pinnularia* in Bayern. *Hoppea, Denkschriften der Regensburgerischen Botanischen Gesellschaft*, 52: 5-291.
- Krammer, K., 1992b. *Pinnularia*. Eine Monographie der europäischen Taxa. *Bibliotheca Diatomologica*, 26: 1-353.
- Krasske, G., 1932. Beiträge zur Kenntnis der Diatomaceenflora der Alpen. *Hedwigia*, 72: 92-134.
- Krasske, G., 1936. Die Diatomaceenflora der Moosrasen des Willhelmsbühner Parkes. *Vereinigung für Naturkunde Kassel, Festschrift zum 100-jährigen Bestehen*: 151-164.
- Krasske, G., 1948. Diatomen topischer Moosrasen. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 42: 404-443.
- Kritger, W., 1929. *Algologische und monographische Untersuchungen über das Hochmoor am Diebelsee*. Beiträge zur Naturdenkmalpflege, 13: 233-300.
- Lagard, J. G., A. F. M. Chambers & M. E. Grant, 1994. Modified versions of a traditional peat cutting tool to improve field sampling of peat monoliths. *Quaternary Newsletter*, 74: 10-15.
- Lak, G., 1987. Diatom flora of the lake and mire deposits in Karelia. *Paleohydrology of the Temperate Zone III*. Mires and Lakes. A. Kaukas & L. Saare, Academy of Sciences of the Estonian SSR: 87-92.
- Laage-Bertalot, H. & G. Moser, 1994. *Brachysira*: Monographie der Gattung. *Bibliotheca Diatomologica*, 23: 225-236.
- Letesque, M., H. Dimeil, T. Lord & G. Lortie, 1987. The characterization of organic soils developed on peat and limnic materials in British Columbia. *Technical Bulletin 1987-5E*. Agriculture Canada, Ottawa, Ontario.
- Lortie, G., 1983. Les diatomées fossiles de deux tourbières ombrotrophes du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 37: 159-177.
- Low, R. L. & G. B. Collins, 1973. An acrophilous diatom community from Hocking County, Ohio. *Transcripts of the American Microscopic Society*, 92: 492-496.
- Magdeburg, P., 1925. Neue Beiträge zur Kenntnis der Ökologie und der Geographie der Alpen. *Transcripts of the American Microscopic Society*, 92: 492-496.
- Magdeburg, P., 1925. Neue Beiträge zur Kenntnis der Ökologie und der Geographie der Alpen. *Berichte der Schwarzwaldhochmoore. Berichte der Naturfreunde Gesellschaft Freiburg im Breisgau*, 24: 124-216.
- Maher, L. J., 1981. Statistics for microfossil concentration measurements employing samples spiked with marker grains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 32: 153-191.
- Main, S. P., 1994. Diatoms in alkaline peat: Preservation and extraction. J. P. Kocotek (ed.), *Proceedings of the 11th International Diatom Symposium, San Francisco, California, Memoirs of the California Academy of Sciences*, 17: 465-471.
- McIntyre, S. H., H. C. Duhic & B. G. Warner, 1991. Postglacial development of a marl and peat complex on the Precambrian Shield of northwestern Ontario. *Journal of Paleolimnology*, 6: 141-155.
- Messikommer, E., 1927. Biologische Studien im Torfmoor von Robenhausen unter Berücksichtigung der Algenvegetation. *Mitteilungen des Botanischen Museums der Universität Zürich*, 74: 139-162.
- Müller, N. G. & R. P. Fuyima, 1987. Paleohydrological implications of Holocene peatland development in northern Michigan. *Quaternary Research*, 27: 297-311.

- Mölder, K. & R. Tynni, 1971. Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen V. Bulletin of the Geological Society of Finland, 43: 203-220.
- Moore, P. D., 1986. Hydrological changes in mires. Pages 91-107 in B. E. Berglund (éd.). Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. John Wiley & Sons, New York.
- Niessen, H., 1956. Ökologische Untersuchungen über die Diatomeen und Desmidiaceen des Murnauer Moores. Archiv für Hydrobiologie, 15: 281-375.
- Ovenden, L., 1982. Vegetation history of a polygonal peatland, northern Yukon. Boreas, 11: 209-224.
- Parsons, M. L., 1996. Paleoindicators of changing water conditions in Louisiana estuaries. Thèse de doctorat, Department of Oceanography and Coastal Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.
- Patrick, R., 1946. Diatoms from Patschke Bog, Texas. Not. Nat., 170: 1-7.
- Patrick, R., 1954. The diatom flora of Bethany Bog. Journal of Protozoology, 1: 34-37.
- Patrick, R. & C. W. Reimer, 1966. The Diatoms of the United States, vol. 1. Academy of Natural Sciences Philadelphia. Monograph 13, Philadelphia, Pennsylvania.
- Patrick, R. & C. W. Reimer, 1975. The Diatoms of the United States, vol. 2. Academy of Natural Sciences Philadelphia. Monograph 13, Philadelphia, Pennsylvania.
- Patrick, S. & A. J. Holding, 1985. The effect of bacteria on the solubilization of silica in diatom frustules. Journal of Applied Bact., 59: 7-16.
- Payette, S., 1988. Late-Holocene development of subarctic ombrotrophic peatlands: Allogenic and autogenic succession. Ecology, 69: 516-531.
- Peteet, D. M., A. A. Andreev, V. A. Klimanov, W. Bardeen & F. Mistretta, 1998. Long-term arctic peatland dynamics, vegetation and climate history of the Pur-Taz region, Western Siberia. Boreas, 27: 115-126.
- Petersen, J. B., 1950. Observations on some small species of *Eunotia*. Dansk Botanisk Arkiv, 14: 1-19.
- Pienitz, R., M. S. V. Douglas, J. P. Smol, P. Huttunen & J. Meriläinen, 1995. Diatom, chrysophyte and protozoan distributions along a latitudinal transect in Fennoscandia. Ecography, 18: 429-439.
- Reimer, C. W., 1961. Some aspects of the diatom flora of Cabin Creek raised bog, Randolph Co., Indiana. Proceedings of Indiana Academy of Sciences, 71: 305-319.
- Round, F. E., 1957. The diatom community of some Bryophyta growing on sandstone. Journal of the Linnean Society, 55: 657-661.
- Round, F. E., 1964. The ecology of benthic algae. Pages 139-184 in D. F. Jackson (éd.). Algae and Man. Plenum Press, New York.
- Round, F. E., 1981. The Ecology of Algae. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rühland, K., J. P. Smol, J. P. P. Jasinski & B. G. Warner, 2000. Response of diatoms and other siliceous indicators to the developmental history of a peatland in the Tiksi forest, Siberia. Arctic, Antarctic and Alpine Research, 32: 167-178.
- Scherer, R. P., 1988. Freshwater diatom assemblages and ecology/palaeoecology of the Okefenokee swamp/marsh complex, southern Georgia, U.S.A. Diatom Research, 3: 129-157.
- Schlüter, M., 1962. Die Diatomeen-Gesellschaften des Naturschutzgebietes Strausberg bei Berlin. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 46: 562-609.
- Sernander, R., 1908. On the evidences of postglacial changes of climate furnished by the peat mosses of northern Europe. Geologiska Foreningens i Stockholm Forhandlingar, 30: 467-478.
- Sjörs, H., 1950. On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters. Oikos, 2: 241-258.
- ter Braak, C. J. F. & H. van Dam, 1989. Inferring pH from diatoms: A comparison of old and new calibration methods. Hydrobiologia, 178: 209-223.
- Tolonen, K., 1967. Über die Entwicklung der Moore im finnischen Nordkarelien. Annales Botanici Fennici, 4: 219-416.
- Tolonen, K. & V. Hosiainluoma, 1978. Chemical properties of surface water in Finnish ombrotrophic mire complexes with special reference to algal growth. Annales Botanici Fennici, 15: 55-72.
- van Dam, H. & H. Kooyman-van Blokland, 1978. Man-made changes in some Dutch moorland pools, as reflected by historical and recent data about diatoms and macrophytes. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 63: 587-607.
- van Dam, H. & R. F. M. Buskens, 1993. Ecology and management of moorland pools: Balancing acidification and eutrophication. Hydrobiologia, 265: 225-263.

- van Dam, H., G. Suurmond & C. J. F. ter Braak, 1981. Impact of acidification on diatoms and chemistry of Dutch moorland pools. Hydrobiologia, 83: 425-459.
- van Groenewoud, H., 1960. Methods and samplers for obtaining undisturbed soil samples in the forest. Soil Science, 90: 272-274.
- van de Vijver, B. & L. Beyens, 1997. The epiphytic diatom flora of mosses from Strømness Bay area, South Georgia. Polar Biology, 17: 492-501.
- van de Vijver, B., L. Beyens, J. C. Gloaguen & Y. Frenot, 1998. La flore diatomique de quelques sédiments tourbeux holocènes des Îles Kerguelen. Annales de Limnologie, 34: 3-11.
- Vardy, S. R., B. G. Warner & R. Aravena, 1997. Holocene climate effects on the development of a peatland on the Tuktoyaktuk Peninsula, Northwest Territories. Quaternary Research, 47: 90-104.
- Veillette, J. J. & F. M. Nixon, 1980. Portable drilling equipment for shallow permafrost sampling. Geological Survey of Canada, paper 79-21. Ottawa, Ontario.
- Vitt, D. H., S. E. Bayley & T.-L. Jin, 1995. Seasonal variation in water chemistry over a bog-rich fen gradient in continental western Canada. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52: 587-606.
- Walker, I. R. & C. G. Paterson, 1986. Associations of diatoms in the surficial sediments of lakes and peat pools in Atlantic Canada. Hydrobiologia, 134: 265-272.
- Wang, X.-C. & M.-A. Geurts, 1991. Postglacial vegetation history of the Ittemit Lake Basin, southwest Yukon Territory. Arctic, 44: 23-30.
- Warncke, E., 1980. Spring areas: Ecology, vegetation, and comments on similarity coefficients applied to plant communities. Holarctic Ecology, 3: 233-333.
- Warner, B. G. & M. J. Bunting, 1996. Indicators of rapid environmental change in northern peatlands. Pages 235-246 in A. R. Berger & W. J. Iams (éd.). Geoinicators: Assessing Rapid Environmental Changes in Earth Systems. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Winkler, M. G., 1988. Effect of climate on development of two *Sphagnum* bogs in south-central Wisconsin. Ecology, 69: 1032-1043.
- Woelkerling, W. J., 1976. Wisconsin desmids. I. Aufwuchs and plankton communities of selected acid bogs, alkaline bogs, and closed bogs. Hydrobiologia, 48: 209-232.
- Wright, H. E., D. H. Mann & P. H. Glaser, 1984. Piston corers for peat and lake sediments. Ecology, 65: 657-659.
- Wüthrich, M. & W. Matthey, 1977. Les diatomées de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Étude systématique. Bulletin de la Société neuchâteloise de Sciences naturelles, 100: 45-60.
- Wüthrich, M. & W. Matthey, 1978. Les diatomées de la tourbière du Cachot (Jura suisse) II. Associations et distribution des espèces caractéristiques. Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie, 40: 87-103.