

ÉCOLE DOCTORALE ÉNERGIE, MATÉRIAUX, SCIENCES DE LA TERRE ET DE L'UNIVERS

Laboratoire de Physique et Chimie de l'Environnement et de l'Espace

THÈSE présentée par : Benoît D'ANGELO

soutenue le : [XX mois en lettres 2015]

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline : Sciences de la Terre et de l'Univers

[Titre de la thèse]

[Sous titre éventuel]

THÈSE dirigée par :

Christophe GUIMBAUD Co-directeur de recherche, LPC2E, Orléans
Fatima LAGGOUN Co-directeur de recherche, ISTO, Orléans

RAPPORTEURS :

Prénom Nom Titre, établissement
Prénom Nom Titre, établissement

JURY:

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières	iii
Liste des figures	x
Liste des tableaux	xii
Remerciements	xiii
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	7
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	17
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	21
1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières	21
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	27
1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	34
2 Sites d'études et méthodologies employées	39
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
2.2 Autres sites du service national d'observation	45
2.3 Mesures de flux de gaz	45
2.3.1 Présentation des méthodologies principales	45
2.3.2 Les mesures de CO ₂	47
2.3.3 Les mesures de CH ₄	49
2.3.4 Le calcul des flux	50
2.4 Facteurs contrôlant	51
2.4.1 Acquisitions automatisées	51
2.4.2 Acquisitions manuelles	51
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	53
3.1 Introduction	54
3.2 Procédure expérimentale et analytique	55

3.2.1	Design expérimental	55
3.2.2	Variables élaborées utilisées	59
3.2.3	Estimation des flux de GES dans le bilan de C	60
3.2.4	Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	65
3.2.5	Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	65
3.2.6	Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	66
3.3	Résultats	68
3.3.1	Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	68
3.3.2	Estimation des flux de GES	75
3.3.3	Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	84
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	89
3.4	Discussion	95
3.4.1	Modèles à l'échelle de l'écosystème	96
3.4.2	Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	98
3.4.3	Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	103
3.4.4	Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	104
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	109
4.1	Introduction	110
4.2	Procédure expérimentale	112
4.2.1	Expérimentation I	115
4.2.2	Expérimentation II	116
4.3	Résultats	116
4.3.1	Expérimentation I	116
4.3.2	Expérimentation II	123
4.3.3	Comparaison des deux expérimentations	128
4.4	Discussion	131
4.4.1	Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain .	131
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz .	132
4.4.3	Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de GES .	135
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème	137
5.1	Préambule	138
5.2	Introduction	139
5.2.1	Study sites	141
5.2.2	Data acquisition	141
5.2.3	Data synchronisation	142
5.2.4	Sensitivity of ER to temperature	142
5.2.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	143
5.2.6	Physico-chemical characterisation of the peat	144
5.3	Results	144
5.3.1	Air temperature and ER variability	144
5.3.2	ER and soil temperature synchronisation	145
5.3.3	Model implementation	147
5.3.4	ER and temperature relationship	149

5.3.5	Q_{10} evolution	151
5.3.6	Daytime and nighttime differences	151
5.3.7	Peat characterisation	151
5.4	Discussion	154
5.4.1	ER differences between sites	154
5.4.2	Time-delay between temperature and ER	155
5.4.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	156
5.4.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements .	157
5.4.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation . .	157
5.5	Conclusions	158
	Conclusions et perspectives	159
	Références bibliographiques	169
	Index	183
	Annexes	185
A	Photos supplémentaires	186
B	protocole végétation	186
C	package m70r	189
D	Résultats des ACP	190
D.1	ACP des flux de CO ₂ et des facteurs contrôlants (sans CH ₄) .	190
D.2	ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH ₄)	190
E	Le projet CARBIODIV	190
F	Calibrations flux de GES et facteurs contrôlant	190
G	Cartes des flux par placettes	194
G.1	PPB	194
G.2	RE	195
H	Tableau modélisation par groupe de végétation	196
I	Tableau de données bibliographiques	198

LISTE DES FIGURES

1.1	Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013c)	15
1.4	Nombre d'initiation de tourbières dans l'hémisphère nord, pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006).	15
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 ^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95 ^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012) dans Christensen <i>et al.</i> (2013).	20
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	22
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère	23
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	28
1.9	Productivités moyennes des espèces de sphagnes en g m ⁻² an ⁻¹ . Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après Gunnarsson (2005)	30
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35

1.11 Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillée dans l'annexe I. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	36
2.1 Localisation des sites d'études appartenant au SNOT	40
2.2 Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)	42
2.3 Végétation présente sur le site de La Guette et suivie lors des campagnes de mesure.	43
2.4 Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	44
2.5 Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	44
2.6 Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014 . .	44
2.7 Mesures de CO_2	48
2.8 SPIRIT	49
3.1 Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.	56
3.2 Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/	62
3.3 Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	67
3.4 Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).	68
3.5 Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015, Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le composent	69
3.6 Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air (Tair) et du sol à $-5, -30, -50$ et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurées dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015	69
3.7 Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.	71
3.8 Variabilité temporelle des flux de CO_2 moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.	72
3.9 Évolution des flux de CH_4 moyens sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard.	73
3.10 Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en °C)	74

3.11 Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E)).	76
3.12 Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E).	78
3.13 Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E)). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e).	81
3.14 Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c et f, annexe E)).	81
3.15 Évolution du R^2 de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.	82
3.16 Calibration des flux de CH ₄ avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphe d, e et f).	83
3.17 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	84
3.18 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	85
3.19 Flux de CO ₂ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	86
3.20 Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet <i>et al.</i> (2013).	88
3.21 Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème	89

3.22 Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représentent la déviation standard.	91
3.23 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette (N=20). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	93
3.24 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette (N=17). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	94
3.25 Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)	95
3.26 Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	98
3.27 Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	99
3.28 Relation entre les flux de CH ₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).	101
3.29 Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	103
3.30 Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.	105
3.31 Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe 5 recense les références utilisées.	107
4.1 Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire : 6 témoins et 6 traités, avec des dispositifs pour intercepter la pluie (en bas).	113
4.2 Expérimentation I : Évolution de la moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	119

4.3	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	120
4.4	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.	121
4.5	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation II. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.	124
4.6	Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	125
4.7	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	126
4.8	Relations entre les flux de GES, CH ₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.	129
4.9	Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a * \exp(b * Température)$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH ₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentations (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.	130
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	146
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	147
5.3	Profile of R ² and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.	150
5.4	Profile of Q ₁₀ with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	152
5.5	Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 - NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 - S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).	153

5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par les modèle RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.	166
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	186
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	187
9	Scanne des feuilles	187
10	Calibration de la biomasse herbacées pour <i>molinia Caerulea</i> (a), pour <i>eriophorum</i> (b) et de la surface de feuille pour <i>molinia Caerulea</i> (c), pour <i>eriophorum</i> (d) en fonction de la hauteur	188
11	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO ₂	189
12	Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	191
13	Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	192
14	Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à gauche la distribution des résidus.	193
15	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle PPB-2	194
16	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-1	195
17	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-3	195

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	16
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	18
3.1	Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement sont réalisées sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement sont réalisées par la station météorologique (1 seul point).	58
3.2	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	79
3.3	Cumul annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.	86
3.4	Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan	87
3.5	Cumul des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)	91
3.6	Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avec différentes combinaisons de modèles. La dernière colonne représente de bilan de CO_2 à l'échelle de l'écosystème.	92
4.1	Effet d'une baisse du niveau de la nappe d'eau (assèchement) dans les tourbières sur les flux de CO_2 . Les flèches rouges montantes décrivent une augmentation du flux et les flèches bleues une diminution.	111
4.2	Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour s'équilibrer avec leur nouvel environnement.	114
5.1	R^2 and NRMSE profile with depth for models using non-synchronised and synchronised data and for the three equations (linear : lin, exponential : exp, arrhenius : arr).	148

5.2	Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, Φ_T , Φ_R , Φ_E respectively in $m^3.m^{-3}$, solid peat volumic fraction in $m^3.m^{-3}$ and the bulk density (Bd) in $g.cm^{-3}$	154
3	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	196
4	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de PPB par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	197
5	Références et données utilisés. La colonne « Année » se réfère aux années de mesure, les flux (ENE, RE, PPB, CH ₄ , COD, BCNE) sont exprimés en gC m ⁻² an ⁻¹ . La colonne « Classif » décrit le type de tourbière (Haut-marais : bog ou Bas-marais : fen). La colonne « Manag. » décrit une éventuelle utilisation du site. Les colonnes « TMA » et « PMA » correspondent respectivement aux températures moyennes annuelles et aux précipitation moyennes annuelles. Les latitudes et longitudes (colonne « Lat/Lon ») sont exprimés en degrés décimaux	198



REMERCIEMENTS

Fatima, Christophe, Sébastien Franck, Fabien Marielle Emélie, Étienne, Zi, Tianyi, Sarah, Paul, Xiaole, Guillaume Frédéric Stéphane Gilles Catherine, Catherine, Marie-Noëlle, Olivier

¹

²

INTRODUCTION

3 Vers 1610, Jan Baptist Van Helmont, chimiste, physiologiste et médecin, découvre
4 le dioxyde de carbone (CO_2) qu'il nomme « gaz sylvestre¹ » (Philippe de Souabe-
5 Zyriane, 1988). À cette époque pré-industrielle (avant 1800), les concentrations en
6 CO_2 sont estimées à 280 ppm² (Siegenthaler et Oeschger, 1987). En 1957, Charles
7 David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise pour la première fois un
8 analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration de CO_2 de l'atmosphère
9 dans l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence importante de ses mesures
10 lui permirent de mettre en évidence pour la première fois les variations journalières et
11 saisonnières des concentrations en CO_2 atmosphérique, et d'évaluer également à plus
12 long terme leur tendance à la hausse (Harris, 2010). Depuis l'époque pré-industrielle
13 les concentrations en CO_2 ont en effet légèrement augmenté et sont alors estimées à
14 315 ppm environ. (Pales et Keeling, 1965). Ce constat a probablement joué un rôle dans
15 la prise de conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de
16 l'étude du changement climatique et plus largement des changements globaux. En 2013,
17 le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC) a publié
18 son 5^e rapport sur le changement climatique qui souligne l'importance des émissions de
19 Gaz à Effet de Serre (GES) dans le changement climatique (Stocker *et al.*, 2013). Au
20 printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm a été dépassée dans tout l'hémisphère
21 nord selon un communiqué de l'Organisation Météorologique Mondiale (http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_991_fr.html).
22

23 À l'échelle globale, l'humanité, par la consommation des combustibles fossiles et
24 par la production de ciment, émet dans l'atmosphère environ $7,8 \text{ PgC an}^{-1}$ ³ (Ciais
25 *et al.*, 2014). Les flux « naturels » entre l'atmosphère et la biosphère sont d'un ordre de
26 grandeur supérieur : 98 et 123 PgC an^{-1} respectivement, pour la respiration (CO_2 et
27 CH_4 principalement) et la photosynthèse au sens large (Bond-Lamberty et Thomson,
28 2010; Beer *et al.*, 2010). L'importance de ces flux renforce la nécessité de les comprendre
29 et si possible de les prédire, car une modification de leur dynamique même faible

1. Ce nom vient du fait que ce gaz était identifié comme provenant, entre autres, de la combustion du charbon

2. Partie par million

3. PgC : 10^{15} grammes de carbone

30 pourrait avoir des conséquences importantes. Les flux de carbone entre les écosystèmes
31 naturels et l'atmosphère sont importants et les sols stockent entre 1500 et 2000 PgC
32 qu'il faut mettre en perspective avec les 750 à 800 PgC stockés dans l'atmosphère.

33 Parmi les écosystèmes terrestres naturels, les **tourbières** sont les plus efficaces
34 dans le stockage du carbone. Ce fonctionnement naturel en **puits de carbone** est
35 la conséquence de conditions de saturation en eau importante du milieu, empêchant
36 la dégradation des matières organiques (majoritairement constituées de carbone) qui
37 se stockent sous forme de tourbe. Ce stock est estimé entre **270 et 455 PgC**, ce qui
38 représente **10 à 25 % du carbone stocké dans les sols mondiaux** alors que ces
39 écosystèmes ne représentent que **2 à 3 % des terres émergées**. La concentration de ce
40 stock sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord, où sont localisées la majorité des
41 tourbières, rend incertain son devenir. En effet ce sont dans ces zones que sont attendus
42 les changements climatiques les plus importants ([Ciais et al., 2014](#)). La pérennité de
43 ces écosystèmes est également fragilisée par les nombreuses perturbations anthropiques
44 qu'ils subissent ou qu'ils ont subis. Longtemps considérés comme néfastes et imprévisibles
45 à la culture, une grande partie des tourbières ont été drainées pour être exploitées : la
46 tourbe a été utilisée comme combustible ou comme substrat horticole, les tourbières
47 comme terres agricoles ou sylvicoles.

48 Autrefois étudiées pour les propriétés combustibles de la tourbe, les tourbières sont
49 aujourd'hui principalement étudiées afin de comprendre leur fonctionnement et l'effet
50 des perturbations climatiques et anthropiques sur ce fonctionnement, notamment par
51 rapport à leur fonction de puits de carbone. La variabilité de ces écosystèmes rend la
52 prédiction de leurs comportements délicate et aujourd'hui malgré leur importance ces
53 écosystèmes ne sont pas pris en compte dans les modèles globaux. Le dernier rapport du
54 GIEC note ainsi que si les connaissances ont avancé, de nombreux processus ayant trait
55 à la décomposition de la matière organique des sols sont toujours absents des modèles
56 notamment en ce qui concerne le carbone des zones humides boréales et tropicales et des
57 tourbières ([Ciais et al., 2014](#)). Plus spécifiquement, si les facteurs de contrôle principaux
58 des émissions de carbone dans ces écosystèmes sont connus : la température, le niveau

59 de la nappe d'eau, la végétation, leurs variations et co-variations ne font pas consensus.

60 **Le rôle des variations du niveau de la nappe d'eau**, particulièrement l'effet du

61 sens de ces variations et leur intensité sur les flux de GES, restent à comprendre. Tout

62 comme **l'effet des communautés végétales** et de leur changements, comme par

63 exemple l'envahissement d'une tourbière par une végétation vasculaire. Pour mieux

64 comprendre ces écosystèmes, à différentes échelles, l'investigation est donc nécessaire

65 pour estimer leurs comportements face aux changements qu'ils subissent et vont subir.

66 Objectifs du travail

67 Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la varia-

68 bilité spatio-temporelle des flux et des variables environnementales qui pourraient les

69 conditionner (ii) de déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent le fonc-

70 tionnement comme puits ou source de carbone de cet écosystème notamment l'effet

71 du niveau de la nappe sur les émissions lors de cycles de dessiccations réhumectations,

72 et (iii) d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La Guette. Pour ce faire une

73 approche axée sur **l'observation** et **l'expérimentation** a été mise en oeuvre :

- 74 — Dans un premier temps, un suivi de la tourbière de La Guette a été mis en
- 75 place, sur deux années, permettant d'évaluer les flux de GES (CO_2 et CH_4) et
- 76 d'étudier leurs variations saisonnières et spatiales sur l'ensemble de l'écosystème.
- 77 Ces estimations de flux ont ensuite pu être utilisées pour estimer le bilan de
- 78 carbone de la tourbière.
- 79 — Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le
- 80 terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particu-
- 81 lièrement lors de cycles de dessiccation-réhumectations.
- 82 — Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé
- 83 afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO_2
- 84 entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de
- 85 la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.
- 86 Le document est structuré de la façon suivante :

- 87 — Le premier chapitre pose le contexte bibliographique dans lequel s'inscrit ce
88 travail. Il se découpe en trois parties ; la première définit les terminologies et les
89 concepts principaux employés dans le manuscrit. La seconde précise l'état des
90 connaissances sur les tourbières vis à vis des flux de carbone. Enfin la troisième
91 partie replace ce travail au sein du contexte précédemment établi.
- 92 — Le deuxième chapitre décrit les sites d'études et les méthodes et matériels em-
93 ployés dans ces travaux.
- 94 — Le troisième chapitre présente la variabilité spatio-temporelle des flux et l'esti-
95 mation du bilan de carbone de la tourbière de La Guette.
- 96 — Le quatrième chapitre décrit l'effet de cycles de dessication/ré-humectation sur
97 les flux de GES en mésocosmes.
- 98 — Le cinquième chapitre se concentre sur des aspects méthodologiques en ce qui
99 concerne la respiration à l'échelle journalière, plus spécifiquement la prise en
100 compte du temps de latence entre la vague de chaleur et les flux, et la différence
101 entre les mesures faites le jour et la nuit.
- 102 — Enfin la dernière partie du document présente la synthèse et l'interprétation des
103 résultats obtenus, ainsi que les perspectives de ce travail.

104 CHAPITRE 1

105 

106

107

108 **SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE**

107	1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
108	1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
109	1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
110	1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	17
111	1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	21
112	1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières	21
113	1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	27
114	1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	34
115		
116		
117		

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

118 La première partie de ce chapitre traite des tourbières de façon générale : Que
119 sont ces écosystèmes ? Quelle terminologie y est associée ? Comment se forment-ils ?
120 Quelle est leur extension ? Quelles sont les perturbations qu'ils subissent ? La seconde
121 partie décrit plus spécifiquement les tourbières à travers le prisme des flux de carbone,
122 principalement gazeux : Quels sont les liens entre la structure et le fonctionnement
123 des tourbières et les flux de carbone ? Quels sont les facteurs qui contrôlent ces flux ?
124 Quel est l'état des connaissances quant à l'estimation des bilans de carbone dans ces
125 écosystèmes ?

126 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

127 Les tourbières sont des écosystèmes particulièrement liés au cycle du carbone. En
128 effet le carbone y est stocké de façon considérable grâce à un fonctionnement naturel
129 propice à cette accumulation. Ce lien est d'ailleurs d'une importance telle qu'il fait
130 partie intégrante de leurs définitions.

131 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

132 Définitions

133 Les tourbières font partie d'un ensemble d'écosystèmes plus large que l'on appelle
134 les zones humides (*wetlands*). Ces zones humides ne sont ni des écosystèmes terrestres
135 au sens strict, ni des écosystèmes aquatiques. Elles sont à la frontière entre ces deux
136 mondes et sont caractérisées par un niveau de nappe élevé, proche de la surface du
137 sol, voire au dessus. Cette omniprésence de l'eau joue sur l'aération du sol et module
138 ainsi la disponibilité en oxygène. Les zones humides ont été définies en 1971, lors de la
139 convention de RAMSAR¹ de la façon suivante :

1. La convention de RAMSAR est un traité international visant à la conservation et l'utilisation rationnelle des zones humides.

ZONE HUMIDE :

«les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes ², de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres.»

(Ramsar, 1987)

141 Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les
 142 marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont
 143 des écosystèmes majoritairement continentaux (par opposition aux écosystèmes cô-
 144 tiers comme les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones
 145 humides, un niveau de nappe d'eau élevé, conséquence d'un bilan hydrique positif, et
 146 donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le développement de communautés
 147 microbiennes et végétales spécifiques, adaptées aux milieux humides ou inondés.

148 Les tourbières représentent 50 à 70 % des zones humides Joosten et Clarke (2002).
 149 Leur définition est variable selon les régions. Deux définitions sont régulièrement utili-
 150 sées :

TOURBIÈRE :

Écosystème, avec ou sans végétation, possédant au moins 30 cm de tourbe
 151 naturellement accumulée.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

152 Cette première définition correspond au *peatland* anglo-saxon. L'épaisseur de tourbe
 153 accolée à cette définition peut varier selon le pays, elle est par exemple établie à 40 cm
 154 au Canada (National Wetlands Working Group, 1997). Une autre définition existe :

TOURBIÈRE ACTIVE :

Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur topographique

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

156 Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-
157 çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrière ces deux définitions se
158 chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut,
159 par exemple, avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être
160 active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à
161 30 cm malgré un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux peut
162 d'ailleurs contenir à la fois des zones qui correspondent à la première définition et
163 d'autres à la seconde. Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des éco-
164 systèmes contenant ou des écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est-ce que la
165 tourbe ?

TOURBE :

166 «Accumulation sédentaire³ de matériel composé d'au moins 30 % (matière
sèche) de matières organiques mortes.»

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

167 Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
168 organique (histosol) au sens large, dans lesquel est classée la majorité des sols tourbeux
169 (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre sols
170 organiques et tourbes avec un seuil à 75 % (Andrejko *et al.*, 1983) ou 80 % (Landva
171 *et al.*, 1983). Il est également nécessaire de préciser qu'au delà de la classification uti-
172 lisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement 80 %
173 de matières organiques au minimum (Rydin et Jeglum, 2013b). Ce processus de forma-
174 tion est appelé la tourbification ou turfigénèse et les matières organiques accumulées
175 proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques de la
176 façon suivante :

3. Joosten et Clarke (2002) distinguent sédimentaire de sédentaire dans le sens où dans le premier cas la matière migre (dans la colonne d'eau par exemple) entre la zone où elle est produite et la zone où elle est stockée, ce qui n'est pas le cas pour le second cas où ces zones sont confondues.

MATIÈRES ORGANIQUES :

Matières constituées d'un assemblage d'éléments ayant une ou plusieurs liaison C–H formant de nombreux composés organiques dont des carbohydrate (sucres, cellulose . . .), des composés azotés (protéines, acides aminés . . .) et phénoliques (lignine . . .), des lipides (cires, résines, . . .) et d'autres⁴.

¹⁷⁸ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁷⁹ L'hétérogénéité des définitions ajoutée aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁸⁰ certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁸¹ tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par
¹⁸² l'ensemble des tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface
¹⁸³ correspond à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre
¹⁸⁴ elles sont situées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et
¹⁸⁵ sub-boréales ([Strack, 2008](#) et figure 1.1). Ce travail sera focalisé sur ces écosystèmes
¹⁸⁶ caractérisés par la présence importante de sphaignes. Les sphaignes sont des bryo-
¹⁸⁷ phytes⁵ de la famille des *Sphagnaceae*. Les tourbières des forêts tropicales ne seront
¹⁸⁸ donc pas considérées. Ces dernières ayant un fonctionnement spécifique, en effet malgré
¹⁸⁹ des températures importantes, elle maintiennent un bilan hydrique positif grâce à des
¹⁹⁰ précipitations très importantes ([Chimner et Ewel, 2005](#)).

¹⁹¹ La formation des tourbières

¹⁹² Pour former une tourbière il faut la réunion de deux conditions majeures : un bilan
¹⁹³ hydrique positif (permettant de maintenir un niveau de nappe élevé et une anaérobie
¹⁹⁴ importante du milieu), et une décomposition des litières végétales plus lente que sa
¹⁹⁵ production. Ces deux conditions sont réunies dans les deux processus de formation des

4. Cette définition, utile pour définir simplement les matières organiques, est cependant limitée car elle inclut des composés traditionnellement considérés comme minéraux (le graphite) et en exclut d'autres considérés comme organiques (acide oxalique) (Liste de diffusion ResMO (Réseau Matières Organiques http://www6.inra.fr/reseau_matieres_organiques)).

5. Les bryophytes sont des végétaux caractérisés par un système vasculaire absent. Ces plantes n'ont pas de racines mais des rhizoïdes. On les appelle communément des mousses.

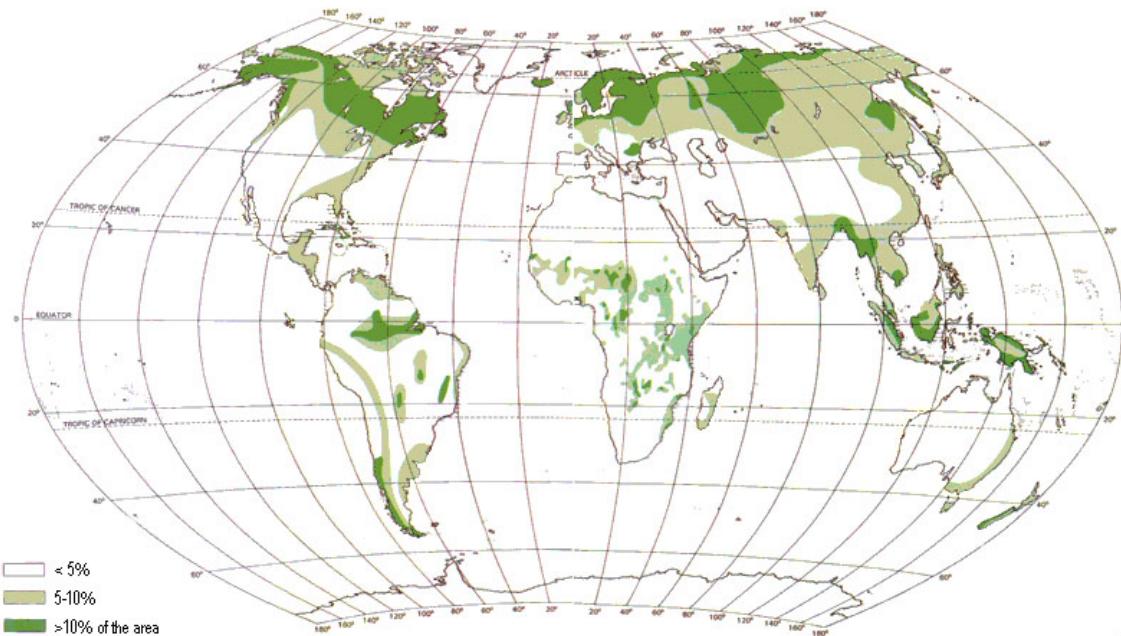


FIGURE 1.1 – Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.

196 tourbières généralement distingués : L'atterrissement et la paludification (Figure 1.2).
197 Il s'agit pour le premier du comblement progressif d'une zone d'eau stagnante (Fi-
198 gure 1.2). Ce comblement est généralement lié à l'action combinée d'apports exogènes
199 et d'une végétation colonisant les eaux en formant des tremblants⁶. La paludification
200 est la formation de tourbe directement sur un sol minéral, grâce à des conditions d'hu-
201 midité importante dans des zones peu perméables et topographiquement favorables
202 (dépressions). Ces modes de formation ne sont pas mutuellement exclusifs : une tour-
203 bière peut être le siège de l'un ou l'autre des processus, ou des deux, selon la zone
204 spatiale ou la période de temps considérée.

205 Classifications et terminologies

206 Selon les disciplines, différentes classifications sont utilisées pour différencier ces
207 tourbières à sphaignes. La plus générale et la plus utilisée dans la littérature distingue
208 les tourbières dite hautes, ou de haut-marais *bog*, et les tourbières basses, ou de bas-
209 marais *fen*. Ces deux catégories doivent davantage être vues comme un continuum
210 plutôt qu'une séparation franche.

6. Radeau végétal, composé de végétation vivante et de débris qui peuvent masquer la surface de l'eau

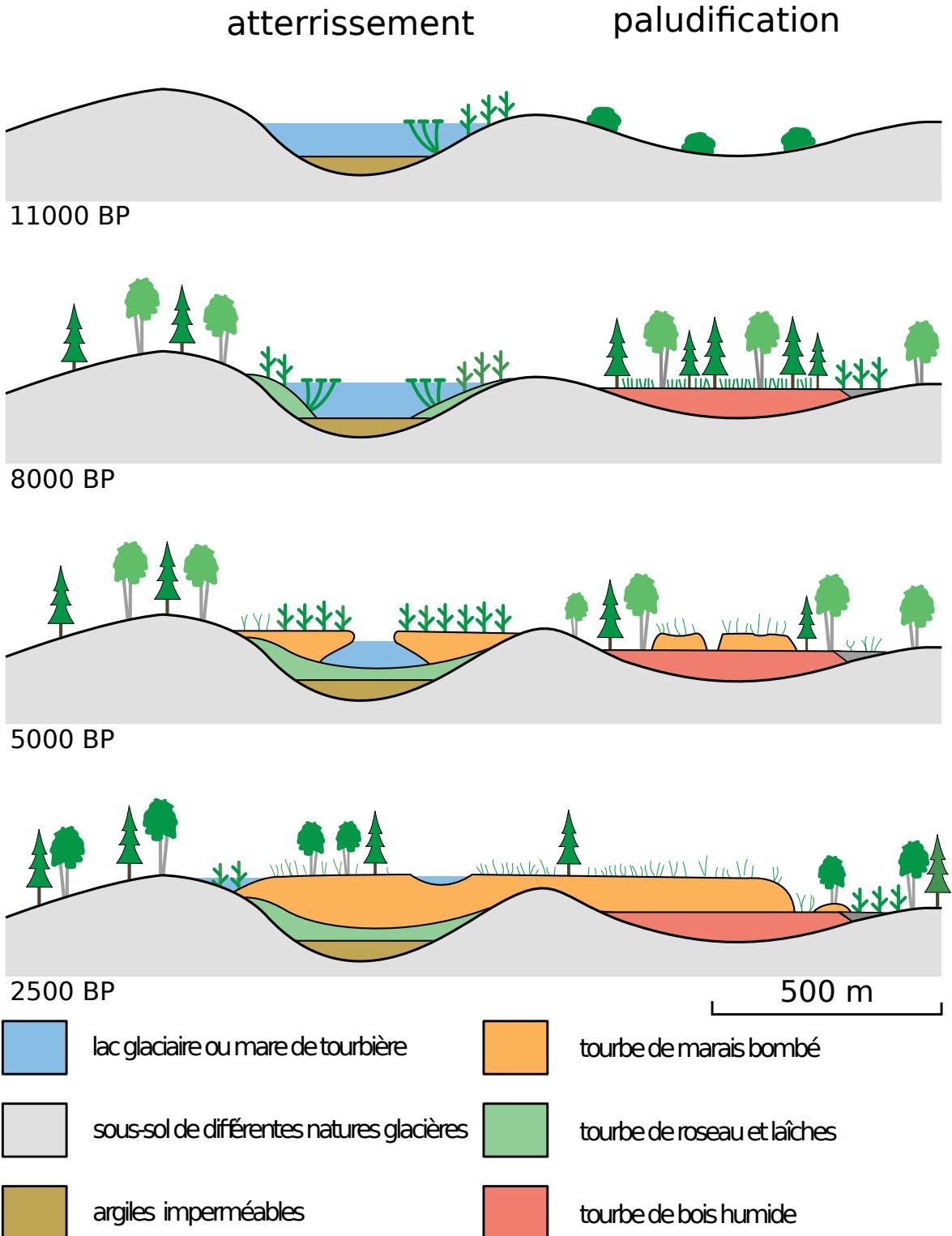


FIGURE 1.2 – Processus de formation des tourbières, à gauche l’atterrissement et à droite la paludification. Modifié d’après Manneville (1999)

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

211 Les tourbières de haut-marais sont alimentées principalement par les précipitations :
212 elles sont dites ombratrophes. Leur surface parfois bombée (tourbières élevées ou bom-
213 bées) peut également être plate ou en pente. Cette géométrie situe une partie au moins
214 de l'écosystème au dessus du niveau de la nappe. Elles ont une concentration en nutri-
215 ments relativement faible (oligotrophes) et renferment des eaux acides dont le pH est
216 compris entre 3.5 et 4.2. Les végétations dominantes sont constituées de sphagnes, de
217 linaigrettes, et de petits arbustes. ([Francez, 2000](#); [Rydin et Jeglum, 2013c](#)).

218 Les tourbières de bas-marais sont alimentées en eau par des nappes souterraines ou
219 des eaux de ruissellement : elles sont dites minérotrophes. Elles ont généralement un
220 niveau de nappe très proche de la surface du sol et sont généralement de forme concave
221 ou en pente. Elles sont riches en nutriments (notamment en azote et phosphore) et le pH
222 de leurs eaux de surface varie de 4 à 8. Les végétations dominantes de ces écosystèmes
223 peuvent être des bryophytes, des graminées ou des arbustes bas ([Rydin et Jeglum,](#)
224 [2013c](#)).

225 Au sein de ces écosystèmes la topographie est fortement variable et fait l'objet
226 d'une terminologie particulière : on parle de buttes (*hummock*) pour désigner des sur-
227 élévations topographiques, de gouilles (*hollow*) pour les dépressions et de replats (*lawn*)
228 pour les zones entre les deux (Figure 1.3). Ces différences micro-topographiques en-
229 traînent des différences de composition végétale, ainsi certaines espèces de sphagnes
230 se développent préférentiellement sur les buttes (*Sphagnum fuscum*) et d'autres dans
231 les gouilles (*Sphagnum cuspidatum*).

232 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

233 Fonction puits de carbone

234 Par définition les tourbières stockent ou ont stocké du carbone. Cette fonction puits
235 de carbone rend ces écosystèmes importants vis-à-vis des changements globaux malgré
236 la faible surface qu'ils représentent (pour rappel 2 à 3 % des terres émergées). En effet
237 le carbone stocké dans les tourbières tempérées et boréales est estimé entre 270 et

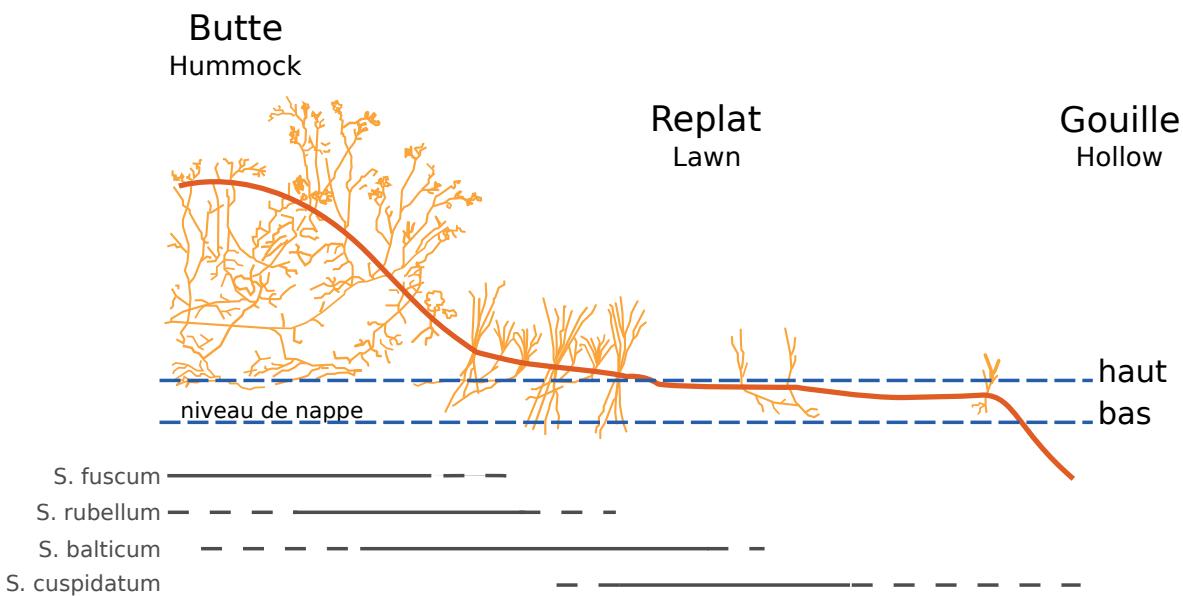


FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d’après Rydin et Jeglum (2013c)

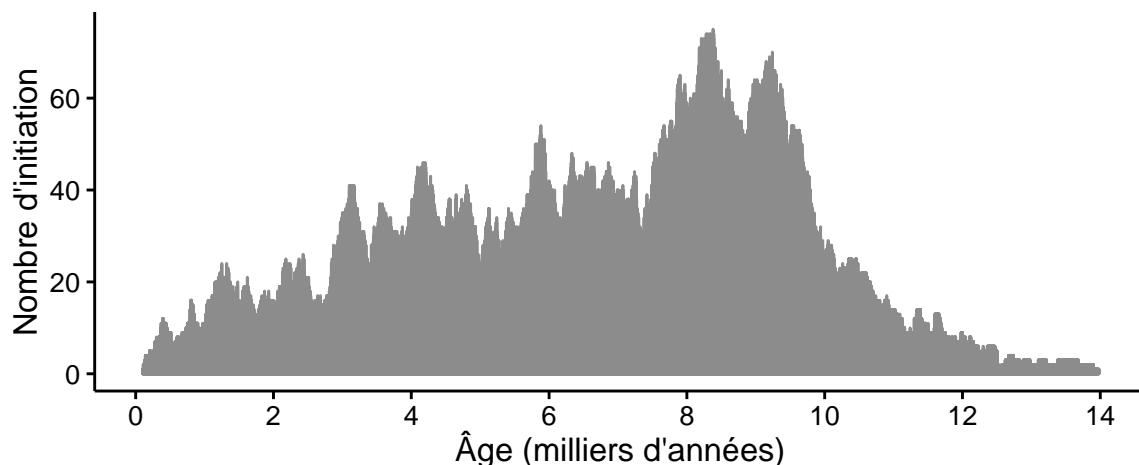


FIGURE 1.4 – Nombre d’initiation de tourbières dans l’hémisphère nord, pendant l’holocène. Modifié d’après (MacDonald *et al.*, 2006).

²³⁸ 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les sols et
²³⁹ entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage datant
²⁴⁰ des 10 derniers milliers d’années, l’holocène, période pendant laquelle s’est formée la
²⁴¹ majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010; MacDonald *et al.*, 2006) (Figure 1.4).

²⁴² L’accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé,
²⁴³ par photosynthèse, qu’émis par l’écosystème. La production végétale des tourbières
²⁴⁴ n’est pas particulièrement élevée (Huc, 1980) et n’explique pas l’accumulation du car-
²⁴⁵ bone. La décomposition des litières végétales est en revanche plus faible que dans
²⁴⁶ d’autres écosystèmes (Rydin et Jeglum, 2013c). Ceci est rendu possible par les niveaux

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

Compartiment	Stock (PgC)	Références
Tourbières	270 – 455	Gorham (1991); Turunen <i>et al.</i> (2002)
Végétation	450 – 650	Robert et Saugier (2003)
Sols	1500 – 2000	Post <i>et al.</i> (1982); Robert et Saugier (2003); Eswaran <i>et al.</i> (1993)
CO ₂ atmosphérique	750 – 800	Robert et Saugier (2003)
Permafrost	1700	Tarnocai <i>et al.</i> (2009)

247 de nappe élevés de ces écosystèmes, minimisant les processus de dégradation aérobie en
248 limitant l'accès à l'oxygène. Cet effet est de plus renforcé par la végétation spécifique
249 de ces écosystèmes, les sphaignes, qui produisent des litières difficilement dégradables,
250 dites récalcitrantes, par rapport à celles produites par les végétaux vasculaires (Hobbie,
251 1996; Liu *et al.*, 2000; Bragazza *et al.*, 2007).

252 Végétation et biodiversité des tourbières

253 Les sphaignes sont la végétation caractéristique des tourbières. Ce sont des espèces
254 dites ingénierues, capables de modifier l'environnement dans lequel elles se développent
255 dans le but d'obtenir un avantage compétitif sur les autres végétaux (Van Breemen,
256 1995). Les sphaignes sont notamment capables de capter les nutriments apportés par
257 les précipitations via leur capitulum ⁷ et donc avant que ceux-ci n'atteignent les racines
258 des plantes vasculaires (Malmer *et al.*, 1994; Svensson, 1995). Elles ont également la
259 capacité de stocker ces nutriments ce qui diminue encore ceux qui seront disponibles
260 dans le milieu (Rydin et Jeglum, 2013d). En plus de favoriser un environnement pauvre
261 en nutriment, les sphaignes promeuvent un environnement acide en abaissant le pH. Ces
262 contraintes (pauvreté en nutriments et acidité) défavorisent l'implantation d'espèces
263 peu tolérantes.

264 Malgré tout, ces écosystèmes sont le siège d'une biodiversité importante d'espèces
265 végétales adaptées à ces milieux. Parmi les plus répandues des gramoïdes (*Eriogonum*
266 spp., *Scirpus cespitosus*, *Rynchospora alba*, *Carex* spp.) des arbustes (*Erica*
267 *tetralix*, *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium* spp.) et bien d'autres en-

7. partie apicale de la plante

268 core

269 : des Carex (*lasiocarpa, rostrata*) des herbacées (*Molinia caerulea*) des Phragmites
270 (*Phragmites australis*) Joncs (*Juncus bulbosus*) et d'autres (?)

271 Autres fonctions environnementales

272 Les tourbières jouent également un rôle important vis-à-vis du cycle de l'eau. Elles
273 permettent par exemple de tamponner les effets d'une sécheresse ou d'une inondation
274 en fournissant un peu d'eau dans le premier cas et en retenant une partie des excédents
275 dans le second, régulant ainsi les écoulements d'eau (Joosten et Clarke, 2002; Parish
276 et al., 2008). Elles ont également un effet sur la qualité de l'eau notamment en filtrant
277 les matières en suspensions, en dégradant certains micro-polluants organiques et en
278 fixant des métaux et métalloïdes grâce à leur forte capacité d'échange cationique.

279 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

280 On définit les changements globaux comme l'ensemble des modifications environ-
281 nementales plus ou moins rapides, ayant lieu à l'échelle mondiale, quelle que soit leur
282 origine. Les deux contraintes développées dans cette partie sont la pression de l'homme :
283 contrainte anthropique, et celle du climat : contrainte climatique.

284 Les contraintes anthropiques

285 Les interactions entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières
286 en particulier remontent probablement à l'aube de l'humanité. Des chemins de rondins
287 néolithiques aux crannogs de l'époque romaine (Buckland, 1993), de grandes décou-
288 vertes archéologiques ont été faites dans les écosystèmes tourbeux témoins d'époques
289 révolues. L'utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt,
290 mais c'est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir
291 en terres agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant
292 une récolte industrialisée de la tourbe a développé son utilisation comme combustible.
293 Enfin depuis le milieu du 20^e siècle une part importante de ces écosystèmes a été drai-

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

Tableau 1.2 – Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).

Utilisation	Surface (km ²)	proportion (%)
Agriculture	250 000	50
Sylviculture	150 000	30
Extraction de tourbe	50 000	10
Urbanisation	20 000	5
Submersion	15 000	3
Pertes indirectes (érosion, ...)	5000	1
Total	490 000	100

294 née pour développer la sylviculture. Aujourd’hui l’exploitation principale de la tourbe
295 est liée à son utilisation comme substrat horticole (Lappalainen, 1996; Chapman *et al.*,
296 2003). Ces utilisations les ont fortement perturbées car elles nécessitent généralement
297 de drainer ces écosystèmes, notamment pour pouvoir y faire rouler des engins méca-
298 nisés. Aujourd’hui la surface de tourbières altérées est estimée à 490 000 km² environ,
299 principalement du fait de leur reconversion pour l’agriculture et la sylviculture (Joos-
300 ten et Clarke, 2002 et tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement
301 agricole, la surface des tourbières a été divisée par deux entre 1945 et 1998, passant de
302 1200 km² à 600 km² (Lappalainen, 1996; Manneville, 1999).

303 Le fonctionnement de ces écosystèmes a donc été et est encore perturbé par diffé-
304 rentes activités humaines. Leur importance est cependant reconnue et elles sont l’objet
305 de nombreuses actions de préservation et/ou de réhabilitation.

306 Les contraintes climatiques

307 Comme indiqué précédemment, le stock de carbone des tourbières s’est majori-
308 tairement constitué pendant l’Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
309 influencés par le climat, et leur développement n’a pas été linéaire sur les douze der-
310 niers milliers d’années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très
311 important au début de cette période (Smith *et al.*, 2004; MacDonald *et al.*, 2006; Yu
312 *et al.*, 2009). Plus particulièrement, entre 12 000 et 8000 ans on recense la plus grande
313 proportion d’initiation de tourbières (Figure 1.4). Cette période coïncide avec le maxi-

314 mum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud
315 qu'aujourd'hui (Kaufman *et al.*, 2004). Ce constat peut sembler paradoxal : en effet,
316 dans la littérature concernant les tourbières et le réchauffement climatique actuel, il est
317 craint que ces écosystèmes ne deviennent des sources de carbone. Cependant ces mêmes
318 auteurs qui ont montré cette relation entre le HTM et le développement important des
319 tourbières, ne préjugent pas de l'effet du réchauffement actuel. Notamment Jones et Yu
320 (2010) expliquent que pendant cette période de maximum thermique, il existe égale-
321 ment une saisonnalité très importante, avec des été chauds et des hivers froids, qui a dû
322 en minimisant la respiration hivernale de ces écosystèmes, jouer un rôle important dans
323 leur développement. Cette forte saisonnalité n'est pas attendue lors du réchauffement
324 actuel. L'effet estimé sous les hautes latitudes semble plus important pendant l'hiver
325 et l'automne, et tendrait donc à minimiser cette saisonnalité (Christensen *et al.*, 2007).
326 Les effets directs attendus du réchauffement sous les hautes latitudes à l'horizon 2100,
327 sont une augmentation des températures de 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à
328 6 °C dans les zones tempérées, ainsi qu'une augmentation probable des précipitations
329 (Figure 1.5). De façon plus indirecte est attendue la fonte du permafrost, l'augmenta-
330 tion de l'intensité et de la fréquence de feux et des changements dans le recouvrement
331 des communautés végétales (Christensen *et al.*, 2013; Frolking *et al.*, 2011).

332 Les tourbières, qui ont accumulé un stock de carbone important, sont donc soumises
333 à des contraintes fortes qu'elles soient anthropiques ou climatiques. Afin de mieux
334 comprendre le devenir de ce carbone, l'étude de ces écosystèmes, des flux de carbone
335 qu'ils échangent avec l'atmosphère, est une nécessité.

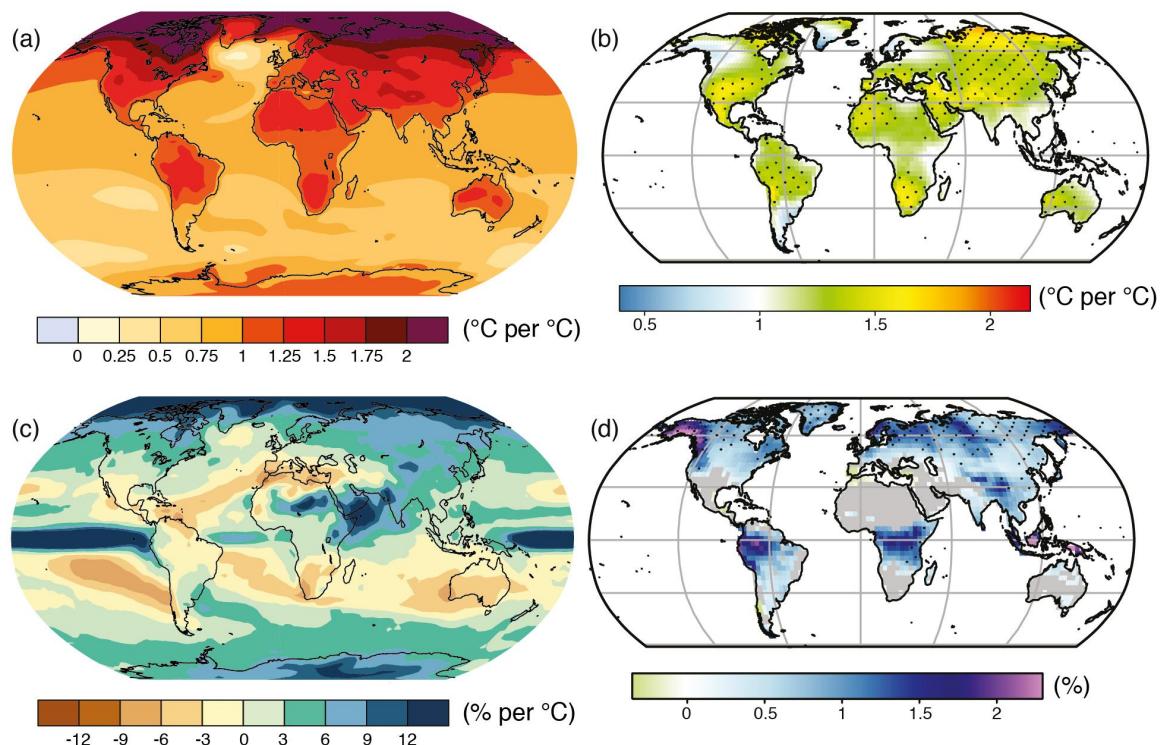


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012) dans Christensen *et al.* (2013).

336 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs 337 contrôlants

338 Cette partie décrit dans un premier temps les relations entre les GES (CO_2 et CH_4)
 339 et les tourbières, puis les facteurs qui contrôlent ces flux dans ces écosystèmes et enfin
 340 les bilans de carbone qui ont pu y être estimés.

341 1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières

342 Le CO_2 et le CH_4 dans l'atmosphère

343 Dans l'atmosphère le carbone est principalement présent sous forme de dioxyde de
 344 carbone (CO_2) et de méthane (CH_4). La concentration en CO_2 dans l'atmosphère fluc-
 345 tuait avant l'ère industrielle entre 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle
 346 sa concentration était de 280 ppm environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm
 347 aujourd'hui (moyenne annuelle en 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). Différents processus natu-
 348 rels permettent d'extraire du CO_2 de l'atmosphère : la photosynthèse, la dissolution du
 349 CO_2 dans l'océan⁸, les réactions avec les carbonates de calcium⁹ et enfin l'altération
 350 de silicate et les réactions avec le carbonate de calcium¹⁰. L'importance de ces pro-
 351 cessus varie selon l'échelle de temps considérée. Pour une émission de CO_2 idéalisé de
 352 100 PgC, 60 % de ce CO_2 sera extrait de l'atmosphère en un siècle par l'effet combiné
 353 de la photosynthèse et des océans, ce qui laisse 40 % de l'émission initiale dans l'atmo-
 354 sphère. À l'horizon 1000 ans 20 % de l'émission initiale sera toujours dans l'atmosphère
 355 et à 10 000 ans, 10 % ([Joos et al., 2013](#); [Ciais et al., 2014](#) et figure 1.6).

356 La concentration en CH_4 dans l'atmosphère est estimée à 350 ppb¹¹ il y a 18 000 ans
 357 environ lors de la dernière glaciation et à 720 ppb en 1750. En 2011 elle est estimée à

8. $\text{CO}_2 + \text{CO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons 2\text{HCO}_3^-$

9. $\text{CO}_2 + \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$

10. $\text{CO}_2 + \text{CaSiO}_3 \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2$

11. Partie par milliard (*part per billion* en anglais)

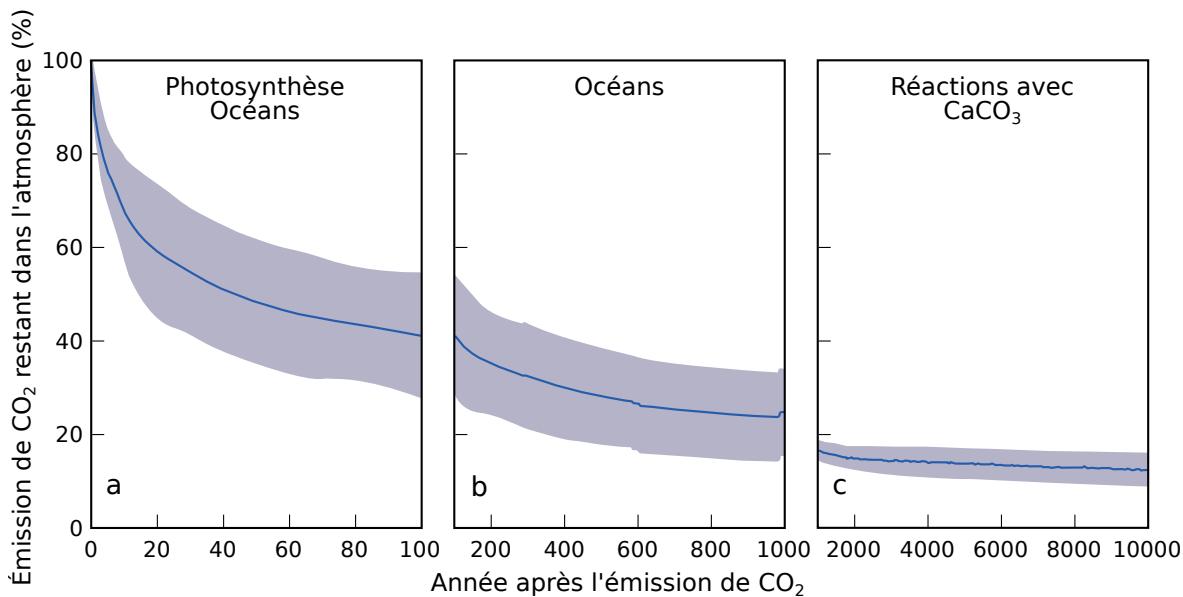


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

358 1800 ppb (Ciais *et al.*, 2014). À l'inverse du CO₂ sa durée de vie dans l'atmosphère est
 359 limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012). Cependant son
 360 potentiel de réchauffement global ¹² (PRG) est important notamment à court terme, 72
 361 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue et atteint 25 à l'horiz-
 362 on 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de CH₄ atmosphérique
 363 avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹ (Lelieveld *et al.*, 1998;
 364 Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014). Les tourbières de l'hémisphère nord
 365 émettent environ 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991).

366 À l'échelle globale et pour l'ensemble des flux, le stockage du C par les tourbières
 367 est estimé à 70 Tg an⁻¹ (Clymo *et al.*, 1998).

368 De l'atmosphère à l'écosystème

369 Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du
 370 carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait par le processus de photosynthèse, où le CO₂
 371 est assimilé dans la matière organique. Principalement par les végétaux vasculaires et
 372 les mousses, et éventuellement, bien que dans de moindres proportions, par des algues,

12. indice permettant de comparer le pouvoir de réchauffement des différents GES en donnant une équivalence par rapport au CO₂. Le PRG du CO₂ vaut donc 1 par définition.

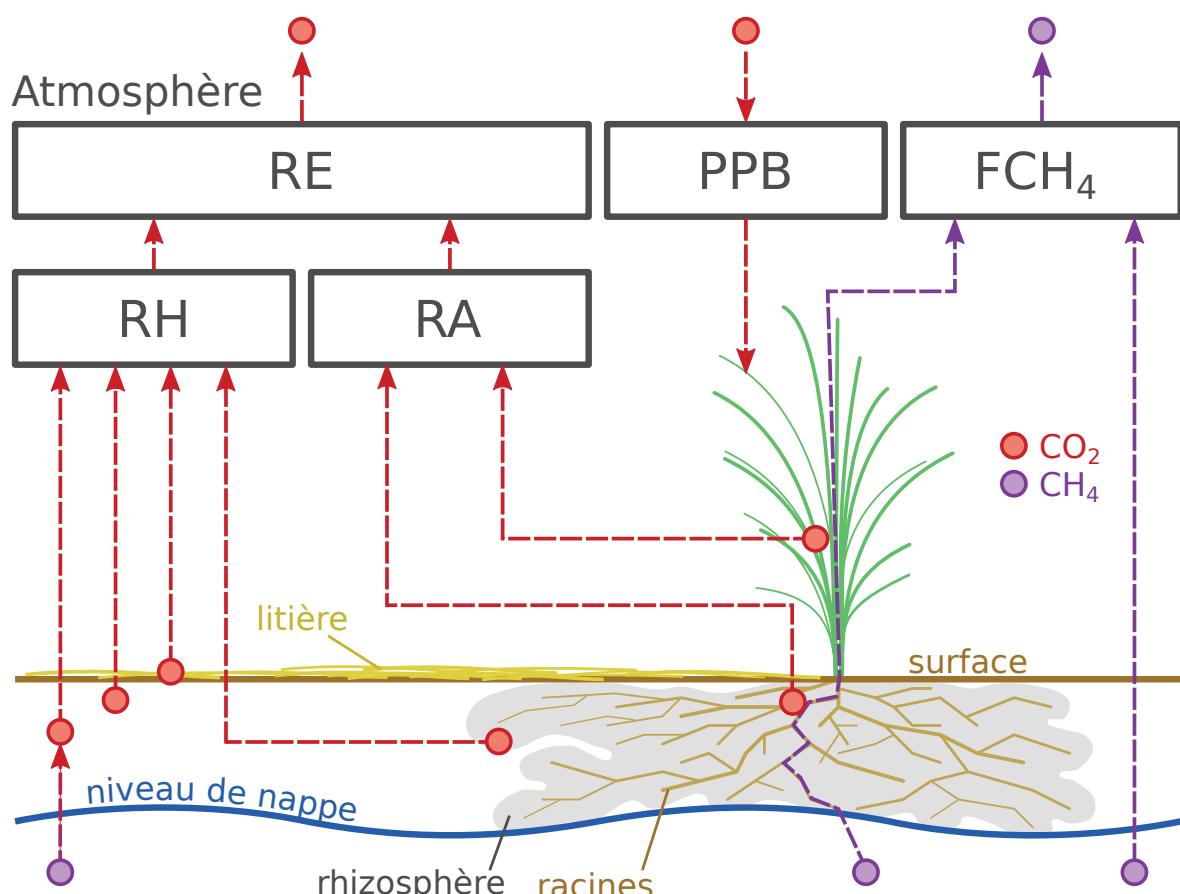
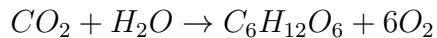


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

1.2. Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

373 des lichens ou des bactéries photosynthétiques (Girard *et al.*, 2011). On peut écrire la
374 réaction de photosynthèse de la façon suivante :



375 Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du CO₂¹³.

376 On définit la **Production Primaire Brute** (PPB), *Gross Primary Production*,
377 (*GPP*) comme :

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

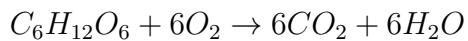
378 Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières
organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux
est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

379 Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à envi-
380 ron 500 gC m⁻²; la production de la strate muscinale pouvant atteindre 80 % (Francez,
381 2000). Les productions primaires dans les tourbière ne sont pas élevées (**Réf needed**).
382 C'est la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de
383 stocker du carbone. Du fait de la production élevée de CH₄ dans les tourbières, il n'y
384 a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers cet écosystème. 90 % du CH₄ présent
385 dans l'atmosphère est extrait via des réactions avec des radicaux hydroxyles ayant lieu
386 majoritairement dans la troposphère.

387 De l'écosystème à l'atmosphère

388 Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples.
389 D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO₂ et le CH₄ des molécules
390 de carbone organique volatiles. Le processus majeur de production de CO₂ se fait par
391 respiration qui, au niveau cellulaire, peut être écrit sous la forme :

13. Il existe d'autres voies métaboliques permettant la capture du CO₂ de l'atmosphère. Par exemple les micro-organismes chemolithotrophes sont capables d'assimiler le CO₂ en utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la chimiosynthèse, mais leur importance est négligeable.



392 Ce gaz est produit principalement par la respiration aérobie et minoritairement par
 393 les respirations anaérobies, par fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore
 394 par oxydation du CH₄ (Lai, 2009). Les principales sources d'émissions du CO₂ sont
 395 représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique la respiration est séparée
 396 en deux. D'un côté la respiration végétale (des feuilles, des tiges, des racines) que
 397 l'on appelle la **respiration autotrophe**¹⁴. De l'autre, rassemblé sous le terme de
 398 **respiration hétérotrophe**¹⁵, la respiration du sol, liée à l'excrétion d'xsudats par
 399 les racines, la décomposition des litières et des matières organiques par les micro-
 400 organismes et l'oxydation du CH₄ par les organismes méthanotrophes. L'ensemble de
 401 ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

402 Quantité de carbone émise sous forme de CO₂ par l'écosystème dans l'at-
 mosphère. Elle englobe la respiration autotrophe et hétérotrophe en in-
 cluant ses composantes aériennes et souterraines. Ce flux est exprimé en
 quantité de carbone par unité de surface et de temps.

403 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respi-
 404 ration du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion
 405 de la partie aérienne (Luo et Zhou, 2006a). Cependant, dans la littérature la respi-
 406 ration du sol peut parfois être assimilée à la respiration de l'écosystème (RE)(Raich et
 407 Schlesinger, 1992). Les études discriminant RS et RE montrent ainsi que dans des sols
 408 tourbeux, RS compte pour plus de 60 % de RE Lohila *et al.* (2003). La production de
 409 CO₂ est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe.
 410 Le transport du CO₂ produit se fait par diffusion suivant le gradient de concentration,
 411 fort dans le sol et plus faible dans l'atmosphère. C'est cette multitude de processus
 412 qui rend l'estimation de ce flux difficile. En effet chacune des respirations n'aura pas

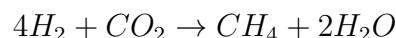
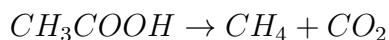
14. Production de matières organiques à l'aide de composés minéraux simples.

15. Production de matières organiques à partir de substrats organiques.

1.2. Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

413 la même sensibilité vis à vis de facteurs contrôlant.

414 Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone
415 anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH₄. Il est produit
416 par des *Archaea* méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau de la
417 nappe (Garcia *et al.*, 2000). En moyenne les flux de CH₄ mesurés dans les tourbières
418 s'étendent de 0 à plus de 0,96 µmol m⁻² s⁻¹, avec généralement des flux compris entre
419 0,0048 et 0,077 µmol m⁻² s⁻¹ (Blodau, 2002). Le CH₄ est principalement produit à
420 partir d'acétate (CH₃COOH) ou de dihydrogène (H₂) + CO₂, ces deux composés étant
421 dérivés de la décomposition préalable de matières organiques (Lai, 2009).



422 Le CH₄ produit est transporté dans l'atmosphère par diffusion, ébullition ou à travers
423 certaines plantes (Joabsson *et al.*, 1999; Colmer, 2003). Pendant son transport, le CH₄
424 peut être oxydé par des organismes méthanolotrophes. Cette transformation produit
425 tour à tour différents composés (méthanol, formaldéhyde, formate) aboutissant à la
426 production de CO₂ (Whalen et Peirce, 2005).



427 On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

428 Quantité de carbone émise sous forme de CH₄ par l'écosystème dans l'atmosphère, suite au bilan des processus le produisant et le dégradant. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

429 Au final, on peut noter que si le flux de carbone de l'atmosphère à l'écosystème
430 a pour source quasiment unique la réaction de photosynthèse des plantes, le flux de
431 carbone de l'écosystème vers l'atmosphère est multi-sources avec un nombre important
432 de réactions de respirations et de fermentations. La variabilité du premier flux résulte

433 majoritairement de la nature et la structure des communautés végétales et de leurs
434 sensibilités aux conditions environnementales. Celle du second flux est multiple et est
435 liée à la diversité des réactions permettant la dégradation des matières organiques et des
436 communautés végétales ou microbiennes impliquées, de leur sensibilité aux conditions
437 environnementales.

438 1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES

439 Dans cette partie seront décrits les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en
440 commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l'écosystème qui
441 nous intéresse plus particulièrement.

442 Les facteurs majeurs qui contrôlent les flux de carbone sont globalement connus.
443 Comme bon nombre de réactions biochimiques, les vitesses de réactions des processus
444 décrits précédemment sont fonction de la **température**. Cette relation a été mise en
445 évidence par un chimiste suédois en 1889, Svante August Arrhenius, sur la base de
446 travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus Henricus Van't Hoff. Le
447 **niveau de la nappe d'eau**, interface entre une zone oxique et une zone anoxique,
448 et la **teneur en eau du sol** vont également influencer sur ces flux. De même que
449 la végétation, que ce soit de façon directe, comme siège de la photosynthèse et de la
450 respiration autotrophe, ou indirecte en fournissant des nutriments via les exsudations
451 racinaires et les litières.

452 Facteurs contrôlant la photosynthèse

453 À l'échelle des espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la pho-
454 tosynthèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La
455 quantité de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement,
456 avant d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco¹⁶, nécessaire à la
457 fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente
458 initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante

16. ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

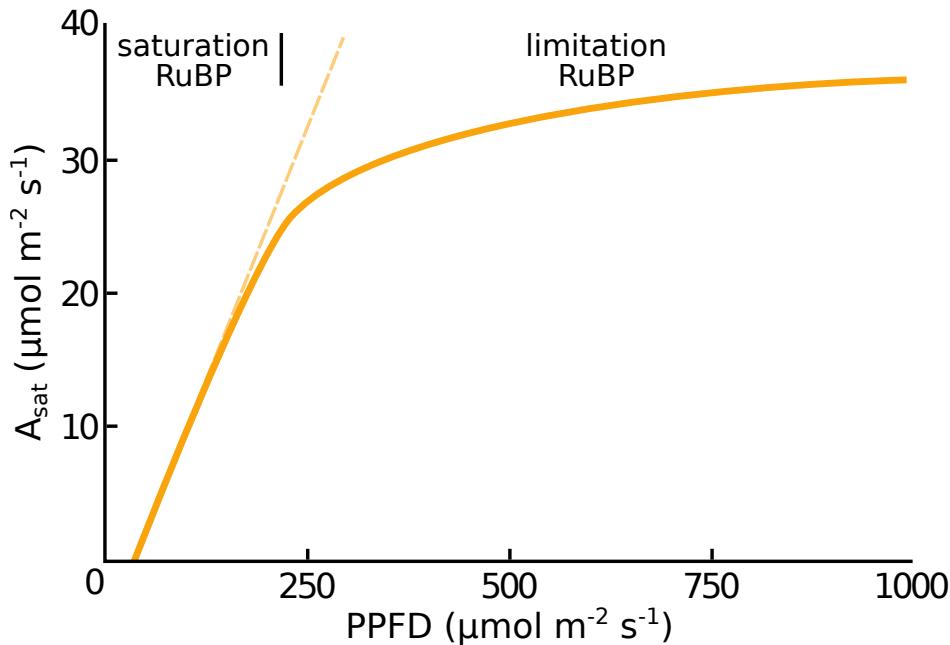


FIGURE 1.8 – todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)

en fonction de l'espèce végétale considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par une équation d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle, le niveau de l'eau va également influencer le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l'eau. Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces de sphagnes ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les gouilles est plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de re-végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montrent que différentes espèces de sphagnes se développent de façon optimale à différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est elle-même mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9). La productivité primaire varie également entre différentes communautés végétales : les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les graminées ou que les arbustes (Moore *et al.*, 2002 dans Rydin et Jeglum, 2013b).

Le niveau de la nappe d'eau et les propriétés physiques du sol contraignent également

476 ment la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint
477 généralement la surface du sol tant que le niveau de la nappe d'eau ne descend pas
478 en dessous de 30 à 40 cm de profondeur (Laiho, 2006). La hauteur du niveau d'eau va
479 influencer le développement des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau
480 élevé peut diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leurs racines alors
481 qu'il sera propice au développement de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau bas peut
482 faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des bryophytes
483 (**Réf needed**). Cette compétition entre espèces végétales peut déterminer l'évolution
484 à long terme des communautés et impacter la PPB. Gornall *et al.* (2011) montrent que
485 les effets des bryophytes sur le développement des plantes vasculaires sont en partie
486 positifs et en partie négatifs ; les effets négatifs étant de plus en plus prépondérants
487 quand l'épaisseur de la strate muscinale augmente. La composition des communautés
488 végétales va donc avoir un effet sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce
489 potentiel peut varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans
490 lesquelles il se trouve (Moore *et al.*, 2002).

491 À l'échelle de l'écosystème dans son ensemble la température, la végétation et le
492 niveau de l'eau, co-varient ce qui rend la discrimination de leurs effets respectifs diffi-
493 cile. L'effet d'une variation de température peut, selon l'échelle de temps considérée,
494 influencer le niveau de nappe et la végétation. Dans l'optique de discriminer l'effet de
495 chacun de ces facteurs, Munir *et al.* (2015) isolent l'effet de la température en utili-
496 sant des OTC¹⁷ (*Open Top Chamber*). Ils montrent que le réchauffement par les OTC
497 augmente la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent
498 les effets de variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. Cai
499 *et al.* (2010) ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches d'une
500 année augmentaient la PPB. Cependant l'effet du niveau de la nappe d'eau peut varier
501 selon le contexte : dans une étude sur les effets à long terme d'une variation du niveau
502 de la nappe, Ballantyne *et al.* (2014) montrent qu'une baisse du niveau de la nappe
503 entraîne une augmentation de la PPB en facilitant l'accès des plantes vasculaires à

17. OTC ou chambres à toit ouvert, ce sont des hexagones en polycarbonate permettant un rehaussement *in-situ* de la température moyenne de l'air.

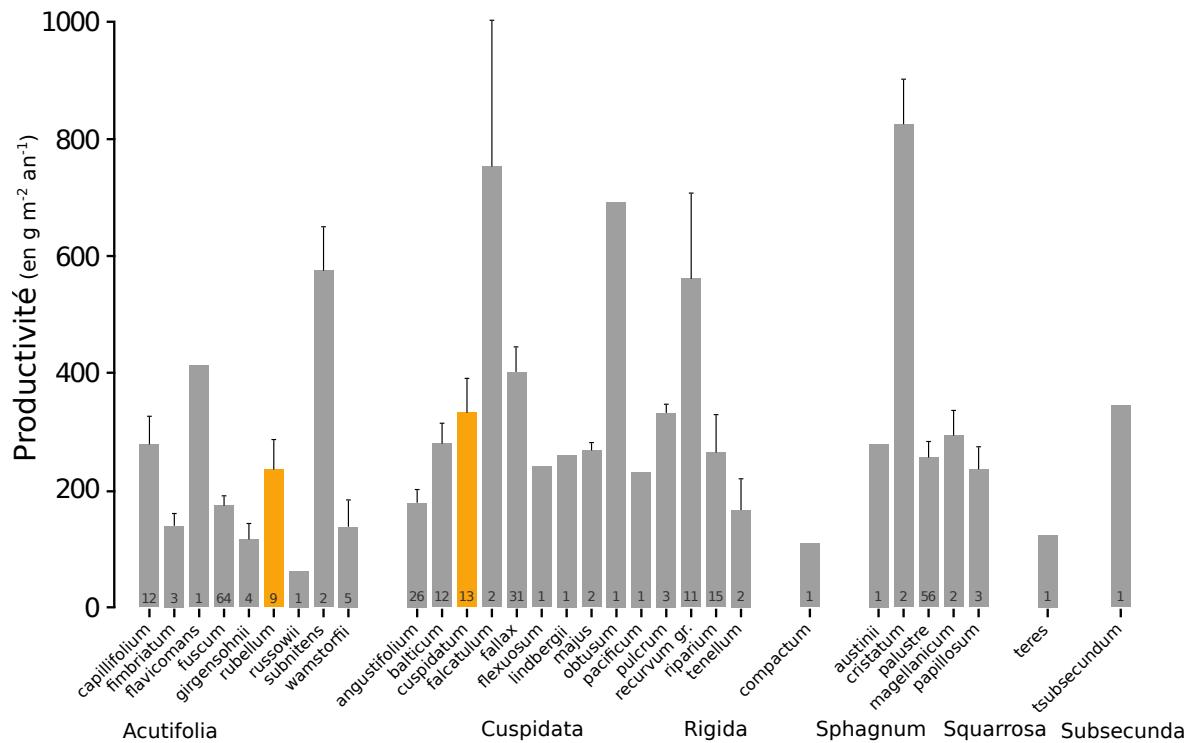


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphagnes en $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après Gunnarsson (2005)

504 l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement, un rehaussement du niveau de la nappe
 505 d'eau suite à un stress hydrique prolongé conduit également à une augmentation de la
 506 PPB (Strack et Zuback, 2013). Pour un gradient croissant de niveaux de nappe d'eau
 507 dans un haut-marais, Weltzin *et al.* (2000) montrent une diminution de la productivité
 508 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un
 509 gradient similaire dans un bas-marais, la productivité des arbustes n'est pas affectée
 510 tandis que celle des graminées augmente. Des résultats similaires sont également relevés
 511 pour des graminées soumises à un réchauffement simulé. La productivité des graminées
 512 diminue dans le haut-marais et augmente dans le bas-marais (Weltzin *et al.*, 2000). Les
 513 effets du niveau de la nappe d'eau peuvent donc être variables selon les communautés
 514 végétales et le contexte (l'écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

515 **Facteurs contrôlant la RE**

516 La respiration est limitée par la quantité de substrat (organique labile) et l'accès
 517 à l'oxygène. Dans les tourbières la limitation en substrat n'a de sens que vis-à-vis de
 518 communautés spécifiques. Les substrats facilement utilisables, par exemple les sucres,
 519 peuvent devenir un facteur limitant (**Réf needed**). De part la quantité de matières
 520 organiques qu'elles contiennent, les tourbières constituent un vaste réservoir de substrat
 521 organique de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur. Plus les substrats sont
 522 facilement utilisables plus leur utilisation est rapide est plus ils constituent un facteur
 523 limitant. Inversement moins les substrats sont dégradables plus leur utilisation est
 524 lente et plus ils s'accumulent. Mais l'accès à l'oxygène rendu difficile par les hauteurs
 525 élevées du niveau de la nappe est prépondérant (**Réf needed**). La qualité du substrat
 526 (la facilité qu'il aura à être dégradé) va donc déterminer la vitesse de respiration.
 527 Par ailleurs la photosynthèse en libérant des substrats, les exsudats racinaires, affecte
 528 également la respiration du sol.

529 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corrélation
 530 positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et Schle-](#)
 531 [singer, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006c](#)). Cependant la diversité cumulée des processus, des
 532 communautés et des conditions environnementales qui influencent la respiration, font
 533 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Cependant la majorité de ces études
 534 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi
 535 dans les tourbières, des observations *in-situ* ont montré que dans des conditions plus
 536 chaudes, mais également plus sèches (ces deux conditions sont difficilement séparables
 537 sur le terrain) la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#); [Cai et al., 2010](#);
 538 [Ward et al., 2013](#)). D'autres observations sur des mésocosmes¹⁸ de tourbe ont égale-
 539 ment montré une relation positive entre les variations de RE et celle de la température
 540 ([Updegraff et al., 2001](#); [Weedon et al., 2013](#)).

541 Le niveau de la nappe d'eau conditionne l'accès des micro-organismes à l'oxygène, et
 542 de ce fait joue un rôle important : un niveau d'eau qui diminue se traduit généralement

18. définition méso

1.2. Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

543 par une hausse de la RE que ce soit à long terme (Strack *et al.*, 2006; Ballantyne *et al.*,
544 2014) ou à plus court terme (Aerts et Ludwig, 1997).

545 De façon plus indirecte, le type de végétation influence la vitesse de décomposition
546 des litières (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000; Gogo *et al.*, 2015). La végétation peut
547 également stimuler la respiration des micro-organismes présents dans la rhizosphère¹⁹
548 via la libération d'xsudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

549 Facteurs contrôlant l'ENE

550 À l'échelle de l'écosystème et selon les méthodes employées le CO₂ est parfois étudié
551 comme un seul flux, généralement appelé l'échange net de l'écosystème.

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

552 Bilan de la quantité de CO₂ émise ou captée par l'écosystème, calculée
comme différence entre la Production Primaire Brute et la Respiration
de l'Écosystème (ENE=PPB-RE). Ce flux est exprimé en quantité de
carbone par unité de surface et de temps.

553 Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend
554 l'atmosphère comme référence²⁰ (ENE=-NEE) (Chapin *et al.*, 2006).

555 Les facteurs contrôlant l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB
556 et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à
557 vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la
558 nature de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut être contrôlée
559 majoritairement soit par la PPB, soit par la RE, soit par les deux. Par exemple, une
560 baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE
561 (**Réf needed**). D'autres études ont montré que cette baisse de l'ENE est due à une
562 augmentation de la respiration (Alm *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008). D'autres l'attribuent
563 à une diminution de la photosynthèse (Sonnentag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014).
564 La baisse de l'ENE peut avoir un effet simultanée d'augmentation de la respiration

19. zone du sol impactée par les racines

20. Attention certains auteurs utilisent une autre convention

565 et de diminution de la photosynthèse (Strack et Zuback, 2013). Lund *et al.* (2012)
566 montrent également que dans un même site, une baisse du niveau de la nappe deux
567 années différentes entraînera une baisse de l'ENE dans les deux cas, mais que dans l'un
568 des cas cette baisse est contrôlée par une augmentation de la respiration et que dans
569 l'autre elle est contrôlée par une diminution de la photosynthèse. Enfin une étude de
570 Ballantyne *et al.* (2014) ne montre pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur
571 l'ENE, car l'augmentation de la respiration est compensée par une augmentation de la
572 photosynthèse. La réponse des flux de CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la
573 nappe d'eau n'est donc pas triviale.

574 Le CH₄

575 La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de
576 dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la **disponibilité** de ces **substrats** (Segers,
577 1998). L'ajout de substrats (acétate, glucose, éthanol) pour les méthanogènes tend à
578 augmenter les émissions de CH₄ (Coles et Yavitt, 2002). Le **niveau de la nappe d'eau**
579 est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement, plus le niveau d'eau est
580 élevé, plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les émis-
581 sions sont fortes (Pelletier *et al.*, 2007). Par contre, une augmentation du niveau de la
582 nappe au dessus de la surface du sol peut conduire à une diminution des émissions de
583 CH₄ (Bubier, 1995). Pelletier *et al.* (2007) montrent également que les flux sont plus
584 importants lorsque le CH₄ est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus parti-
585 culièrement des carex et des linaigrettes (Gogo *et al.*, 2011). Ce lien avec la végétation
586 est la conséquence d'une adaptation de certaines espèces aux conditions de saturation
587 en eau qui peuvent faciliter l'échange de gaz entre l'écosystème et l'atmosphère grâce
588 à un espace intercellulaire agrandi, l'Aerenchyme (Rydin et Jeglum, 2013d). Enfin la
589 **température** joue généralement un rôle important en augmentant la vitesse de pro-
590 duction du CH₄. La sensibilité à la température de la production de CH₄ varie selon
591 le processus considéré et la communauté de méthanogènes associés (Segers, 1998). La
592 température peut également faciliter le transport du CH₄ par ébullition et/ou via la

1.2. Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

593 végétation ([Lai, 2009](#)).

594 Pour résumer, à l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influencer ces diffé-
595 rents flux, mais de différentes façons. Parmi ces facteurs, l'effet du niveau de la nappe
596 d'eau sur les flux de CO₂ et de CH₄ reste difficile à prédire. Ce facteur contrôle l'am-
597 plitude des zones oxiques et anoxiques de la colonne de sol et donc la proportion de
598 CO₂ et de CH₄ produite. Il influence également la végétation, que ce soit à court terme
599 (stress hydrique), ou à long terme (changement de communautés végétales). L'effet
600 d'une hausse du niveau de la nappe d'eau peut varier selon le niveau d'eau initial mais
601 également la végétation présente sur le site. Pour un même niveau moyen, plus la va-
602 riation du niveau est importante plus les flux seront fort (lesquels (**Réf needed**)). Des
603 effets de chasse ont également été observés après simulation d'événements pluvieux. La
604 question du niveau de la nappe est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre [4](#).

605 1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

606 Le fonctionnement naturel d'une tourbière active tend à faire s'accumuler du CO₂
607 atmosphérique dans l'écosystème, sous la forme de tourbe. Ce fonctionnement est la
608 conséquence d'entrées de carbone supérieures aux sorties, on parle alors d'un bilan
609 positif, l'écosystème fonctionne en puits de carbone. Lorsque les sorties sont supérieures
610 aux entrées, le bilan devient négatif et l'écosystème fonctionne comme une source de
611 carbone

612 Par convention, dans ce document les flux (RE, PPB et F_{CH₄}) sont exprimés en
613 valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans sont établis en
614 prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème (PPB) est
615 représenté positivement et le carbone sortant (RE, F_{CH₄}) négativement.

616 L'étude de ce bilan dans les tourbières est généralement approchée de deux ma-
617 nières : (i) en évaluant la vitesse d'accumulation du carbone sur une période plus ou
618 moins longue et/ou (ii) en établissant un bilan entre les flux entrants et sortants de
619 l'écosystème actuel.

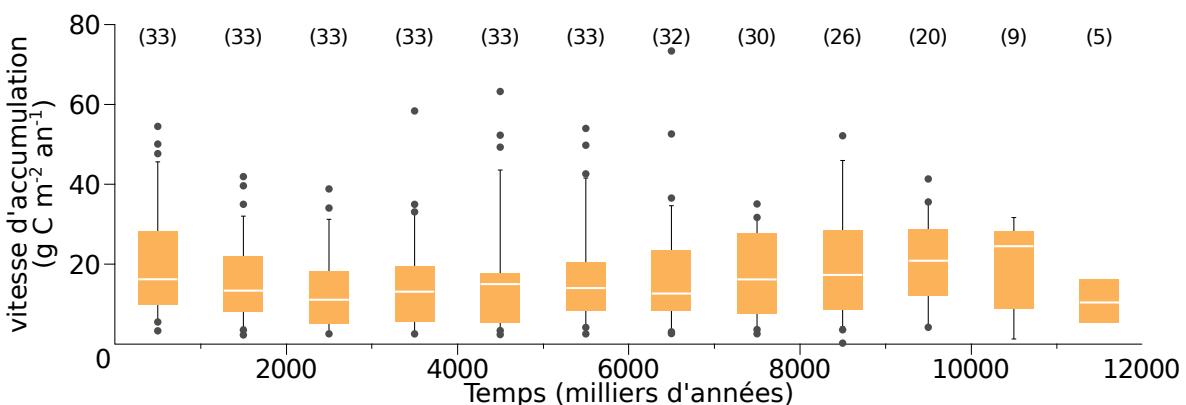


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après Yu *et al.* (2009)

620 Bilan de carbone passé

621 L’approche permettant de calculer le bilan de carbone passé d’une tourbière consiste
 622 à estimer dans l’archive tourbeuse des vitesses d’accumulation de la tourbe en datant
 623 des colonnes de tourbe et en mesurant la quantité de carbone qu’elles contiennent. Cette
 624 méthode, appelée LORCA²¹, permet d’évaluer la fonction puits sur des temps longs
 625 (derniers millénaires) de la comparer à l’actuelle et de relier d’éventuels changements
 626 dans les vitesses d’accumulation à des facteurs environnementaux. Cette approche
 627 conduit généralement à des vitesses d’accumulation comprises entre 10 et 30 gC m⁻² an⁻¹
 628 (Figure 1.10). Ces valeurs, exprimées dans la même unité que les bilans de carbone
 629 contemporains, doivent être comparées avec précaution avec ces derniers. En effet elles
 630 comprennent, à l’inverse des bilans contemporains, des milliers d’années de décompo-
 631 sition du carbone en profondeur, et ont donc des vitesses d’accumulation sous-estimées
 632 relativement à ces bilans (Yu *et al.*, 2009). Selon l’échelle temporelle considérée, peut-
 633 être serait-il plus judicieux de dire que les bilans contemporains sont sur-estimés.

634 Bilans de carbone contemporains

635 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en esti-
 636 mer les flux actuels de carbone entrants et sortants. Rappelons que les flux principaux
 637 dans le bilan de carbone d’une tourbière sont la PPB, la RE et le flux de CH₄. Cepen-

21. Acronyme anglais pour vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme (*LOng-term apparent Rate of Carbon Accumulation*)

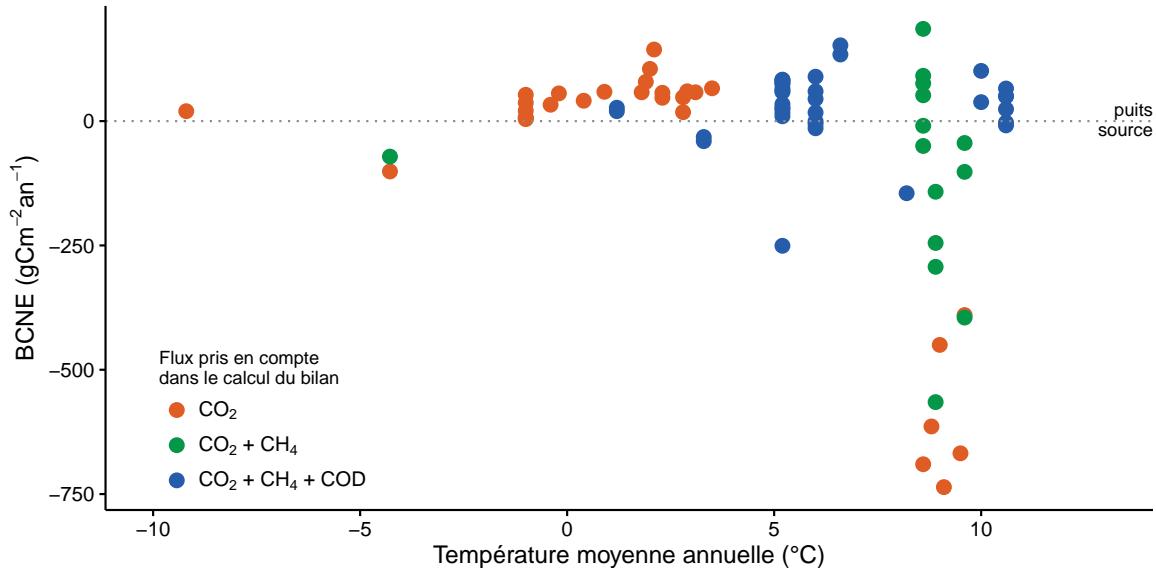


FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m⁻² an⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillée dans l’annexe I. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

638 dant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique dissout (COD), de
 639 carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dissout (CID), de Com-
 640 posés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbone (CO) ([Chapin et al.,](#)
 641 [2006](#)). Ils sont considérés comme négligeables, à l’exception du COD ([Worrall et al.,](#)
 642 [2009](#)). On définit ainsi le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème (BCNE) comme :

$$BCNE = \frac{dC}{dt} = \overbrace{PPB - RE}^{ENE} - F_{CH_4} - F_{COD} \quad (1.1)$$

643 Avec :

- 644 — ENE : Échange Net de l’Écosystème
- 645 — PPB : Production Primaire Brute
- 646 — RE : Respiration de l’Écosystème
- 647 — F_{CH₄} : Flux de Méthane
- 648 — F_{COD} : Flux de Carbone Organique Dissout

649 Dans les tourbières, les flux de CO₂ sont généralement les plus importants puis
 650 les flux de CH₄ et/ou de COD et enfin les flux de COP ([Worrall et al., 2009; Koeh-](#)
 651 [ler et al., 2011](#)). Majoritairement réalisés dans les tourbières de haut-marais, les bi-

652 lans de carbone rencontrés dans la littérature sont généralement compris entre 100 et
653 $-100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le stockage de carbone ($\text{NECB} > 0$) ne dépasse
654 que peu de ces valeurs, le déstockage ($\text{NECB} < 0$) peut être beaucoup plus important
655 avec des émissions de carbone de plus de $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone
656 ont été faits dans les tourbières en dessous de 50° de latitude (le nord de la France ap-
657 proximativement). Le comportement de ces tourbières les plus au sud reste peu connu
658 par rapport à celles situées à des latitudes plus hautes (en Europe) ou dans des climats
659 plus froids (au Canada).

660 CHAPITRE 2 _____

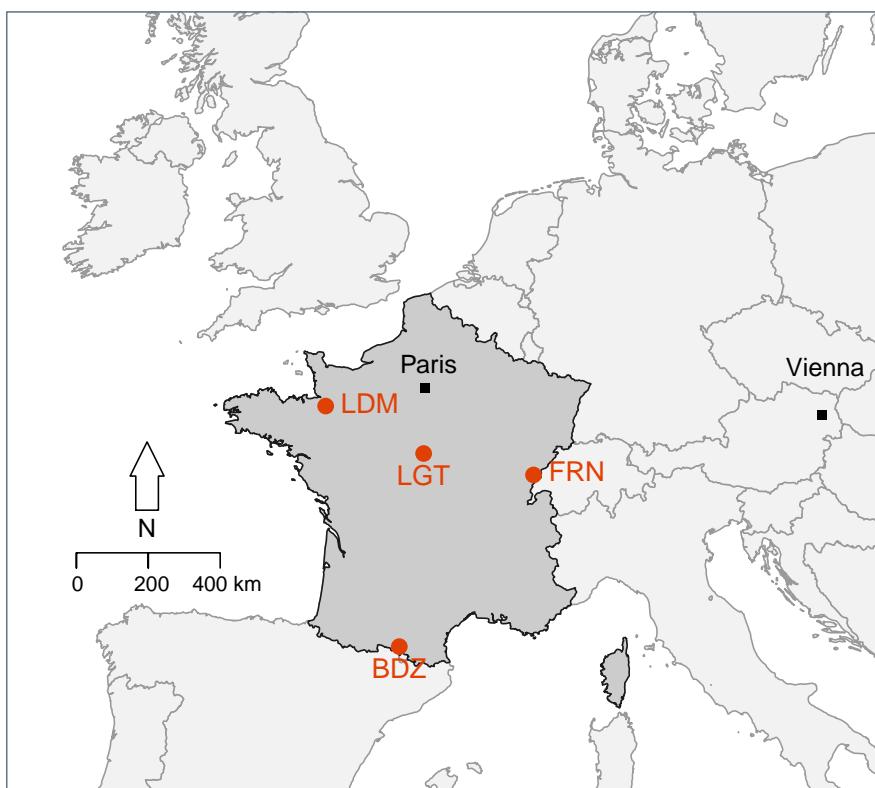
661 SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODOLOGIES EMPLOYÉES

662

663 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
664 2.2 Autres sites du service national d'observation	45
665 2.3 Mesures de flux de gaz	45
666 2.3.1 Présentation des méthodologies principales	45
667 2.3.2 Les mesures de CO ₂	47
668 2.3.3 Les mesures de CH ₄	49
669 2.3.4 Le calcul des flux	50
670 2.4 Facteurs contrôlant	51
671 2.4.1 Acquisitions automatisées	51
672 2.4.2 Acquisitions manuelles	51
673	
674	
675	

676 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

677 Le site d'étude, la tourbière de La Guette, est l'un des quatre sites du Service
678 National d'Observation des Tourbières (SNOT) qui vise à étudier la fonction puits
679 de carbone des tourbières tempérées notamment vis-à-vis des changements globaux
680 (<http://www.sno-tourbieres.cnrs.fr/>).



BDZ: Bernadouze (1400 m), FRN: Frasne (840 m),
LDM: Landemarais (155 m), LGT: La Guette (145 m)

FIGURE 2.1 – Localisation des sites d'études appartenant au SNOT

681 La tourbière de La Guette est située à Neuvy-sur-Barangeon, en Sologne (N 47°19'44'',
682 E 2°17'04''), dans le département du Cher (Figure 2.1). Le site est classé espace natu-
683 rel sensible par le conseil départemental du Cher, c'est également une Zone Naturelle
684 d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) et il est intégré au site Na-
685 tura 2000 « Sologne ». Le site s'étend sur une surface d'une vingtaine d'hectares avec
686 une géométrie relativement allongée (Figure 2.2). Cette surface la classe parmi les plus
687 grandes de Sologne (F. Laggoun, communication personnelle). L'épaisseur moyenne de

688 la tourbe est de 80 cm avec des maximums locaux atteignant 180 cm. La tourbière de
689 La Guette est probablement topogène, formée par l'accumulation d'eau de pluie dans
690 une cuvette imperméabilisée par une couche d'argile issue d'alluvions de la rivière du
691 même nom (La Guette) (**Réf needed**). Les précipitations annuelles moyennes sur le
692 site sont de 880 mm et la température moyenne annuelle de 11 °C. L'eau du site a une
693 conductivité généralement inférieure à $80 \mu\text{S m}^{-2}$ et un pH compris entre 4 et 5. Ces
694 caractéristiques classent la tourbière parmi les tourbières minérotropes pauvres en
695 nutriments (*poor fen*). En collaboration avec le laboratoire de mesure du carbone 14 de
696 Saclay, des datations effectuées sur le site permettent de dire que les premiers dépôts
697 tourbeux datent au moins de 4000 ans.

698 Le site a subi un certain nombre de perturbations au cours de son existence. D'abord
699 la construction avant 1945 d'une route, la D 926, qui coupe l'extrémité sud de la
700 tourbière favorisant son drainage. Le site a également subi un incendie en 1976. En 1979
701 des pins noirs (*Pinus nigra*) sont plantés au nord du site. Enfin en 2008, le récurage
702 du fossé de drainage bordant la route semble entraîner une augmentation significative
703 des pertes d'eau du système.

704 Ces perturbations, ou au moins une partie d'entre elles, ont probablement favorisé
705 l'envahissement du site par une végétation vasculaire, notamment arborée et compo-
706 sée de pins (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula verrucosa* et *pubescens*). [Viel
et al. \(2015\)](#) ont pu calculer, grâce à l'étude de photos aériennes, la vitesse de fer-
708 meture du site entre 1945 et 2010, estimée à $2020 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$ avant l'incendie de 1976
709 et à $3469 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$ après. La tourbière est également envahie de façon importante par
710 la molinie bleue (*Molinia caerulea*) de la famille des *Poaceae* (Figure 2.3c), leur pré-
711 sence favorisant la dégradation des matières organiques ([Gogo et al., 2011](#)). Sont éga-
712 lement présentes sur le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières
713 comme les sphaignes, principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*,
714 qui forment des tapis. Un tapis de sphaignes en cours de formation est visible sur la
715 photo 2.3a. Sur cette même photo sont également visibles des Linaigrettes à feuilles
716 étroites (*Eriophorum angustifolium*), une plante de la famille des *Cyperaceae* caracté-

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

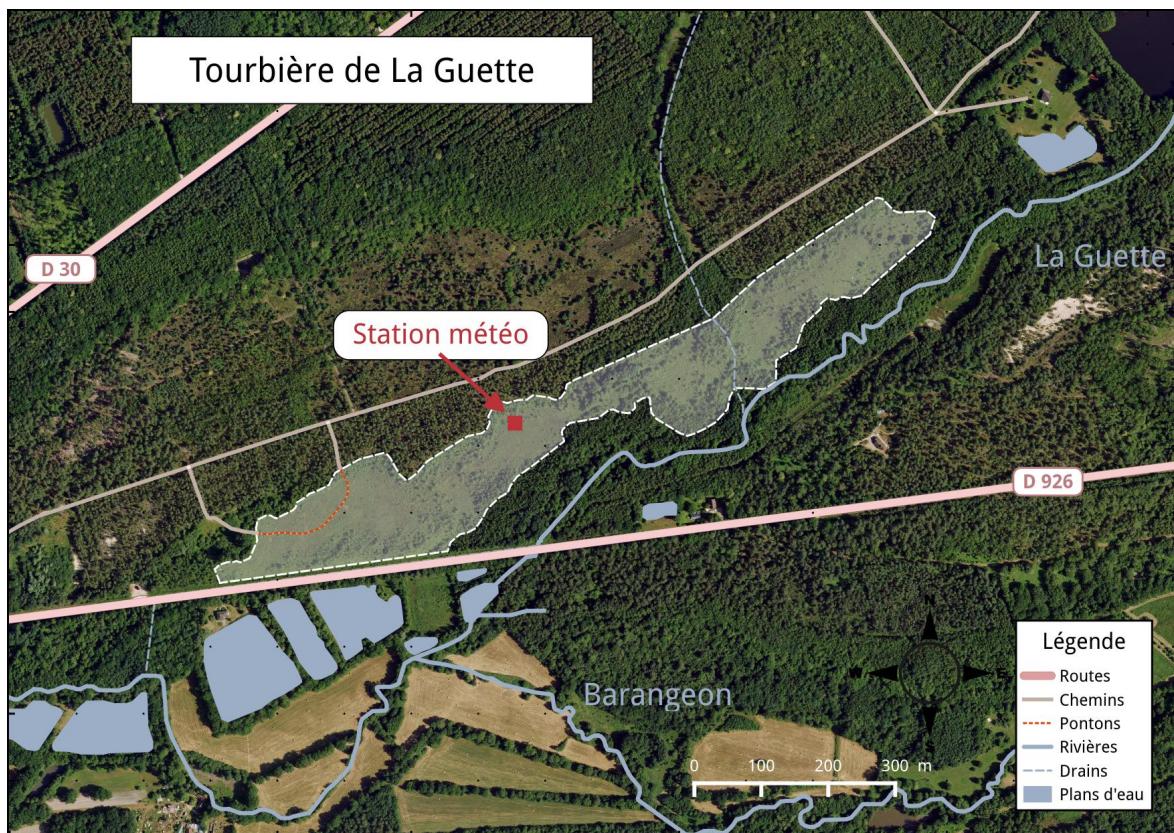


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)

ristique des marais et des landes tourbeuses (Rameau *et al.*, 2008). Des bruyères sont également présentes de façon importante sur le site avec notamment *Erica tetralix*, parfois appelée la Bruyère des marais, de la famille des *Ericaceae* (Figure 2.3b). De la même famille est présente sur le site, mais de façon moins omniprésente, la Callune (*Calluna vulgaris*). L'ensemble de ces espèces tendent à préférer les milieux riches en matières organiques et pauvres en nutriments (Rameau *et al.*, 2008). D'autres espèces sont présentes sur ce site, notamment *Rhynchospora alba* de la famille des *Cyperaceae*, *Juncus bulbosus* de la famille de *Juncaceae*, et des Droséras, une plante insectivore de la famille des *Droseraceae* (Annexe A, Figure 7a) .

Au cours des dernières années, les précipitations sont relativement différentes avec deux années plus sèches que la moyenne avant 2013 et deux années plus humides en 2013 et 2014 (Figure 2.4). On observe également cette dualité vis-à-vis du niveau de la nappe. Avant 2013, les étés sont marqués par des étiages importants avec des baisses du niveau de nappe allant jusqu'à -60 cm en 2012 (Figure 2.5). Après 2013, les étiages



(a) *Sphagnum – Eriophorum angustifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

FIGURE 2.3 – Végétation présente sur le site de La Guette et suivie lors des campagnes de mesure.

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

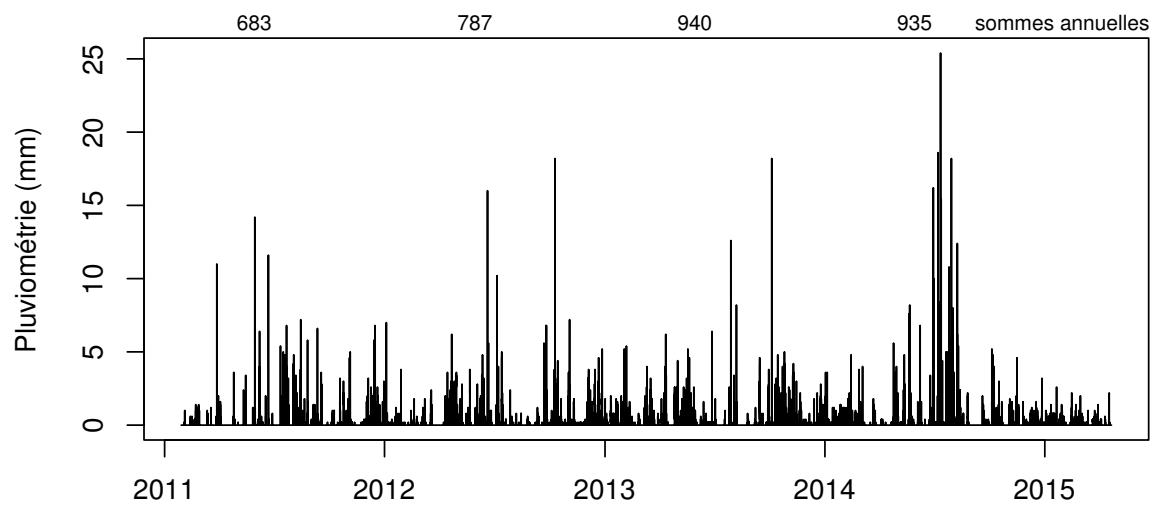


FIGURE 2.4 – Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

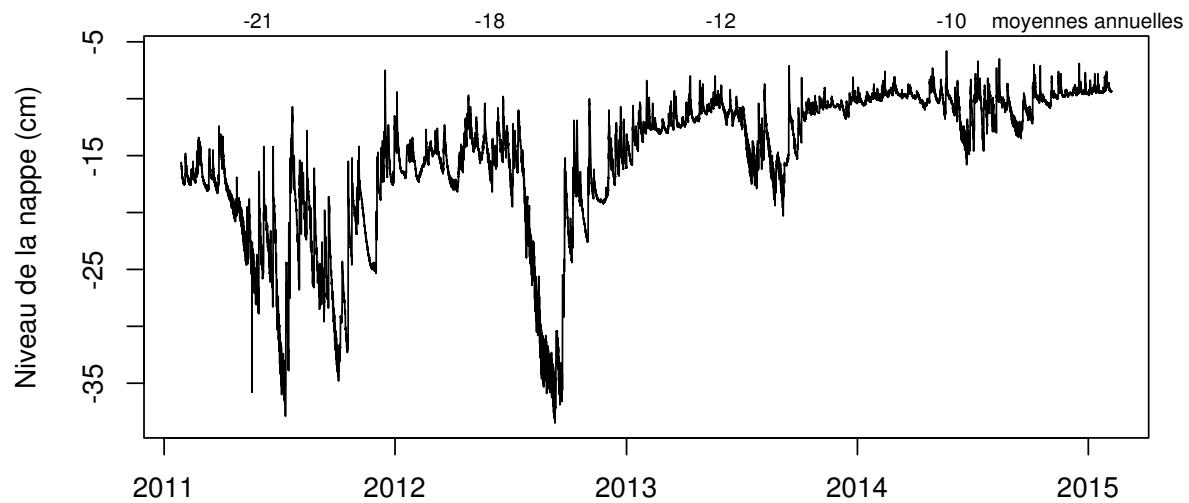


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

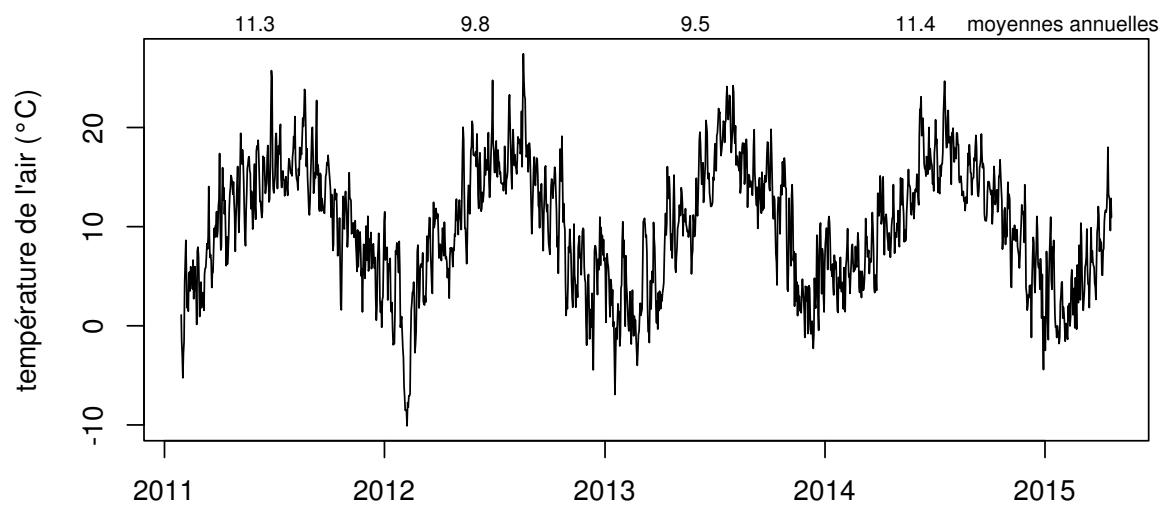


FIGURE 2.6 – Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

731 sont beaucoup moins importants sur le site (Figure 2.6). Les variations inter-annuelles
732 de la température moyenne de l'air semblent moins marquées. L'année 2011 est très
733 proche de 2014 avec une température moyenne supérieure à 11 °C. De la même façon,
734 les années 2012 et 2013 sont très proches avec des températures moyennes inférieures
735 à 10 °C.

736 2.2 Autres sites du service national d'obser- 737 vation

738 Bien que moins étudiés, les autres sites du SNOT, Bernadouze, Frasne et Landema-
739 rais ont également fait l'objet d'un suivi ponctuel en 2013. La tourbière de Bernadouze
740 est située à 1400 m d'altitude dans les Pyrénées, en Ariège (N 42°48'09", E 1°25'24").
741 Elle est relativement petite avec 3,75 ha seulement. La tourbière de Frasne est située
742 à 840 m dans le Doubs (N 46°49'35", E 6°10'20") et s'étend sur une surface de 98 ha.
743 Enfin la tourbière de Landemarais est située en Ille-et-villaine (N 48°26'30", E 1°10'54")
744 à 154 m et s'étend sur 23 ha. Les températures annuelles moyennes sur ces trois sites
745 sont respectivement de 6, 7,5 et 11 °C et les précipitations annuelles de 1700, 1400 et
746 870 mm.

747 Au sein du SNOT et à travers les différentes expérimentations et observations réali-
748 sées sur les sites, de nombreuses mesures ont été effectuées : des mesures de CO₂ et de
749 CH₄ ainsi que d'un certain nombre de facteurs contrôlant. Les méthodologies utilisées
750 de façon transverse aux différentes expérimentations sont décrites ci-après, celles plus
751 spécifiques le seront dans le chapitre qui les concerne.

752 2.3 Mesures de flux de gaz

753 2.3.1 Présentation des méthodologies principales

754 Différentes techniques existent pour estimer les flux de gaz nécessaires au calcul des
755 bilans de carbone. Les méthodes les plus utilisées sont les techniques de chambres et
756 les techniques micro-météorologiques.

757 De façon générale les méthodes de chambres consistent à placer une enceinte (ou
758 chambre) sur une zone de l'écosystème dont on souhaite mesurer les flux. Ces chambres
759 peuvent être ouvertes : la mesure se fait lorsque le gaz à l'intérieur de la chambre est à
760 l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées : le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas

2.3. Mesures de flux de gaz

761 à l'équilibre avec celui à l'extérieur. Elles peuvent également être dynamiques, lorsqu'un
762 système de pompe permettant notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur est
763 présent, ou statique si le système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de
764 chambres existent. D'abord les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un
765 état d'équilibre et mesurent une différence de concentration d'un gaz dont une partie
766 passe par la chambre et l'autre non. Cette méthode nécessite un système de pompe et
767 donc l'existence d'un flux. Ensuite les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent
768 l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de
769 pompe permettant l'envoi du gaz dans un analyseur externe mais en utilisant une boucle
770 fermée. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent également l'évolution de
771 la concentration du gaz au sein de la chambre sans système de pompe. Dans ce cas soit
772 l'analyseur est présent dans la chambre, soit des prélèvements sont faits à intervalles
773 réguliers puis analysés par la suite en chromatographie gazeuse.

774 Il faut noter que les dénominations anglaises de ces méthodes doivent faire l'objet
775 d'une attention particulière. La dénomination *Closed chamber* par exemple est parfois
776 utilisé pour se référer à l'état ou non d'équilibre, comme défini dans ce document, mais
777 parfois également pour désigner les méthodes de chambres sans système de flux ce
778 qui peut prêter à confusion (Pumpenan *et al.*, 2004). Souvent utilisées, les dénominations
779 *open/closed* et *dynamic/static* sont décrites dans Luo et Zhou (2006d), une autre
780 convention peut être rencontrée : *flow-through/non-flow-through* et *steady state/non-*
781 *steady state* (Livingston et Hutchinson, 1995).

782 Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients : les systèmes sans
783 circulation d'air sont généralement plus faciles à transporter et à utiliser sur le terrain.
784 L'ensemble des méthodes de chambres fermées ont, par principe, une variation des
785 concentrations en gaz qui, si elle est très importante, peut perturber le gradient de
786 diffusion du gaz. Malgré tout, ces méthodes sont souvent utilisées car elles ont un
787 coût modeste, et sont très versatiles ce qui permet leur utilisation dans de nombreuses
788 situations.

789 D'autres méthodes plus globales existent comme les méthodes micro-météorologiques,
790 basées sur l'étude des flux turbulents en analysant à haute fréquence la vitesse et la
791 direction du vent. Ces méthodes sont souvent appelées *Eddy Covariance* ou *Eddy Corre-*
792 *lation*. Elles sont beaucoup plus onéreuses et lourdes à mettre en place mais permettent
793 une acquisition haute fréquence des flux de gaz. Ces méthodes sont complémentaires
794 aux mesures de chambre, car elles se font sur une zone plus grande que celles mesurées à
795 l'aide de chambres. La variabilité spatiale est donc intégrée dans la mesure, ce qui peut
796 être un avantage comme un inconvénient. La grande majorité des bilans pluriannuels
797 sont faits à l'aide de cette méthode.

798 2.3.2 Les mesures de CO₂

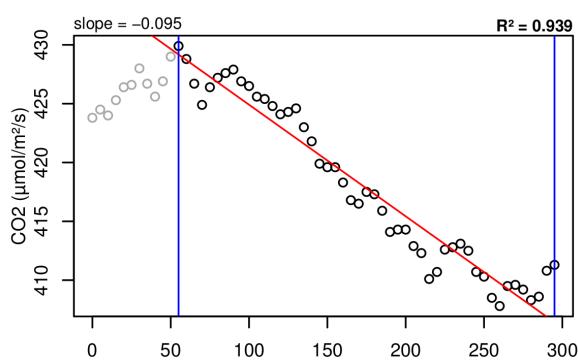
799 Toutes les mesures de flux de CO₂ présentées par la suite ont été faites avec les
800 mêmes matériels et le même protocole. Les chambres utilisées sont en Plexiglas® et
801 ont été conçues (LPC2E) et fabriquées (ISTO) au CNRS. Ce sont des chambres trans-
802 parentes, cylindriques, de 30 cm de diamètre pour 30 cm de hauteur. Les mesures de
803 concentration en CO₂ à proprement parler ont été faites à l'aide d'une sonde Vaisala
804 CARBOCAP® GMP 343. La sonde est directement insérée dans la chambre ainsi
805 qu'une sonde Vaisala HUMICAP® HMP 75 mesurant l'humidité et la température
806 dans la chambre (Figures 2.7, photographies).

807 Avant toute mesure, des embases sont installées sur le site. Ce sont des cylindres
808 de PVC d'une hauteur de 15 cm pour 30 cm de diamètre, insérés dans le sol sur 8 à
809 10 cm de profondeur. La partie basale et enterrée de ces cylindres a été préalablement
810 percée d'une quarantaine de trous (1 cm de diamètre) afin de minimiser les impacts de
811 l'embase sur le développement racinaire et permettre les écoulements d'eau.

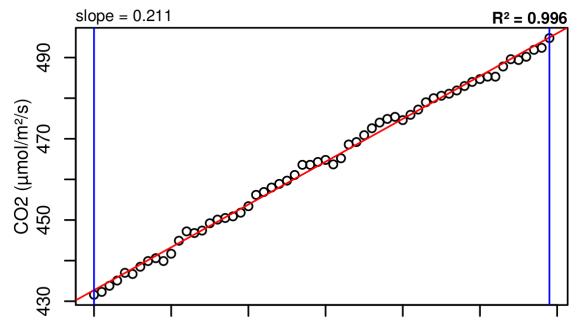
812 La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système
813 de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement
814 léger, facilement transportable et permettant une mise en œuvre sur l'ensemble du
815 site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : la chambre est posée sur
816 l'embase, l'analyseur de CO₂ et la sonde humidité/température sont insérées à l'inté-
817 rieur. Un ventilateur de faible puissance est également positionné à l'intérieur de la
818 chambre au préalable afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de stabilisation sont néces-
819 saires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés, le plus
820 souvent la perturbation d'un gradient de concentration. L'enregistrement est ensuite
821 lancé, les données (concentration en CO₂, température, humidité) sont acquises toutes
822 les 5 s pendant 5 min. La mesure se déroule donc sur une période de temps relative-
823 ment courte afin de minimiser les perturbations possibles et d'éviter de s'éloigner des
824 conditions naturelles extérieures. Dans ce but, les mesures ont parfois été manuellement
825 raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci
826 notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient
827 supposer une différence importante vis-à-vis des conditions extérieures. Généralement,
828 deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase. La première,
829 avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.7-
830 a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la
831 chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer
832 les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

833 De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitables. D'abord le placement
834 de la chambre : cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-
835 bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement, des sphaignes

2.3. Mesures de flux de gaz



(a) Mesure de l'échange net de l'écosystème



(b) Mesure de la respiration de l'écosystème

FIGURE 2.7 – Mesures de CO₂



FIGURE 2.8 – SPIRIT

836 gelées recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire
 837 impossible. Enfin selon l'heure de la journée, des gradients de concentration peuvent
 838 être présents et augmenter localement les concentrations de CO₂ de façon importante
 839 allant jusqu'à saturer la sonde.

840 Au vu du volume de données acquises et souhaitant garder l'intérêt de mesures
 841 manuelles, à savoir le contrôle humain des flux et des conditions de mesure, il a été
 842 nécessaire de développer un outil de traitement facilitant le contrôle et le calcul des flux.
 843 Ceci afin d'éviter de recourir à des seuils arbitraires (typiquement une valeur de R²)
 844 pour le contrôle qualité des données, mais également de permettre une reproductibilité
 845 et un traçage des modifications effectuées sur les données brutes. Ce travail est présenté
 846 dans l'annexe C.

847 2.3.3 Les mesures de CH₄

848 Les mesures de CH₄ ont été réalisées avec une chambre aux caractéristiques simi-
 849 laires à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l'exception de l'interface avec l'ana-
 850 lyseur. En effet la taille de ce dernier ne permettait pas de l'insérer directement dans
 851 la chambre comme l'analyseur de CO₂. La méthode de la chambre dynamique fermée a
 852 été utilisée pour réaliser ces mesures, elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour
 853 le CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en oeuvre d'un système de pompe pour transporter

2.3. Mesures de flux de gaz

854 le gaz jusqu'à l'analyseur. L'instrument utilisé pour analyser la concentration en CH₄
855 est le SPIRIT (SPectromètre Infra Rouge In-situ Troposphérique) (Figure 2.8).

856 Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectromé-
857 trie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge par
858 des molécules. Les longueurs d'ondes absorbées par une molécule lui sont spécifiques
859 et permettent de la caractériser, de plus l'intensité de cette absorption est fonction de
860 sa concentration (Loi de Beer-Lambert). Cet instrument profite de l'expertise acquise
861 par le laboratoire dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le
862 développement de son ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption
863 de Lasers Embarqués). Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé
864 en différentes versions, en fonction des usages. Il existe actuellement une version sol
865 et une version avion de l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées
866 à deux éléments. Premièrement l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le
867 LPC2E ([Robert, 2007](#)), permettant d'adapter facilement la longueur du parcours op-
868 tique en fonction de la concentration des gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de
869 lasers à cascades quantique (QCL), dont la puissance permet d'augmenter le nombre
870 de réflexion et la sensibilité des mesures d'absorption. Les QCL installés émettent sé-
871 quentiellement dans le moyen infra-rouge (2,5 à 25 μm), dans une gamme spécifique
872 aux espèces que l'on souhaite mesurer. Ce choix est dicté par l'absorbance à ces lon-
873 gueurs d'ondes d'un grand nombre d'espèces d'intérêt et l'intensité importante de leurs
874 raies d'absorption. Après son émission, le laser est divisé en deux : la première partie
875 traverse une cellule de référence, contenant un gaz de concentration connue. La seconde
876 partie traverse une cellule de mesure, contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du
877 laser débouchent finalement sur les détecteurs. Le spectre d'absorption est divisé par le
878 spectre de référence, ce qui permet de conserver uniquement le signal lié à l'absorption
879 moléculaire. Ce spectre est ensuite comparé à un spectre simulé afin de déterminer
880 les concentrations en gaz. Le fonctionnement détaillé du SPIRIT-sol est décrit dans
881 [Guimbaud *et al.* \(2011\)](#).

882 2.3.4 Le calcul des flux

883 Que ce soit pour le CO₂ ou le CH₄, le flux de gaz est calculé à l'aide de l'équation
884 suivante :

$$F = \frac{dX}{dt} \times \frac{P}{R \times T} \times \frac{V}{S} \quad (2.1)$$

885 Avec :

886 F : le flux en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

887 X : la concentration en gaz mesuré en $\mu\text{mol mol}^{-1}$

888 P : la pression atmosphérique en $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$

- 889 R : la constante des gaz parfaits en $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2} \text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$
890 T : la température dans la chambre en K
891 V : le volume de la chambre en m^3
892 S : la surface occupée par l'embase en m^2

893

2.4 Facteurs contrôlant

894 En plus des mesures de flux de gaz, des variables environnementales ont été paral-
895 lèlement mesurées. La description des techniques et matériels communs aux différentes
896 expérimentations utilisées est développée ci-dessous. Cependant leur mise en œuvre ou
897 caractéristiques spécifiques, comme la fréquence des mesures, sera décrite individuelle-
898 ment au niveau des parties détaillant chacune des expérimentations.

899

2.4.1 Acquisitions automatisées

900 Un certain nombre de variables environnementales ont été acquises automatique-
901 ment à l'aide d'une station d'acquisition Campbell®. Cette station a été installée au
902 centre de la tourbière de La Guette en 2008 (Figure 2.2). Jusqu'au 20 février 2014
903 l'acquisition des variables s'est effectuée à une fréquence horaire. Depuis cette date la
904 fréquence d'acquisition a été augmentée à une demie heure. Les paramètres enregistrés
905 sont la pression atmosphérique, l'humidité relative de l'air, la pluviométrie, l'irradia-
906 tion solaire, la vitesse et la direction du vent. Cette même station a également permis
907 l'acquisition de la température de l'air et de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm.
908 Installées à la même époque, quatre sondes de mesure du niveau de la nappe d'eau
909 permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.

910

2.4.2 Acquisitions manuelles

911 Les variables acquises manuellement, spécifiques à chaque expérimentation, seront
912 détaillées dans leur chapitre respectif.

913 CHAPITRE 3

914 BILAN DE C DE LA TOURBIÈRE DE LA GUETTE

915

916 3.1 Introduction	54
917 3.2 Procédure expérimentale et analytique	55
918 3.2.1 Design expérimental	55
919 3.2.2 Variables élaborées utilisées	59
920 3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C	60
921 3.2.4 Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan	
922 de C	65
923 3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	65
924 3.2.6 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	66
925 3.3 Résultats	68
926 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	68
927 3.3.2 Estimation des flux de GES	75
928 3.3.3 Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	84
929 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	89
930 3.4 Discussion	95
931 3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème	96
932 3.4.2 Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	98
933 3.4.3 Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tour-	
934 bière de La Guette	103
935 3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	104
936	
937	
938	

⁹³⁹ 3.1 Introduction

⁹⁴⁰ Les tourbières jouent un rôle important de stockage du carbone à l'échelle globale
⁹⁴¹ (cf chapitre 1). En outre, ces écosystèmes ont une diversité importante que ce soit dans
⁹⁴² leur fonctionnement naturel ou les perturbations qu'elles subissent. Cependant il existe
⁹⁴³ peu d'estimations de leur bilan de carbone prenant en compte à la fois la contribution
⁹⁴⁴ du CO₂, du CH₄ et du COD. La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un
⁹⁴⁵ bilan de carbone a été estimé se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord
⁹⁴⁶ comme en Suède (Waddington et Roulet, 2000; Peichl *et al.*, 2014), en Finlande (Alm
⁹⁴⁷ *et al.*, 1997), au Canada (Trudeau *et al.*, 2014). Les estimations du bilan de carbone de
⁹⁴⁸ tourbières situées plus au sud, notamment en Europe, sont plus rares (exemple d'une
⁹⁴⁹ tourbière du Jura français, Bortoluzzi *et al.*, 2006). De nombreuses études ont été faites
⁹⁵⁰ sur les tourbières au Canada, mais le climat y est différent, avec des hivers plus froids
⁹⁵¹ pour des latitudes équivalentes. L'étude de ces écosystèmes présents à la limite sud de
⁹⁵² leur extension est importante. En effet, ils expérimentent des conditions plus extrêmes
⁹⁵³ que les autres et qui, sans être identiques, peuvent se rapprocher de celles que subiront
⁹⁵⁴ certains écosystèmes tourbeux suite au réchauffement climatique.

⁹⁵⁵ Plus spécifiquement, le site d'étude, la tourbière de La Guette, est représentative
⁹⁵⁶ d'une grande partie des tourbières vis-à-vis des perturbations qu'elle subie : drainage
⁹⁵⁷ et envahissement par une végétation vasculaire (Les caractéristiques du site sont dé-
⁹⁵⁸ taillées dans le chapitre 2). On s'attend à ce que cet envahissement se traduise par une
⁹⁵⁹ aération du milieu plus importante, liée au développement des racines. Cette aération
⁹⁶⁰ favoriserait une RE élevée et un fonctionnement en source de carbone.

⁹⁶¹ Le **premier objectif** de ce chapitre est donc d'**établir le bilan de C** de la
⁹⁶² tourbière de La Guette, afin de mieux comprendre comment fonctionne cet écosystème
⁹⁶³ et de mettre en perspective ce fonctionnement par rapport aux tourbières des hautes
⁹⁶⁴ latitudes.

⁹⁶⁵ Le **second objectif** est de **caractériser la variabilité spatiale** de ces flux de

966 GES à travers ce bilan de C. En effet les tourbières sont des écosystèmes avec des
967 conditions environnementales qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple le niveau
968 de la nappe d'eau peut, à cause de variation micro-topographique, être plus ou moins
969 élevé, immerger la surface du sol avec des zones d'eau libre ou au contraire être quelques
970 dizaines de centimètres sous la surface du sol. La conséquence de ces variations, est
971 l'existence de micro-environnements différents qui abritent des communautés végétales
972 et microbiennes différentes. Finalement les variations des conditions environnementales
973 contrôlant les flux, entraînent la variation des flux. Estimer ces variations est donc
974 nécessaire afin de préciser dans quelle mesure elles influent sur le bilan de C.

975 3.2 Procédure expérimentale et analytique

976 Cette partie contient la description de la stratégie d'échantillonnage et le détail des
977 méthodes de mesure, les méthodes de chambres utilisées pour la mesure de flux de
978 GES ont été détaillées dans la partie 2.3. Elle explicite également le calcul de variables
979 élaborées utilisées par la suite, détaille le principe permettant l'estimation du bilan de
980 carbone du site à l'échelle saisonnière et décrit la stratégie d'étude de la variabilité
981 spatiale. Enfin elle précise comment sont calculées les erreurs associées aux flux et
982 bilans.

983 3.2.1 Design expérimental

984 En juin 2011, 20 placettes ont été installées selon un échantillonnage aléatoire stra-
985 tifié : La surface de la tourbière active (13 ha) a été divisée selon une grille de 20
986 mailles et un point, choisi aléatoirement dans chaque maille, localise chaque placette
987 (Figure 3.1). La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt carrés sur la
988 surface de la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire
989 tout en ayant une représentativité spatiale homogène du site. Les placettes, délimitées
990 par des piquets, occupent une surface de 4 m² (2×2 m). Usuellement, les placettes sont

3.2. Procédure expérimentale et analytique

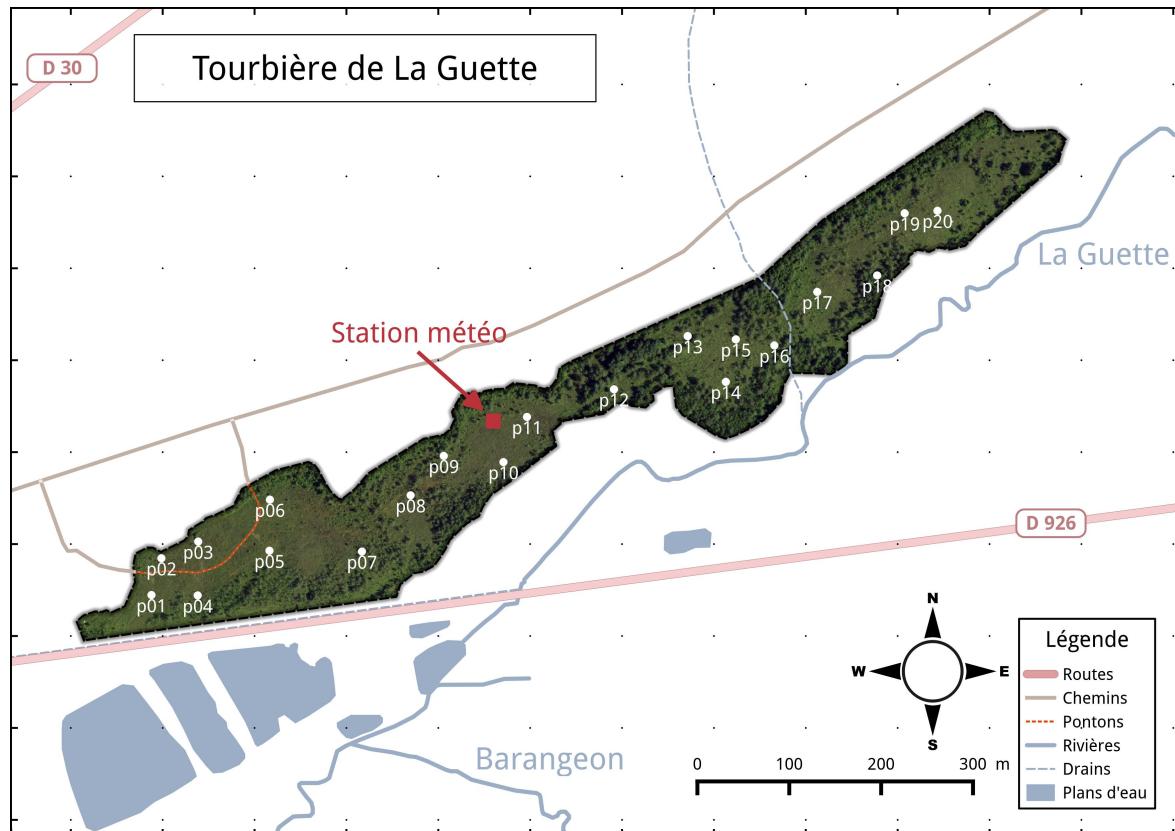


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

991 séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des embases positionnées
 992 sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau libre (*pool*) (Alm *et al.*,
 993 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différents traitements, réhabi-
 994 lité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé (Bortoluzzi *et al.*,
 995 2006; Strack et Zuback, 2013). Cette méthodologie présente l'avantage de permettre
 996 une distinction fine des capacités sources/puits entre ces traitements. Cependant elle
 997 implique généralement un placement des embases proches les unes des autres au sein
 998 d'un même traitement, limitant la représentativité spatiale des mesures. Le placement
 999 des 20 embases sur l'ensemble de site, sa taille l'autorisant, permet de gagner en repré-
 1000 sentativité spatiale. Sur ces placettes ont été réalisées des mesures de **flux de gaz** et
 1001 de **facteurs contrôlant**.

1002 **Mesures des flux de gaz**

1003 Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant les méthodes
1004 de chambres décrites dans la partie 2.3. À l'intérieur de chaque placette ont été installés
1005 de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure des flux de
1006 gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.2).

1007 Initialement, les flux de CO₂, CH₄ et N₂O devaient être mesurés et étudiés (Ta-
1008 bleau 3.1). Cependant, suite à des tests préliminaires effectués sur la tourbière montrant
1009 des émissions très faibles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂ ont
1010 été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle
1011 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures, sur les 20 placettes). Chaque campagne de
1012 mesures s'étend sur deux journées et nécessite la présence de deux personnes afin de
1013 pouvoir mesurer l'ensemble des 20 placettes. Les mesures de CH₄ ont été effectuées
1014 avec une fréquence et sur un nombre d'embases inférieurs (12 campagnes, 5 embases).
1015 Ceci a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT : il
1016 est lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux et nécessite entre chaque
1017 déplacement un temps de mise en marche/arrêt important (plus de 30 min). Les me-
1018 sures se sont donc limitées aux placettes accessibles depuis le ponton (placette n°1 à 6,
1019 figure 3.1).

1020 **Mesures du COD**

1021 Des échantillons d'eau ont été prélevés à l'exutoire de la tourbière, et leur concen-
1022 tration en COD a été mesurée moins de 24 heures après le prélèvement. Les analyses
1023 de COD ont été faites, après filtration à 0,45 µm en utilisant la technique dite NPOC
1024 (*Non Purgeable Organic Carbon*) dans laquelle le carbone inorganique présent dans
1025 l'échantillon est transformé en CO₂ par l'ajout d'un acide puis évacué (purgé) avant
1026 que l'échantillon ne soit injecté dans un four et analysé par un détecteur Infra-rouge.

3.2. Procédure expérimentale et analytique

Tableau 3.1 – Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement sont réalisées sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement sont réalisées par la station météorologique (1 seul point).

variable	type d'acquisition	fréquence
Flux		
CO ₂	manuelle	mensuelle
CH ₄	manuelle	mensuelle
Physique		
rayonnement photosynthétique actif	manuelle	mensuelle
température air	manuelle	mensuelle
température sol	manuelle	mensuelle
température air	automatique	horaire
température sol	automatique	horaire
Hydrologie		
niveau de nappe	manuelle	mensuelle
niveau de nappe	automatique	horaire
conductivité	manuelle	mensuelle
pH	manuelle	mensuelle
COD	manuelle	mensuelle
teneur en eau	manuelle	mensuelle
Végétation		
pourcentage de recouvrement végétal	manuelle	mensuelle
Météorologie		
pluviométrie	automatique	horaire
pression atmosphérique	automatique	horaire
humidité de l'air	automatique	horaire
rayonnement solaire	automatique	horaire
vent (vitesse et direction)	automatique	horaire

1027 Mesures des facteurs contrôlant

1028 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
1029 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
1030 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
1031 le niveau de la nappe d'eau (Tableau 3.1). La pression atmosphérique est mesurée au dé-
1032 but et à la fin des mesures de flux. Le PAR est mesuré au début et à la fin des mesures
1033 de l'ENE. Le recouvrement de végétation est estimé visuellement. Des prélèvements
1034 d'eau ont été effectués chaque mois pour mesurer le pH et la conductivité (mesures
1035 effectuées sur le terrain après les mesures de flux). Les échantillons d'eau prélevés dans
1036 les 20 placettes ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration en car-
1037 bone organique dissout (COD). Dans les tourbières la quantité de carbone inorganique
1038 est généralement considérée comme négligeable (Worrall *et al.*, 2009).

1039 L'ensemble de ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régulièrement, des
1040 planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles pour limiter les perturbations.
1041 La dispersion des placettes sur l'ensemble du site a rendu impossible une installation
1042 plus permanente.

1043 Les mesures automatiquement acquises via la station météo installée sur le site
1044 depuis 2010 sont la température de l'air, la température de la tourbe à -5, -10, -20
1045 et -40 cm de profondeur, la vitesse et la direction du vent, l'humidité relative de l'air,
1046 le rayonnement solaire, et la pression atmosphérique (Tableau 3.1).

1047 3.2.2 Variables élaborées utilisées

1048 Les mesures de recouvrement de la végétation ont été sommées par strate végétale.
1049 On utilisera donc RSM, RSH, RSA pour distinguer respectivement les recouvrements
1050 de la strate muscinale (*Sphagnum spp.*), herbacée (*Molinia caerulea* et *Eriophorum*
1051 *augustifolium*) et arbustive (*Erica tetralix* et *Calluna vulgaris*). Un indice de végétation,
1052 représentant la quantité de végétation présente dans une embase est également calculé
1053 de la façon suivante :

$$IV = \frac{RSM + RSA + RSH}{\sum Rmax} \quad (3.1)$$

- 1054 Avec :
- 1055 — $\sum R_{max}$ La somme des pourcentages de recouvrements maximum par strates.
- 1056 — RSM le pourcentage de recouvrement de la strate muscinale mesuré
- 1057 — RSH le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée mesuré
- 1058 — RSA le pourcentage de recouvrement de la strate arbustive mesuré
- 1059 Le niveau de nappe est composé de deux mesures, l'une du haut du piézomètre
- 1060 jusqu'au niveau de la nappe et l'autre du haut du pièzomètre jusqu'à la surface du sol.
- 1061 Par la suite, et en l'absence de précisions, le niveau de nappe se réfère à la différence
- 1062 entre ces deux mesures et donc à la distance entre la surface du sol et le niveau de la
- 1063 nappe (Négative sous la surface du sol et inversement). En cas de présence de Sphaignes,
- 1064 le haut des capitulums est pris comme référence ($z=0$)

1065 3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C

1066 L'estimation des flux de GES pour calculer un bilan de carbone se fait en trois

1067 étapes. La première consiste à établir des relations empiriques entre les flux et un ou

1068 plusieurs facteurs contrôlant. C'est la phase de **calibration**. La seconde, l'**évaluation**,

1069 teste la pertinence de ces relations sur un jeu de données indépendantes. La troisième,

1070 l'**interpolation**, utilise ces relations empiriques et les données acquises à plus haute

1071 fréquence, pour intégrer dans le temps les mesures ponctuelles sur l'ensemble des deux

1072 années de mesure. La chronique ainsi reconstituée permet ensuite d'estimer les quantités

1073 de carbone annuelles déplacées via des différents flux et d'en calculer leur bilan.

1074 Calibration

1075 Pour estimer le bilan de carbone du site il est donc nécessaire d'établir des mo-

1076 dèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées

1077 à haute fréquence (par exemple entre la respiration de l'écosystème et la température

de l'air). Pour établir ces modèles empiriques, les données acquises ont été moyennées par campagne de mesures ; ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité spatiale des flux et ne considérer que la variabilité temporelle. Les relations entre flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux, notamment en réalisant une analyse en composante principale (ACP). Cette analyse permet de déterminer quelles sont les relations entre les variables et plus particulièrement quelles sont celles qui déterminent le plus les flux de GES. Le nombre de données acquises pour le CO₂ et le CH₄ étant différent, une ACP a été réalisée pour chacun de ces gaz (Annexe D). Une fois le facteur de contrôle prépondérant d'un gaz établi, grâce à l'ACP et à la littérature, une relation empirique est établie entre les deux. Elles sont évaluées à l'aide du coefficient de détermination (R^2) et de la racine carré de l'erreur quadratique normalisée par la moyenne (*Normalised Root Mean Square Error*, NRMSE). Le R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1 (pour les équations linéaires) :

$$R^2 = 1 - \frac{\sum(y - \hat{y})^2}{\sum(y - \bar{y})^2}$$

Avec :

— y : données mesurées

— \hat{y} : données modélisées

— \bar{y} : la moyenne des données mesurées

La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisées comme indicateur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées :

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum(y - \hat{y})^2}{N}}$$

$$NRMSE = 100 \times \frac{RMSE}{\bar{y}}$$

Avec les notations précédentes et :

— N : le nombre d'observations

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1100 Les résidus¹ sont également étudiés dans le but d'éviter un biais ou une hétéroscéda-
1101 sité² dans les données (Figure 3.2).

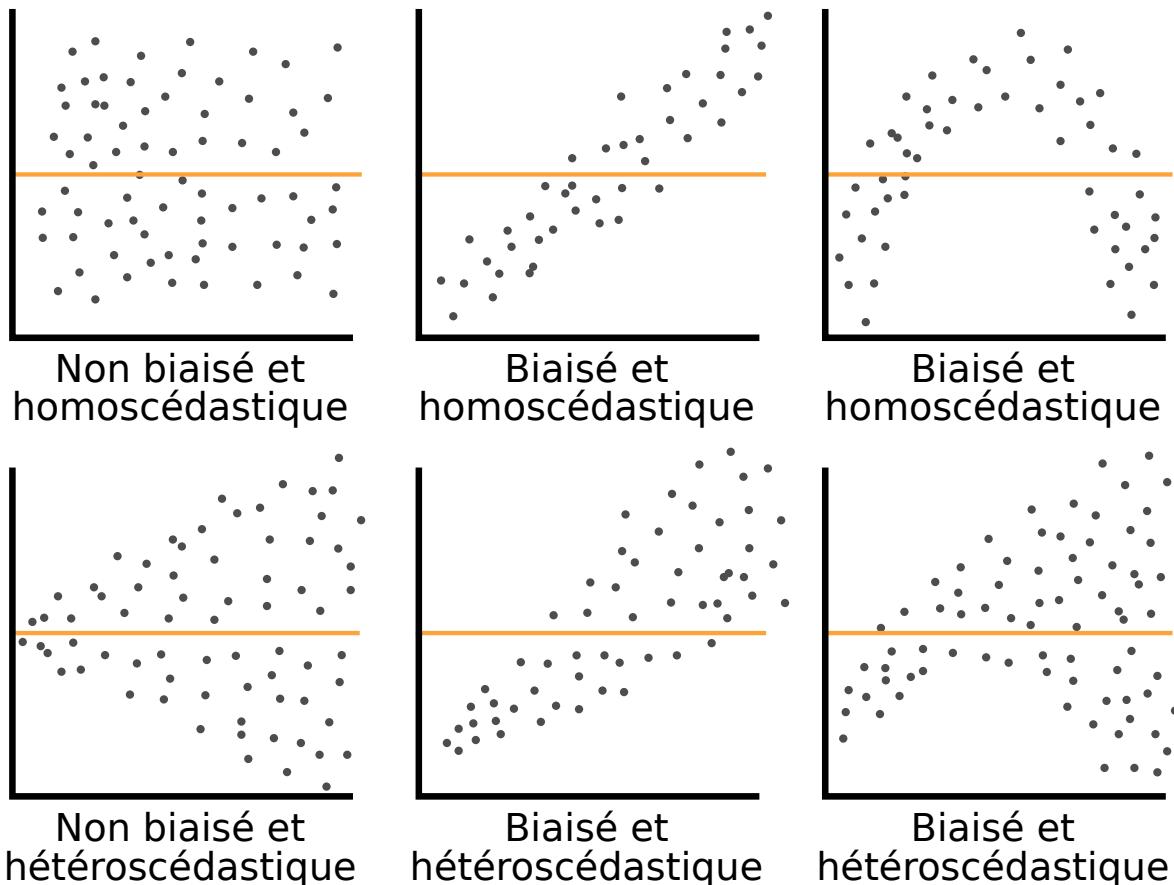


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : <https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/>

1102 Puis les résidus de ces modèles de base ont été étudiés en fonction des facteurs de
1103 contrôle restants. Dans le cas où une tendance est visible avec l'un d'entre eux, le facteur
1104 est ajouté (Bortoluzzi *et al.*, 2006). En plus des indicateurs précédents, la pertinence
1105 de l'ajout d'un paramètre est évalué à l'aide du critère d'information d'Akaike (*Akaike*
1106 *Information Criterion*, AIC) (Akaike, 1974; Burnham et Anderson, 2002) :

$$AIC = -2 \times \log(L) + 2 \times k$$

1107 Avec :

1. Les résidus sont défini comme la différence entre les valeurs mesurées et celles calculées par un modèle.
2. On parle d'homoscédasticité lorsque la variance de l'erreur d'une variable est constante, et l'hétéroscédasticité lorsque qu'elle ne l'est pas

1108 — L : le maximum de la fonction de vraisemblance
1109 — k : le nombre de paramètres à estimer
1110 — \bar{y} : la moyenne des données mesurées
1111 L'AIC est un indicateur qui permet de déterminer si l'ajout d'un paramètre dans
1112 un modèle est pertinent (autrement dit, si l'ajout d'un paramètre vaut l'information
1113 qu'il apporte), afin d'éviter de le sur-ajuster. Pour cela on considère la valeur la plus
1114 faible de l'AIC comme le meilleur indicateur.

1115 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles de
1116 RE et PPB, car (i) c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué dans la littérature
1117 et (ii) les corrélations avec les flux étaient les plus fortes (cf ACP, annexe D).

1118 **Remarque :** La RE, et l'ENE sont des flux mesurés directement sur le
terrain à l'inverse de la PPB. Cette dernière est déduite des deux flux pré-
cédents en utilisant l'équation $PPB = ENE - RE$. Elle sera néanmoins
appelée PPB mesurée, par opposition aux flux modélisés. Afin d'établir le
bilan de carbone tout en gardant une discrimination entre les flux entrants
et sortants de l'écosystème la RE et la PPB ont été estimés séparément.

1119 Concernant la respiration de l'écosystème, les températures utilisées dans la litté-
1120 rature sont variables. La température la plus utilisée est la température du sol à -5 cm
1121 ([Ballantyne et al., 2014](#)). D'autres auteurs utilisent aussi la température de l'air et la
1122 température du sol à -10 cm ([Bortoluzzi et al., 2006](#); [Kim et Verma, 1992](#)). L'utili-
1123 sation de ces profondeurs sont justifiées par le fait que dans la tourbe, la respiration
1124 du sol est la plus importante au dessus du niveau de l'eau et donc en surface ([Luo et](#)
1125 [Zhou, 2006b](#)). C'est également en surface que se situent la majorité des racines ([Rydin](#)
1126 [et Jeglum, 2013a](#)). La respiration des racines contribue à la respiration de l'écosystème
1127 pour 35 à 60 % ([Silvola et al., 1996](#); [Crow et Wieder, 2005](#)).

1128 Il ne semble pas émerger de consensus dans la littérature quant aux facteurs contrô-
1129 lant les émissions de CH_4 . Différents facteurs sont utilisés comme la température, ([Alm](#)
1130 [et al., 1999](#); [Bubier et al., 1995](#)), le niveau de la nappe ([Bubier et al., 1993](#)) ou encore la
1131 végétation ([Bortoluzzi et al., 2006](#)). Ces facteurs peuvent être utilisés seuls ou conjoin-
1132 tement.

1133 Évaluation/validation

1134 Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles
1135 ont été évalués à l'aide de données indépendantes acquises en 2014, dans le cadre
1136 d'un suivi expérimental mis en place sur la tourbière de La Guette pour le projet
1137 CARBIODIV (cf annexe E). Les méthodes de mesures des flux de CO₂ et de CH₄
1138 sont strictement identiques (ainsi que les opérateurs) à celles utilisées pour établir
1139 le bilan de carbone. En revanche le positionnement des placettes est beaucoup plus
1140 classique : proches les unes des autres, et avec différents traitements. Afin de pouvoir
1141 les comparer, seules les placettes de contrôles, (n'ayant donc subi aucune manipulation)
1142 de cette expérimentation seront utilisées, soit 4 placettes dans une station en amont
1143 et 4 en aval de la tourbière de La Guette (plus de détails dans l'annexe E). Le terme
1144 d'évaluation est ici préféré à celui de validation car le nouveau jeu de données utilisé,
1145 bien qu'indépendant de celui utilisé pour la calibration, n'a pas été acquis de manière
1146 strictement identique, notamment au niveau de la représentativité spatiale (répartition
1147 des embases sur le site).

1148 Interpolation

1149 Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés à une fréquence horaire identique
1150 à celle de la station météo présente sur le site : Pour des données dont l'acquisition
1151 est manuelle uniquement, comme la végétation, une interpolation linéaire est faite
1152 entre les points de mesures. Pour les données acquises à la fois automatiquement par
1153 la station météorologique et manuellement, comme la température de l'air ou de la
1154 tourbe, l'interpolation est faite à partir de la relation entre les mesures continues et
1155 ponctuelles. Les flux sont ensuite recalculés (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) à l'échelle horaire sur les
1156 deux années de mesure puis sommés afin d'estimer les bilans de carbone. Ces bilans sont
1157 par la suite exprimés en gC m^{-2} par période de temps à l'année, sauf quand précisé.

1158 Le détail des équations utilisées et de la qualité des différents modèles est présenté
1159 dans la partie résultats.

1160 **3.2.4 Estimation des flux de carbone organique dissout dans le**
1161 **bilan de C**

1162 En plus des flux gazeux, les flux de COD sont pris en compte dans le bilan de
1163 carbone. Le flux de COD entrant dans la tourbière est estimé à partir des précipitations
1164 et de leur concentration en COD. La concentration en COD des eaux de pluie est
1165 généralement comprise entre 0,5 et 2,5 mg l⁻¹((Sigg *et al.*, 2014)). Le flux de COD
1166 sortant est calculé à partir des résultats du modèle de Binet *et al.* (2013) permettant
1167 d'estimer une quantité d'eau sortant à l'exutoire du bassin versant de l'écosystème et
1168 des concentrations en COD mesurées pendant les deux années de mesure.

$$F_{COD} = \overbrace{(P \times [COD]_P)}^{Centrant} - \overbrace{(D \times [COD]_E)}^{Csortant} \quad (3.2)$$

1169 Avec :

- 1170 — F_{COD} : le flux de COD
- 1171 — P : Les précipitations en l m⁻²
- 1172 — $[COD]_P$: La concentration en COD des précipitations (fixé à 1 mg l⁻¹)
- 1173 — D : La décharge en eau du système à l'exutoire (quantité d'eau qui sort du
1174 bassin versant en l)
- 1175 — $[COD]_E$: La concentration en COD de l'eau à l'exutoire

1176 **3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone**

1177 La variabilité spatiale des flux a été caractérisée en utilisant deux approches. La
1178 première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la modélisa-
1179 tion à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi de calculer des flux par
1180 placette. L'inconvénient de cette méthode est le faible nombre de points utilisé pour
1181 chaque calibration, ce qui peut conduire à une erreur importante sur l'estimation des
1182 paramètres voire à la non convergence des modèles. La seconde approche permet de
1183 palier en partie à ce problème en calibrant les modèles à partir de groupes de placettes.

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1184 Ces ensembles ont été faits en regroupant les placettes ayant la composition végétale la
1185 plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation joue un rôle important sur
1186 les flux de carbone (photosynthèse, transport). La température, plus facile à mesurer,
1187 et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblaient des choix moins pertinents.
1188 Le partitionnement a été fait par classification hiérarchique ascendante. C'est une mé-
1189 thode déterministe qui consiste, à partir de l'ensemble des individus (ici nos différentes
1190 placettes de mesure), de les regrouper en classes de plus en plus grandes. Les points
1191 sont regroupés par similarité, les deux points les plus proches sont fusionnés, puis les
1192 deux suivants et ce jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule classe. Cette classification est
1193 généralement représentée par un dendrogramme, elle a été appliquée sur les recouvre-
1194 ments végétaux mesurés et permet de distinguer quatre groupes (Figure 3.3). Le nom
1195 de ces groupes (Arbuste, Herbe, Mix et Mousse) reflète la végétation majoritaire.

1196 3.2.6 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans

1197 Pour chaque flux, l'erreur sur le bilan annuel est calculé en multipliant ce flux par
1198 l'erreur quadratique normalisée, calculée lors de la calibration. Pour les bilans, l'erreur
1199 associée est calculée comme la somme des erreurs associées aux flux composant le bilan.
1200 Chacune de ces erreurs est pondérée en fonction de leur importance relative par rapport
1201 à la somme des flux en valeur absolue ([Waddington et Roulet, 2000](#)).

$$E_{(bilan)} = (\chi_{PPB} \times NRMSE_{PPB}) + (\chi_{RE} \times NRMSE_{RE}) + (\chi_{F_{CH_4}} \times NRMSE_{F_{CH_4}}) \quad (3.3)$$

1202 Avec :

- 1203 — $E_{(bilan)}$ l'erreur associée au bilan
1204 — χ_{flux} la fraction du flux par rapport à la somme en valeur absolue de tous les
1205 flux compris dans le bilan
1206 — $NRMSE_{flux}$ la racine carrée de l'erreur quadratique normalisée à la moyenne
1207 associée au flux

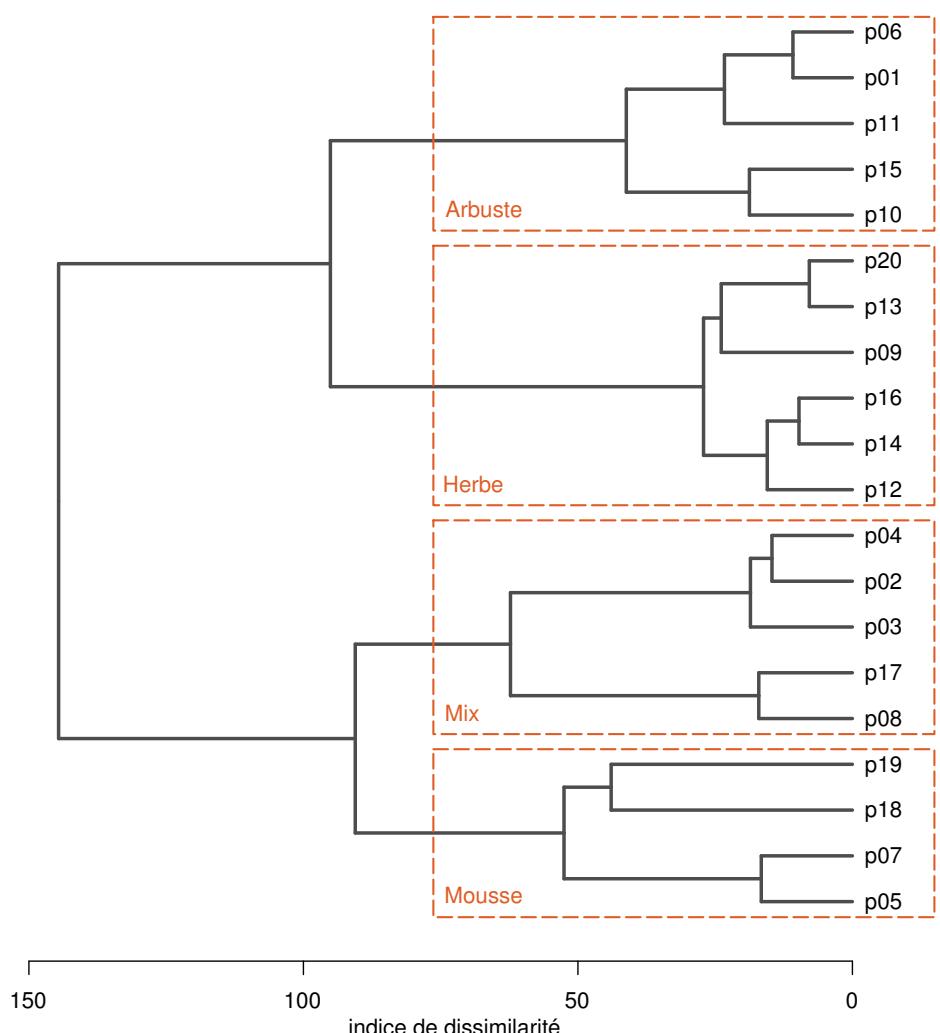


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinale, herbacées et arbustives)

1208 Ces erreurs ne sont qu'une part de l'erreur totale qui devrait être associée à ces flux.
 1209 Elle ne considère pas les erreurs aléatoires et systématiques liées aux mesures, qui sont
 1210 supposées négligeables par rapport à l'erreur provenant de l'estimation des paramètres
 1211 des équations et de la variabilité spatiale des flux.

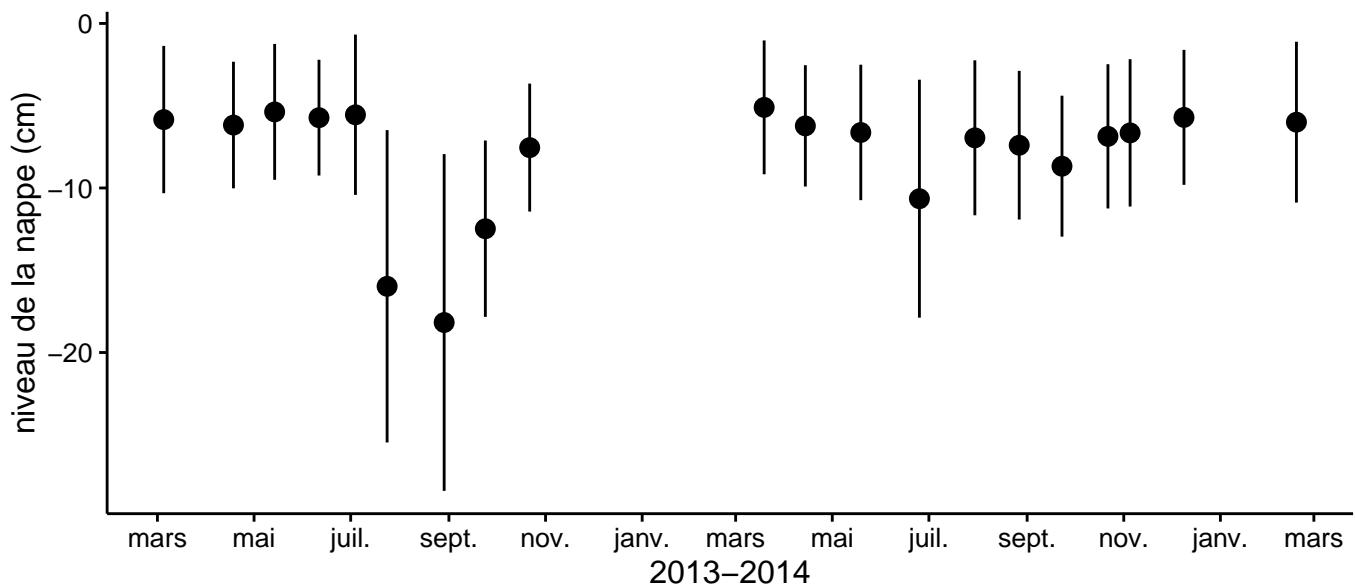


FIGURE 3.4 – Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).

¹²¹² 3.3 Résultats

¹²¹³ 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES

¹²¹⁴ Facteurs contrôlant

¹²¹⁵ L'évolution du niveau de la nappe d'eau mesuré manuellement dans les 20 placettes
¹²¹⁶ est marquée par un étiage d'une vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et
¹²¹⁷ l'absence d'un étiage net en 2014 (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend
¹²¹⁸ pas en dessous de -10 cm avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8$ cm respectivement pour 2013 et
¹²¹⁹ 2014. Ces observations sont cohérentes avec les mesures acquises automatiquement et
¹²²⁰ à plus haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage particulièrement important
¹²²¹ de ces deux années par rapport aux précédentes.

¹²²² L'évolution saisonnière de la végétation sur la tourbière de La Guette est visible
¹²²³ (Figure 3.5). Cette variabilité est majoritairement contrôlée par la strate herbacée qui
¹²²⁴ meurt à la fin de la saison de végétation tandis que les arbustes et les mousses sont
¹²²⁵ pérennes. La saison de végétation, pour les herbacées, a commencé un peu plus tôt en

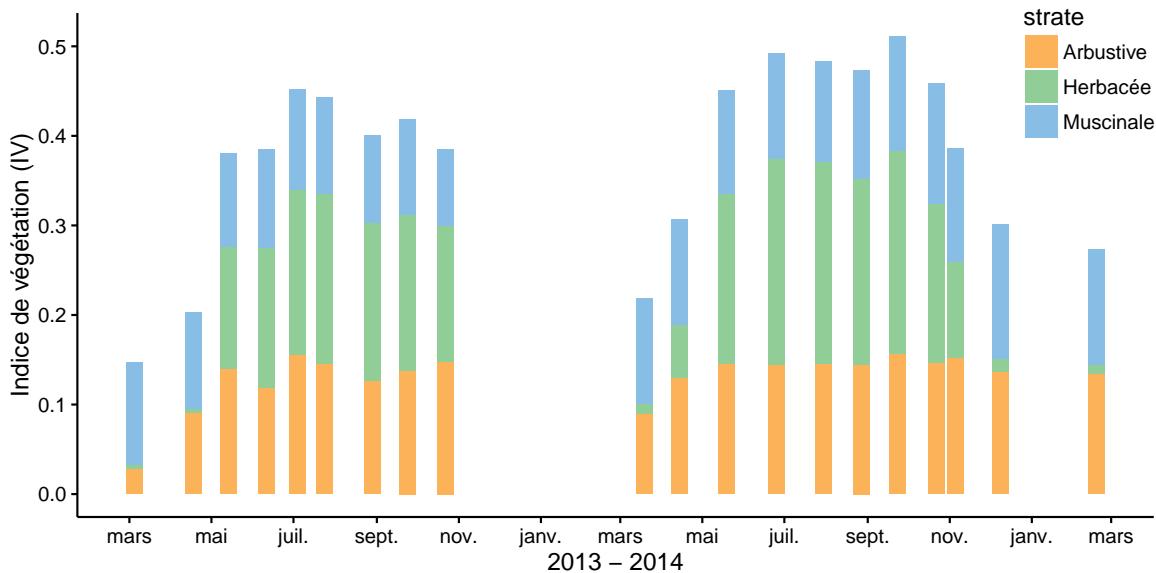


FIGURE 3.5 – Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015. Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le composent

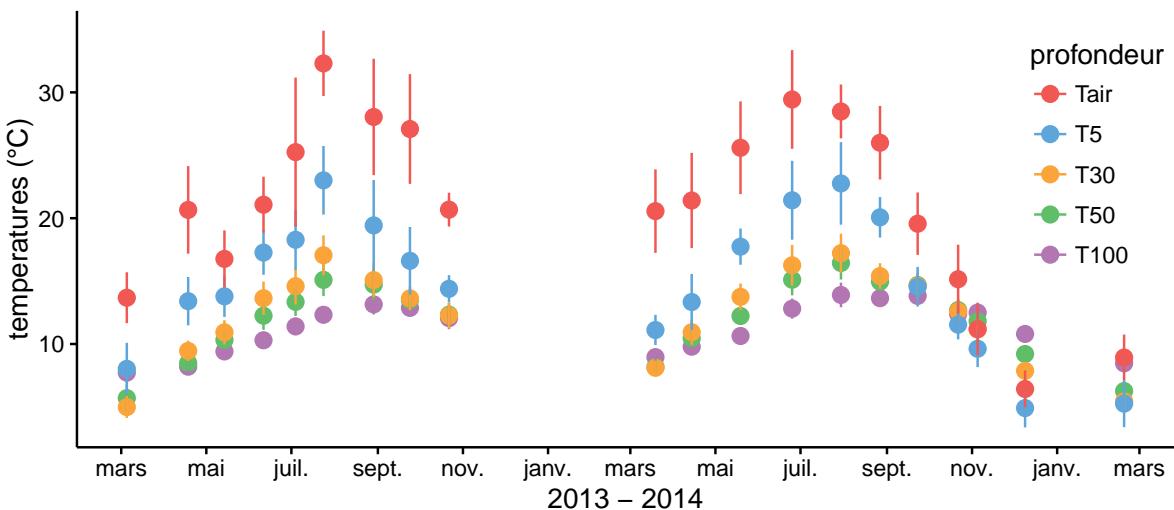


FIGURE 3.6 – Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurées dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015

1226 2014 (Figure 3.5) avec une végétation qui commence à croître en avril tandis qu'il faut
 1227 attendre la campagne de mai en 2013. L'indice de végétation est également légèrement
 1228 plus important en 2014.

1229 La température de l'air mesurée manuellement dans les 20 placettes montre une
 1230 variabilité saisonnière comprise entre 6 et 32 °C cohérente avec celle mesurée par la
 1231 station météorologique. La variabilité saisonnière de la température est également vi-
 1232 sible quand elle est mesurée dans le sol avec un amortissement et une diminution de la

3.3. Résultats

1233 variabilité spatiale avec la profondeur : les températures varient de 5 à 17 °C et de 8 à
1234 14 °C à -30 et -100 cm respectivement (Figure 3.6).

1235 La conductivité moyenne mesurée dans l'eau des piézomètres des 20 placettes sur
1236 le site varie entre 35 et 55 $\mu\text{S m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.7-A). En moyenne les valeurs de pH
1237 mesurées dans les placettes sont comprises entre 4 et 5 (Figure 3.7-B). Ces valeurs
1238 sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site. Les concentrations en carbone
1239 organique dissout des eaux prélevées dans les piézomètres sont comprises en moyenne
1240 entre 10 et 30 mg L^{-1} à l'exception d'un point en octobre 2013 (Figure 3.7-C).

1241 Flux de carbone

1242 Comme pour les facteurs contrôlant, des mesures de CO₂ ont été effectuées de mars
1243 2013 à février 2015. De novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompues
1244 suite à des problèmes techniques. Cependant les deux saisons de végétation, ont pu
1245 être mesurées dans leur ensemble, permettant d'avoir un jeu de données représentatif
1246 sur le fonctionnement de l'écosystème.

1247 En 2013, les valeurs de la **PPB** (flux de CO₂ entrant dans l'écosystème) augmentent
1248 au printemps et une partie de l'été avec un maximum de $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at-
1249 teint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.8-A). En 2014 la PPB
1250 maximale est atteinte fin juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus
1251 tôt que l'année précédente. Pendant la deuxième partie de l'été et l'automne les va-
1252 leurs décroissent jusqu'à être proches de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de
1253 $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2013 et de $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014.

1254 La **RE** (flux de CO₂ sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le prin-
1255 temps et une partie de l'été (Figure 3.8-B). Elle atteint $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, son
1256 maximum, en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son
1257 maximum plus tôt, en juin avec une valeur moyenne de $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant
1258 de décroître en automne et en hiver où elle approche de valeurs nulles. Les valeurs
1259 moyennes de RE sont de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2013, donc légèrement supérieure
1260 à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

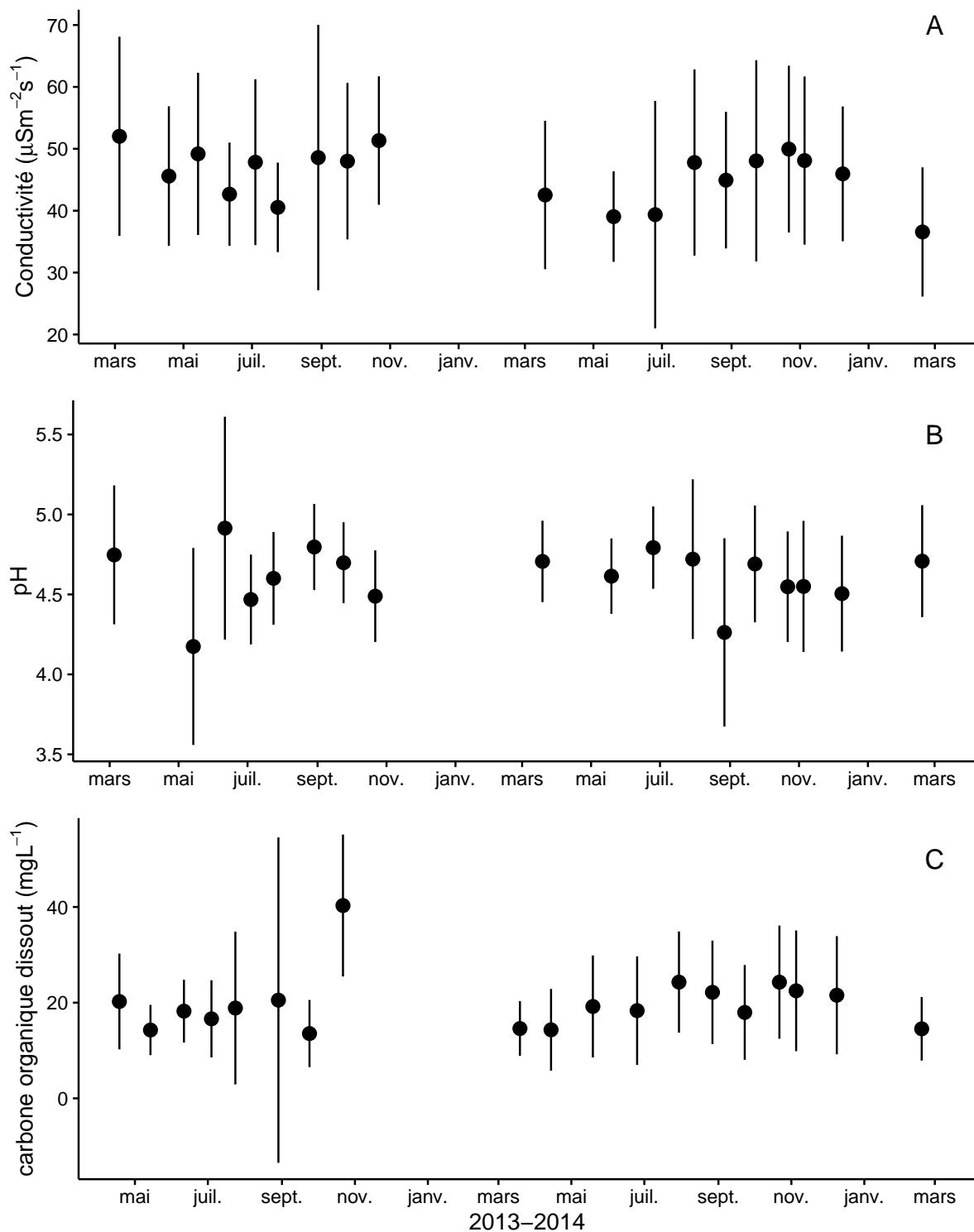


FIGURE 3.7 – Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.

3.3. Résultats

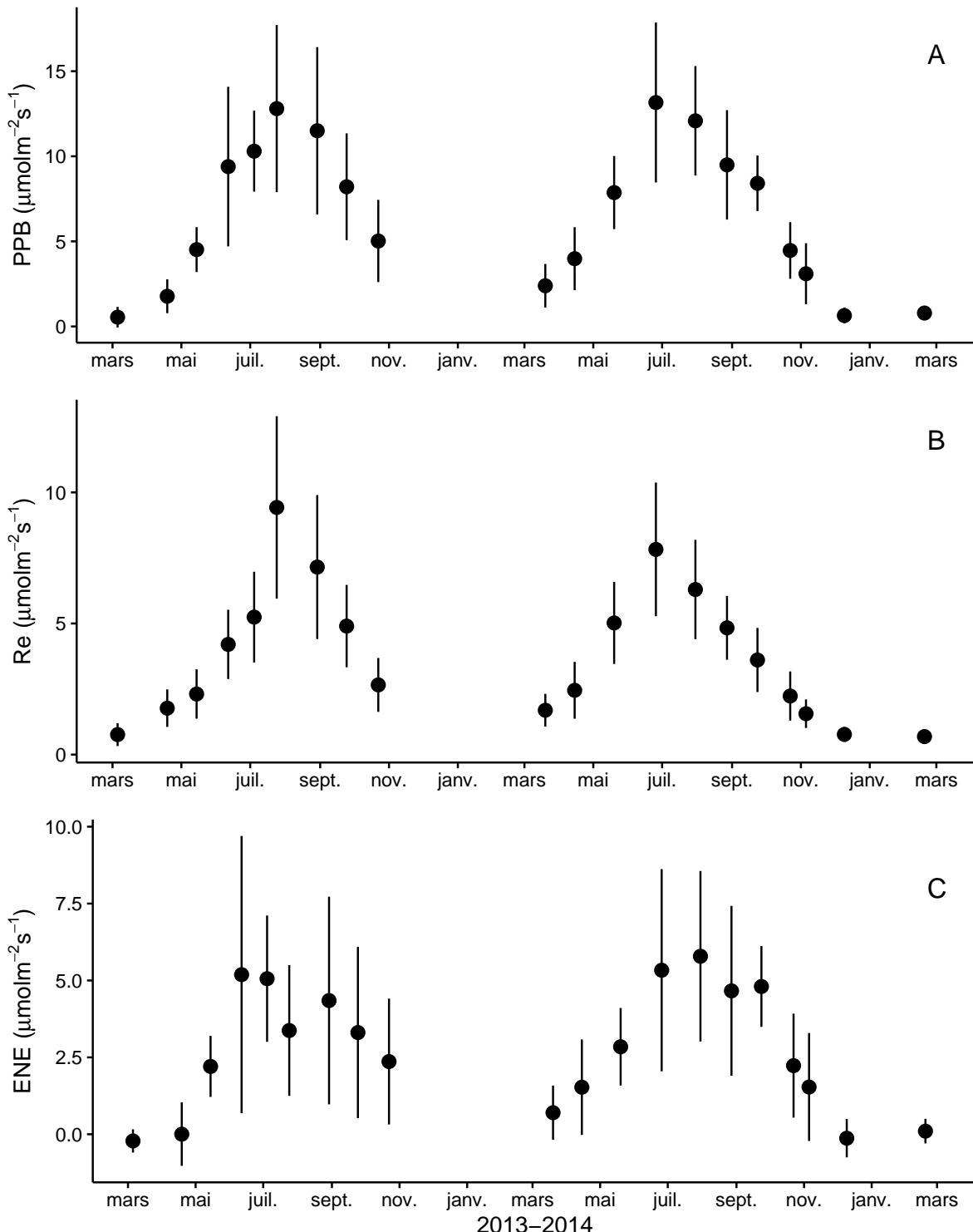


FIGURE 3.8 – Variabilité temporelle des flux de CO_2 moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.

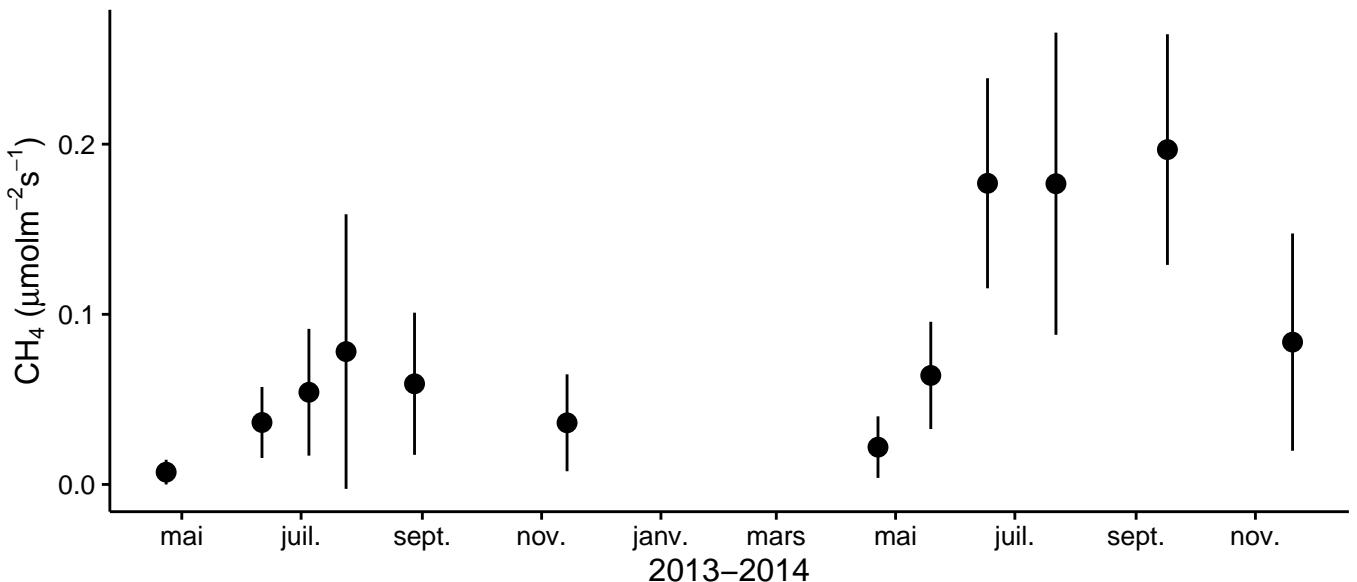


FIGURE 3.9 – Évolution des flux de CH₄ moyens sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard.

1261 En 2013 les valeurs de l'**ENE** (bilan des flux de CO₂ entrant et sortant, les valeurs
 1262 négatives correspondent à une source de carbone et les valeurs positives à un puits)
 1263 montrent un maximum en juin, atteignant $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ puis elles diminuent
 1264 jusqu'à la fin de l'année. Cependant, cette baisse est moins uniforme que celle des
 1265 deux flux précédents, avec notamment une augmentation de l'ENE entre juillet et août
 1266 2013. En 2014, l'ENE maximum est atteint en juillet avec $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1267 (Figure 3.8–C). Les valeurs moyennes annuelles de l'ENE sont très proches et sont
 1268 de $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2013 et $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2014. À noter
 1269 également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente avec les valeurs
 1270 mesurées.

1271 Les flux de **CH₄**, comme ceux du CO₂, montrent une variabilité saisonnière im-
 1272 portante, même si les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de
 1273 ceux mesurés pour le CO₂ (Figure 3.9). À l'inverse de ce dernier, les flux de CH₄ me-
 1274 surés en 2013 sont nettement inférieurs à ceux mesurés en 2014 avec une moyenne
 1275 de $0,04 \pm 0,03$ et de $0,10 \pm 0,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement. Les valeurs moyennes
 1276 maximales atteignent 0,078 en 2013 et 0,196 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014.

3.3. Résultats

1277 Relations entre flux gazeux et facteurs contrôlant

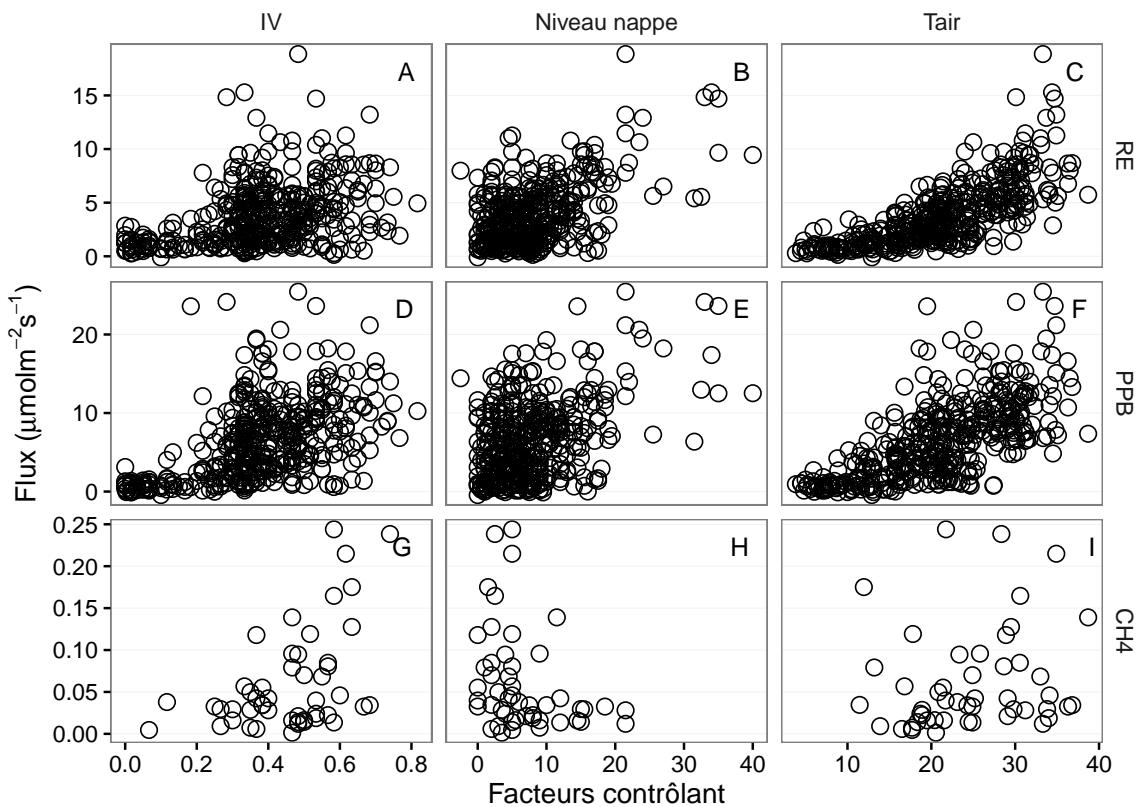


FIGURE 3.10 – Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en $^{\circ}\text{C}$)

1278 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe d'eau a très peu varié pendant
 1279 les deux années de mesures, hormis un faible étiage d'août à octobre 2013. De ce fait
 1280 aucune relation claire n'est identifiable entre les flux et le niveau de la nappe que ce
 1281 soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄ (Figure 3.10–B,E et H). La relation entre
 1282 les flux de carbone (PPB et Re) et la température de l'air est de type exponentielle
 1283 (Figure 3.10–C et F). Une tendance similaire est visible entre les flux de PPB et l'indice
 1284 de végétation (IV), et dans une moindre mesure pour RE et CH₄ (Figure 3.10–A,D et
 1285 G). Pour le CH₄, aucune tendance n'est visible avec la température ou le niveau de
 1286 la nappe, même si pour ce dernier il semble y avoir un maximum d'émission entre
 1287 0 et -10 cm. Les flux de CH₄ montrent une tendance exponentielle avec l'indice de
 1288 végétation.

1289 L'ensemble de ces observations sont cohérentes avec les résultats des ACP (An-

1290 nexe [E](#))

1291 3.3.2 Estimation des flux de GES

1292 Production primaire brute

1293 L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le
 1294 potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière
 1295 saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et
 1296 a été déterminé en utilisant une équation qui relie la vitesse de transport des électrons
 1297 photosynthétiques à lumière saturante à la température ([June et al., 2004](#)) :

$$PPBsat = a * \exp\left(\frac{T_{air} - b}{c}\right)^2 \quad (3.4)$$

1298 Avec :

- 1299 — a : vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante
 1300 $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
- 1301 — b : température optimale pour ce transport ($^{\circ}\text{C}$)
- 1302 — c : différence de température à laquelle PPBsat vaut e^{-1} de sa valeur à la tem-
 1303 pérature optimale ($^{\circ}\text{C}$)

1304 À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en
 1305 compte la luminosité. On a utilisé l'équation 3.5 proposée par ([Bubier et al., 1998](#)) et
 1306 utilisée par de nombreux auteurs ([Bortoluzzi et al., 2006; Worrall et al., 2009](#)) :

$$PPB = \frac{PPBsat * i * PAR}{PPBsat + i * PAR} \quad (3.5)$$

1307 L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme va-
 1308 riable explicative de la PPBsat, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec
 1309 une NRMSE de 32 % (Figure 3.11-a) et un AIC de 95 (Tableau 3.2). Les résidus de ce
 1310 modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-b).
 1311 Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante
 1312 (Figure 3.11-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herba-

3.3. Résultats

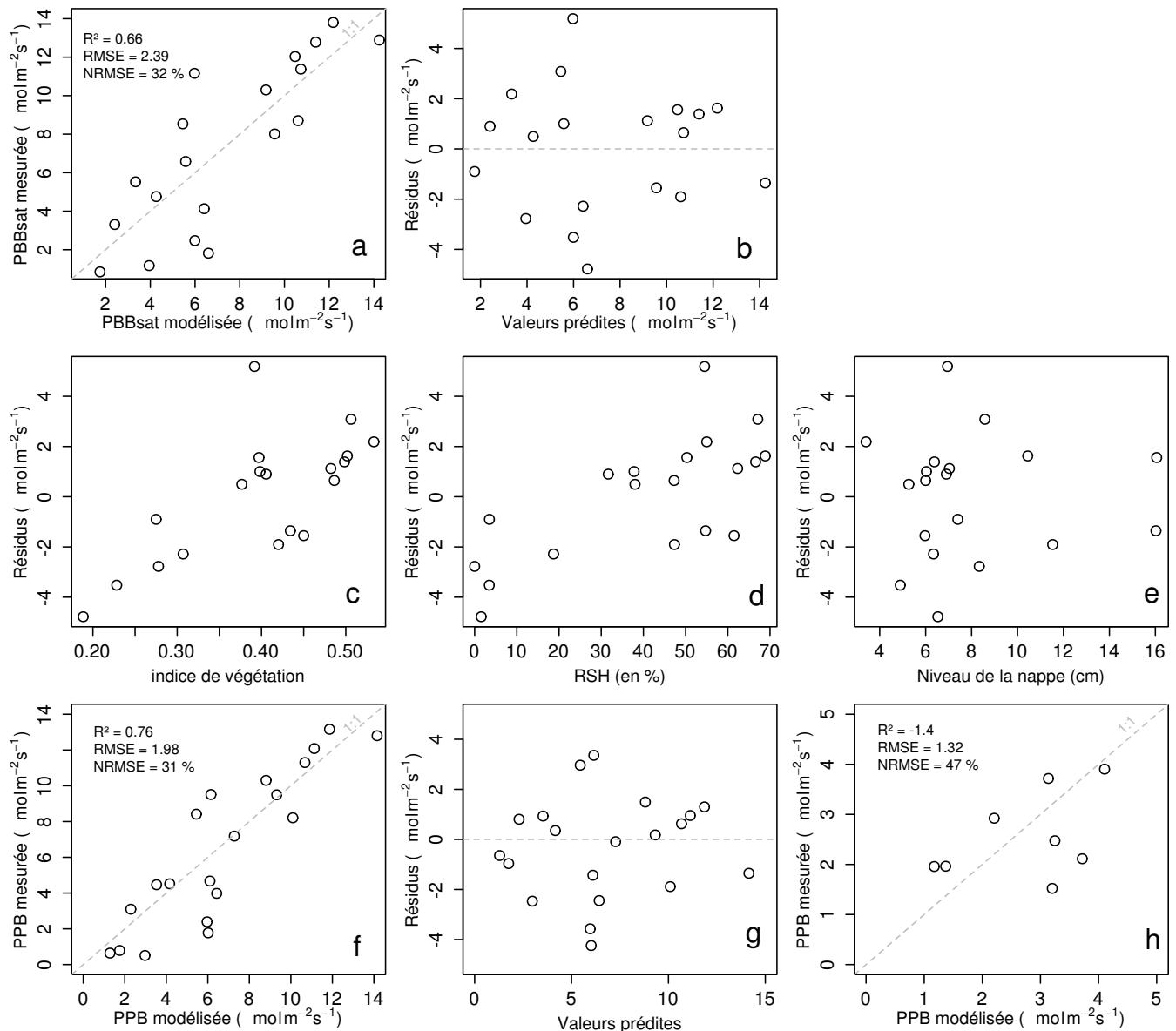


FIGURE 3.11 – Résultats de la calibratio[n] de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E)).

1313 cée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.11-d). Par contre aucune
 1314 relation n'est visible avec le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.11-e). Le pourcentage de
 1315 recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec
 1316 les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir des équations 3.4 et 3.5 a une
 1317 NRMSE de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.11-f) et les
 1318 résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-g).
 1319 Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests a une NRMSE plus forte qui
 1320 atteint 47 % (Figure 3.11-h). Par ailleurs une forte incertitude est présente concernant
 1321 l'estimation des paramètres qui ont tous une erreur standard importante, (parfois plus
 1322 importante que la valeur du paramètre), et une faible significativité (Tableau 3.2). Afin
 1323 de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV)
 1324 nous avons adapté le modèle, à la manière de [Bortoluzzi et al. \(2006\)](#), pour y intégrer
 1325 une fonction linéaire de la végétation :

$$PPBsat = (a * IV + d) * \exp\left(\frac{T - b}{c}\right)^2 \quad (3.6)$$

1326 Cette nouvelle équation permet d'expliquer une part plus importante des variations
 1327 de PPBsat ($R^2 = 0,85$) et augmente la proximité entre les données mesurées et les
 1328 données modélisées : la NRMSE diminue à 21 %. (Figure 3.12-a). Par ailleurs son
 1329 AIC est plus faible que pour l'équation précédente : 80 (Tableau 3.2). Les résidus de
 1330 cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. Avec
 1331 notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de
 1332 valeur supérieure à 4 (Figure 3.12-b). Le biais reste malgré tout faible au regard de
 1333 l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont
 1334 mis en relation avec des facteurs contrôlant tels que les recouvrements végétaux (que ce
 1335 soit celui des sphaignes ou des herbacées), ou le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.12–
 1336 c,d,e). Comme précédemment, la NRMSE de la PPB, de 19 %, est du même ordre
 1337 de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f). La NRMSE de PPBsat et PPB
 1338 diminue avec la prise en compte de l'indice de végétation lors de la calibration. En
 1339 revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une NRMSE

3.3. Résultats

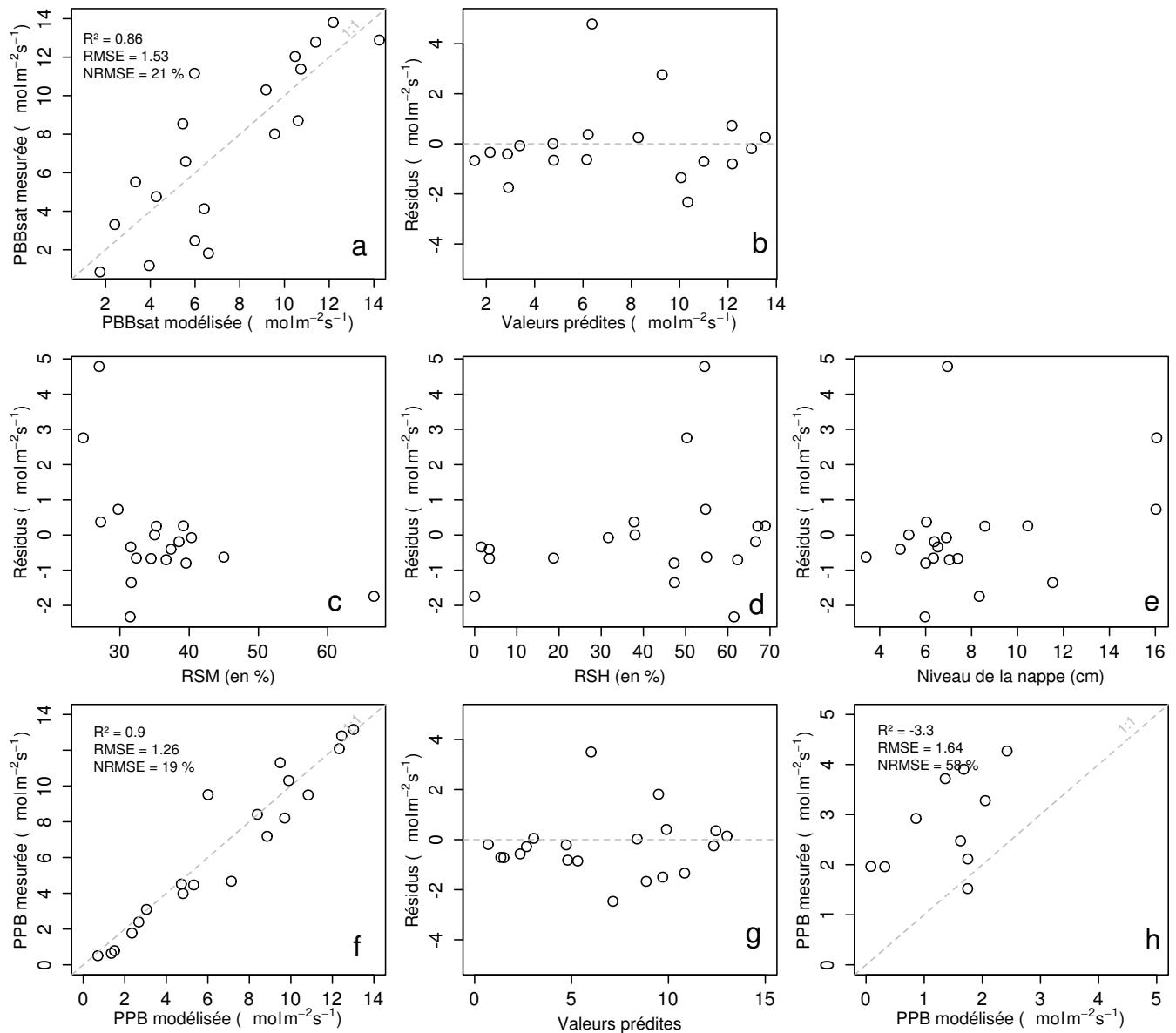


FIGURE 3.12 – Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PBBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E).

Tableau 3.2 – Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.

	par	valeur	se	pval	-10 %	+10 %	AIC
PPB-1 – équations 3.4 et 3.5							95
a	26.23	62.07	0.68		-9.7	+9.6	
b	53.68	61.27	0.39		+43.7	-35.1	
c	27.21	28.56	0.35		-22.5	+21.9	
i	1.84	21.6	0.93		-0.4	+0.4	
PPB-2 – équations 3.6 et 3.5							80
a	39.44	18.89	0.05		-11.8	+11.5	
b	40.27	19.11	0.05		+15.8	-17.2	
c	25.23	14.35	0.1		-8.1	+6.7	
d	-3.73	3.49	0.3		+2.8	-2.8	
i	0.26	0.25	0.31		-1.3	+1.1	
RE-1 – équation 3.7							47
a	0.34	0.08	0		-10	+10	
b	0.10	0.01	0		-22.6	+29.9	
RE-2 – équation 3.8							37
a	0.92	0.34	0.02		-7.3	+7.3	
b	0.09	0.01	0.00		-19.5	24.7	
c	0.14	0.09	0.14		+2.7	-2.7	
RE-3 – équation 3.9							35
a	0	0	0.01		-3.9	+3.9	
b	0.08	0.01	0		-18.8	+23.6	
c	0.33	0.06	0		-6.1	+6.1	
FCH4 – équation 3.10							
a	0	0	0.48		-10	+10	
b	13.01	2.82	0		-43.9	+79.2	

importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation (Figure 3.12–h). Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle, intégrant la végétation, permet de diminuer de façon importante l'erreur associée à l'estimation des paramètres de l'équation.

Dans la suite du texte le modèle permettant d'estimer la PPB à partir des équations 3.4 et 3.5 sera nommé **PPB-1** et celui utilisant les équations 3.5 et 3.6 sera nommée **PPB-2**.

3.3. Résultats

1348 **Respiration de l'écosystème**

1349 La relation exponentielle entre la RE et la température est reconnue ([Luo et Zhou](#),
1350 [2006c](#)), et la RE est estimée avec l'équation :

$$RE = a * \exp(b * T) \quad (3.7)$$

1351 La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 %
1352 des variations de la respiration de l'écosystème avec une NRMSE de 18 % (Figure [3.13](#)–
1353 a) et un AIC de 47. Les résidus de cette équation sont répartis de façon non-biaisée
1354 (Figure [3.13](#)–b). L'évaluation de ce modèle montre une NRMSE de 35 % avec une
1355 tendance à sous-estimer les valeurs mesurées (Figure [3.13](#)–c). Une légère tendance, est
1356 visible entre les résidus et l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la
1357 strate herbacée (Figure [3.13](#)–d,e) mais pas avec le niveau de la nappe (Figure [3.13](#)–f).
1358 Très souvent utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proches mais moins
1359 bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus (Annexe F, figure [14](#)). On
1360 adapte l'équation [3.7](#) pour intégrer le signal de végétation de deux façon, avec l'IV :

$$RE = (a * IV + c) * \exp(b * T) \quad (3.8)$$

1361 Et avec le seul pourcentage de recouvrement des herbacées (RSH) qui contrôle en
1362 grande partie l'IV (Figure [3.5](#))

$$RE = (a * RSH + c) * \exp(b * T) \quad (3.9)$$

1363 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure [3.14](#)-a,b
1364 et [3.14](#)-d,e respectivement. Dans les deux cas, la NRMSE diminue pour avoisiner 13 %,
1365 avec des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'AIC diminue également
1366 jusqu'à 37 et 35 respectivement pour les équations [3.8](#) et [3.9](#). L'évaluation de ces deux
1367 équations montre cependant des différences : D'une part l'équation [3.8](#) ne permet pas
1368 de diminuer la NRMSE (34 %) et est très proche des 35 % calculés pour l'évaluation

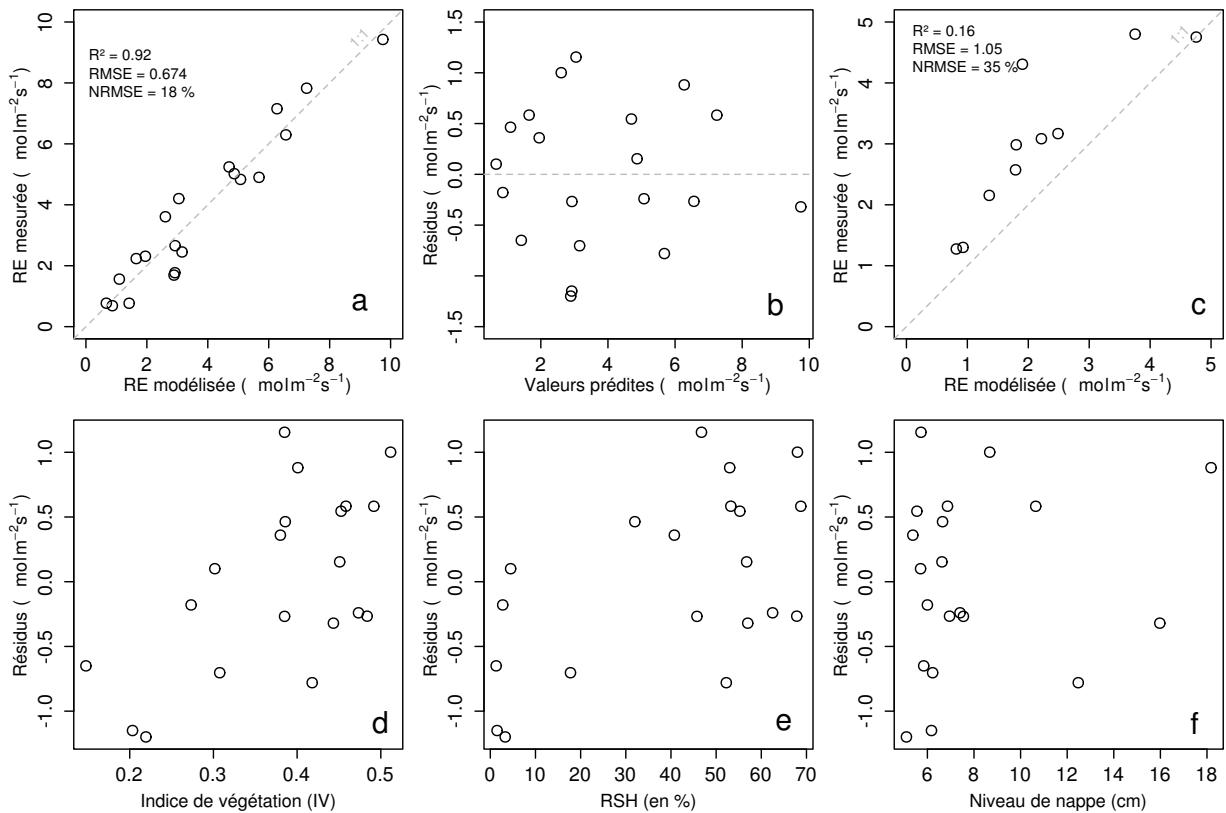


FIGURE 3.13 – Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E)). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e).

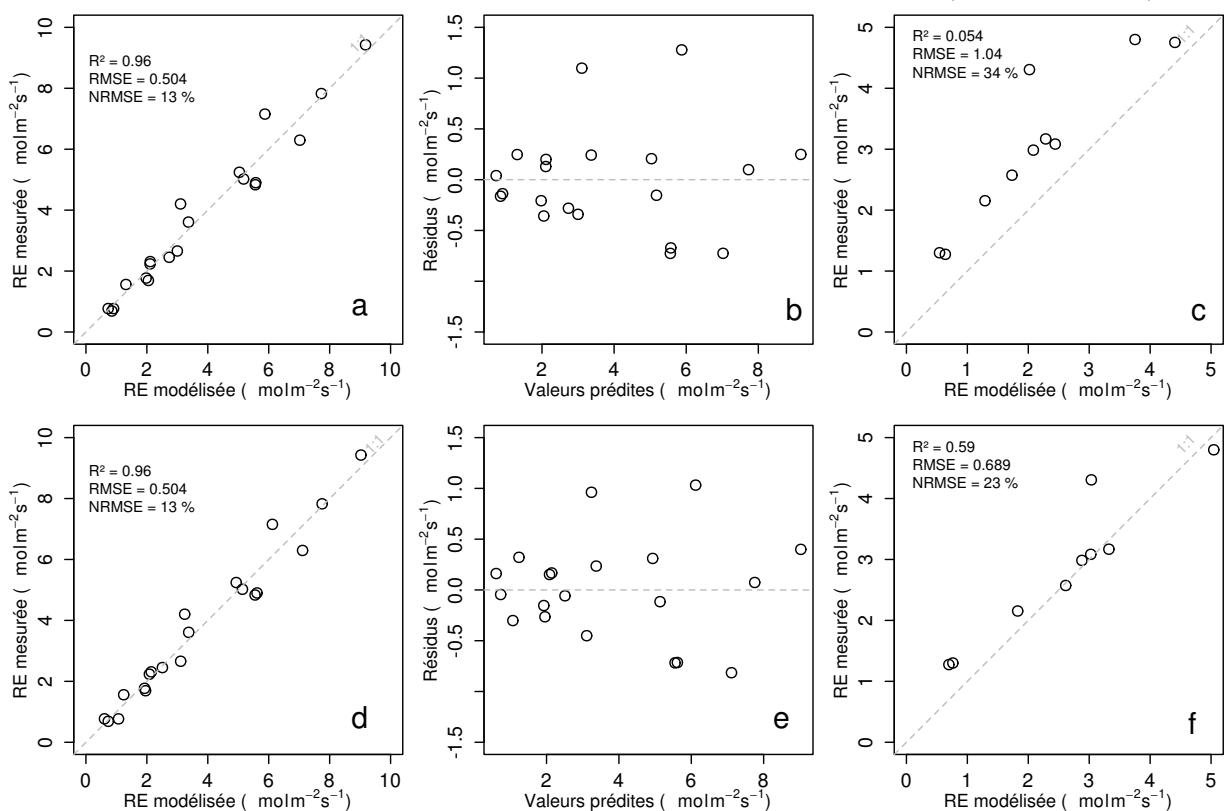


FIGURE 3.14 – Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de données indépendant (graphes c et f, annexe E)).

3.3. Résultats

du modèle n'intégrant pas la végétation (Figure 3.14-c). D'autre part l'évaluation de l'équation 3.9 montre une NRMSE plus faible de 23 % (Figure 3.14-f). Les paramètres des différentes équations sont présentés dans le tableau 3.2 ; les modèles **RE-1**, **RE-2**, et **RE-3** correspondent respectivement aux équations 3.7, 3.8 et 3.9. À l'inverse de la PPB les paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2, une significativité importante (p-value < 0,05) et une NRMSE faible (Tableau 3.2).

Flux de CH₄

Les relations entre les facteurs contrôlant mesurés et les flux de CH₄ sont moins claires que celles concernant le CO₂. La corrélation la plus importante est liée à la végétation (Figure 3.10). Les flux de CH₄ ne montrent pas de tendance à augmenter de façon exponentielle avec la température de l'air. Cependant cette relation se renforce d'autant plus que l'on utilise des températures mesurées à forte profondeur (Figure 3.15). Souvent utilisées les températures proches du niveau de nappe ont des R² inférieurs à 0,50. Au delà, les R² sont supérieurs à 0,50, mais l'ensemble des placettes n'est plus représenté, certaines placettes n'ayant pas une épaisseur de tourbe supérieure ou égale à 30 cm. Le CH₄ ne montre pas de relation particulière avec le niveau de la nappe. Les relations entre les flux de CH₄ et la végétation étant les plus significatives, elles ont été modélisées avec l'équation suivante :

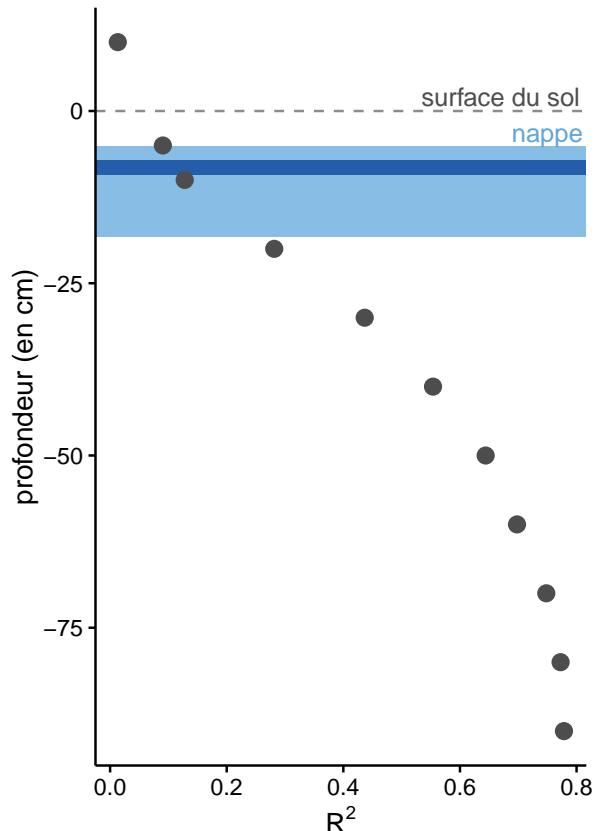


FIGURE 3.15 – Évolution du R² de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.

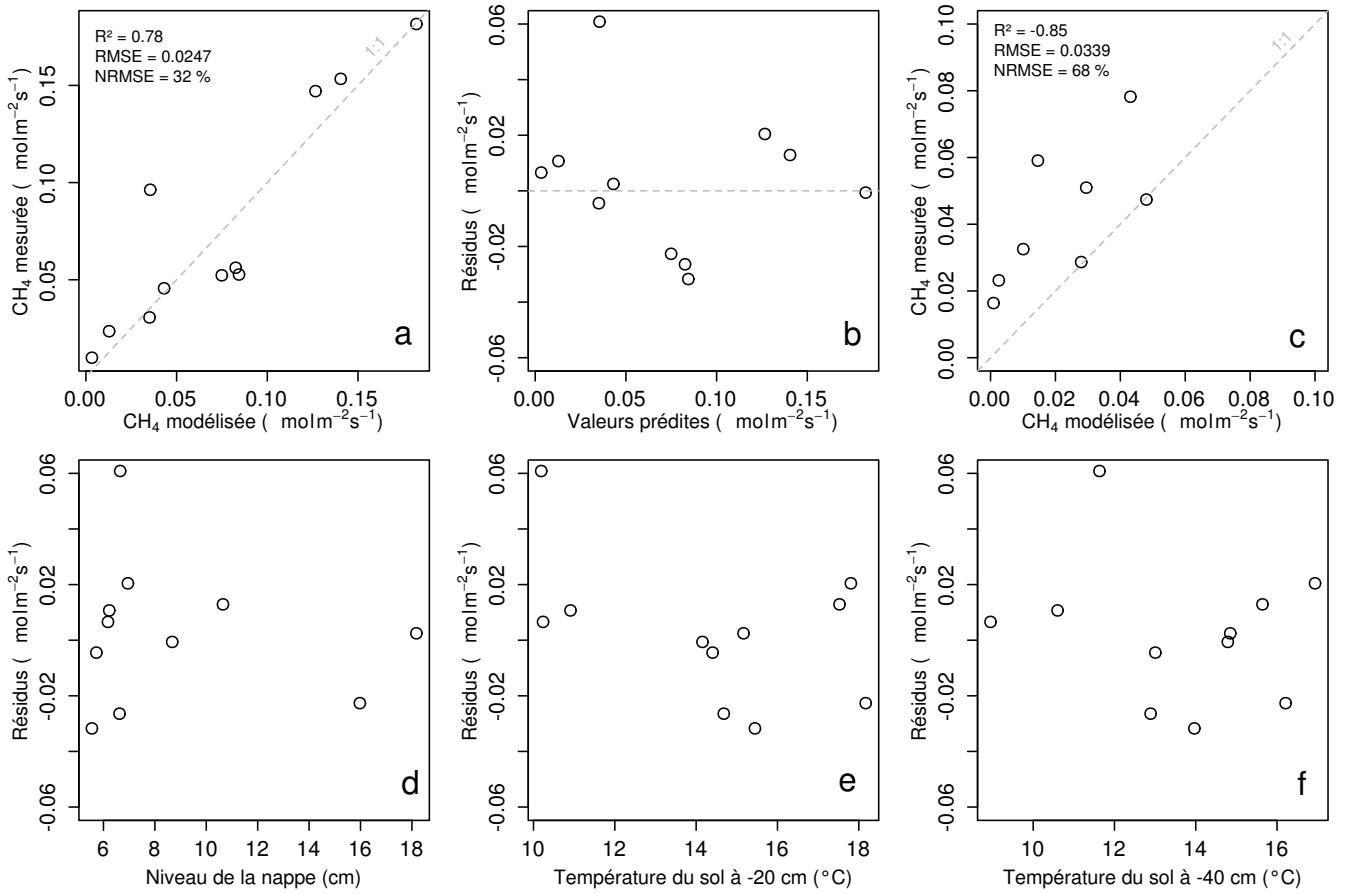


FIGURE 3.16 – Calibration des flux de CH₄ avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphes d,e,f).

$$F_{CH_4} = a * \exp(b * IV) \quad (3.10)$$

1396 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-
 1397 gure 3.16), car il explique 78 % de la variabilité des flux CH₄ avec une NRMSE de
 1398 32 % (Figure 3.16-a). Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette
 1399 équation et les facteurs contrôlant mesurés (Figure 3.16-d,e,f).

1400 L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer les flux de CH₄
 1401 et une NRMSE qui double par rapport à la phase de calibration en atteignant 68 %
 1402 (Figure 3.16-c). Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.10 sont
 1403 visibles dans le tableau 3.2 sous le nom FCH4.

¹⁴⁰⁴ **3.3.3 Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème**

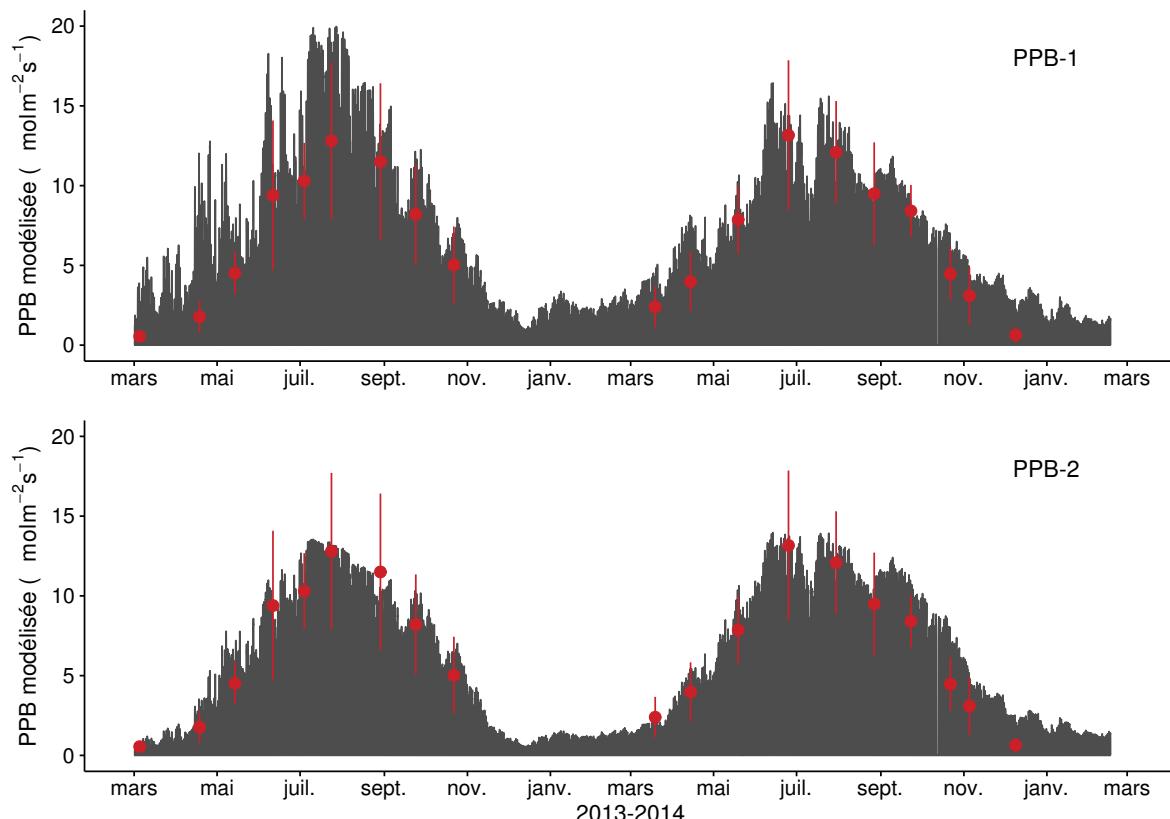


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

¹⁴⁰⁵ Les interpolations des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de
¹⁴⁰⁶ celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les surfaces grises présentes sur la figure 3.17
¹⁴⁰⁷ sont liées au fait que la PPB tombe à zéro toutes les nuits. Globalement le modèle PPB-
¹⁴⁰⁸ 2 semble mieux représenter les moyennes des flux mesurés sur le site. Dans les deux cas
¹⁴⁰⁹ les modèles semblent sur-estimer les valeurs de PPB mesurées fin 2014 et sous-estimer
¹⁴¹⁰ la PPB en été (en 2013 principalement pour PPB-1 et les 2 années pour PPB-2).

¹⁴¹¹ Pour la RE, l'interpolation reproduit également les variations saisonnières mesurées
¹⁴¹² (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proches des gammes interpo-
¹⁴¹³ lées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'interpo-
¹⁴¹⁴ lation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).
¹⁴¹⁵ L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue les valeurs maxi-
¹⁴¹⁶ mum de la RE modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

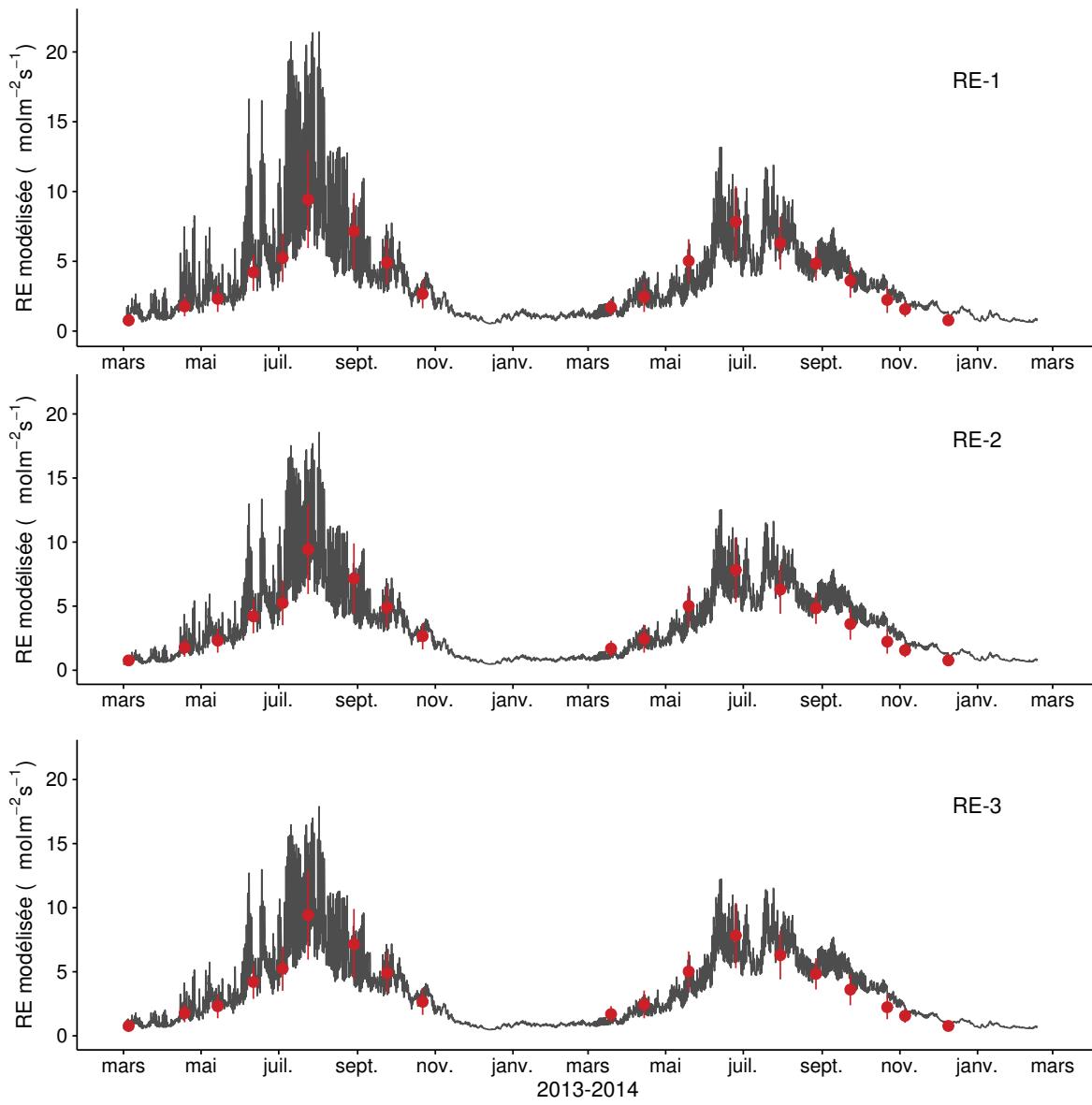


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

3.3. Résultats

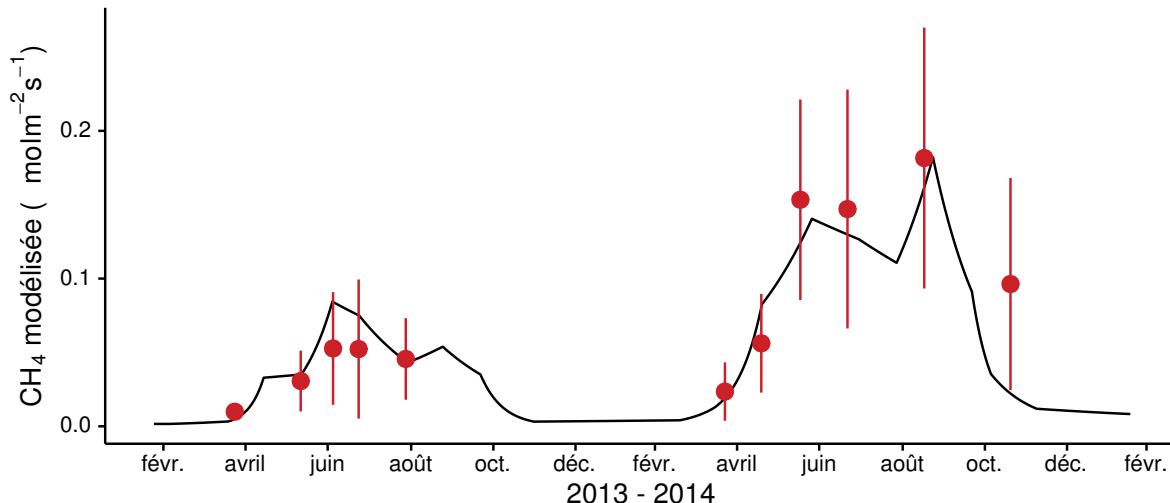


FIGURE 3.19 – Flux de CO₂ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

Tableau 3.3 – Cumul annuel des flux, en gC m⁻² an⁻¹, en fonction des modèles utilisés.

ID	Flux	équation	2013	2014	moyen
PPB-1	PPB	3.4 et 3.5	1322 ± 410	1258 ± 390	1290 ± 400
PPB-2		3.6 et 3.5	957 ± 182	1184 ± 225	1070 ± 203
RE-1	RE	3.7	1337 ± 241	1235 ± 222	1286 ± 231
RE-2		3.8	1232 ± 160	1310 ± 170	1271 ± 165
RE-3		3.9	1240 ± 161	1281 ± 167	1261 ± 164
FCH4	CH4	3.10	10 ± 3	24 ± 8	17 ± 5
FCOD	COD	3.2	8 ± 1	16 ± 1	12 ± 1

¹⁴¹⁷ Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

¹⁴¹⁸ Dans l'ensemble l'estimation du CH₄ semble rendre compte de la différence de flux
¹⁴¹⁹ mesuré en 2013 et en 2014.

¹⁴²⁰ La différence sur les cumuls quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation
¹⁴²¹ est moindre : environ 26 gC m⁻² an⁻¹ (tableau 3.4).

¹⁴²² Les flux interpolés à une fréquence horaire puis sommés par année sont présentés
¹⁴²³ dans le tableau 3.3 pour les différents modèles utilisés. Sur les deux années, selon le mo-
¹⁴²⁴ dèle utilisé, le flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour
¹⁴²⁵ PPB-2 et PPB-1 respectivement. On observe une différence entre les deux modèles :
¹⁴²⁶ celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus
¹⁴²⁷ important en 2013 qu'en 2014, tandis que le modèle prenant en compte la végétation

Tableau 3.4 – Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan

combinaison de modèles	2013	2014	moyen
PPB-1, RE-1, FCH4	-33 ± 6	-18 ± 0	-26 ± 4
PPB-1, RE-3, FCH4	$+64 \pm 16$	-64 ± 11	$+0 \pm 3$
PPB-2, RE-1, FCH4	-398 ± 70	-91 ± 14	-245 ± 44
PPB-2, RE-3, FCH4	-301 ± 47	-138 ± 20	-220 ± 33

¹⁴²⁸ (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation
¹⁴²⁹ minimise également l'incertitude de l'estimation, la divisant approximativement par
¹⁴³⁰ deux.

¹⁴³¹ L'intégration de la végétation change également la différence entre 2013 et 2014 de
¹⁴³² la RE. Lorsque la végétation est intégrée (RE-2 et RE-3) la RE est supérieure en 2014.
¹⁴³³ Lorsqu'elle ne l'est pas elle est supérieure en 2013. Ces différences restent inférieures à
¹⁴³⁴ l'incertitude liée aux flux estimés et on observe une grande proximité dans les valeurs
¹⁴³⁵ des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart maximum
¹⁴³⁶ de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

¹⁴³⁷ Les flux de CH_4 estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faibles que
¹⁴³⁸ les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH_4 est au moins deux fois plus important
¹⁴³⁹ en 2014 qu'en 2013.

¹⁴⁴⁰ Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-2, non
¹⁴⁴¹ présenté car très proche de RE-3) varient de $-245 \pm 44 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à $0 \pm 3 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
¹⁴⁴² stocké dans la tourbière (Tableau 3.4). L'intégration de la végétation dans la modélisa-
¹⁴⁴³ tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà
¹⁴⁴⁴ de $-200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, avec une différence entre les bilans de $220 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ environ.

¹⁴⁴⁵ Carbone organique dissout

¹⁴⁴⁶ La quantité de COD sortant de la tourbière est estimée à $8 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2013 et
¹⁴⁴⁷ $16 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2014 (Tableau 3.3). Les concentrations moyennes en COD mesurées
¹⁴⁴⁸ à l'exutoire sont très proches pour les deux années $18,6$ et $18,3 \text{ mg l}^{-1}$ respectivement.
¹⁴⁴⁹ Par contre la quantité d'eau sortant de l'écosystème est plus importante en 2014 avec

3.3. Résultats

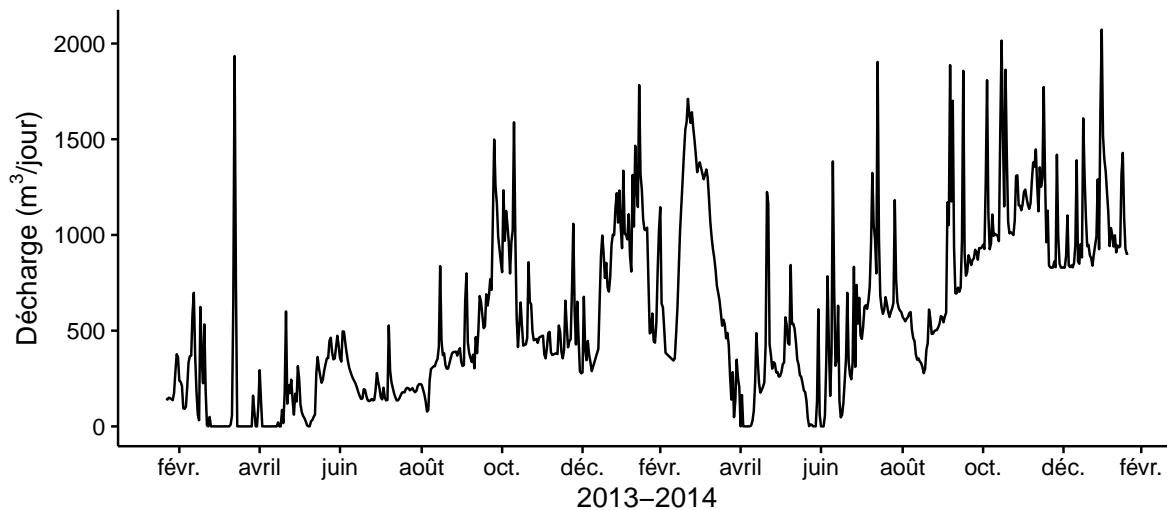


FIGURE 3.20 – Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet *et al.* (2013).

1450 un export aux alentours de 1000 m³ par jour entre octobre 2014 et février 2015 (Fi-
1451 gure 3.20).

1452 Représentativité locale du bilan de CO₂

1453 Il est possible d'avoir une indication sur la représentativité locale des modèles ca-
1454 librés à l'échelle de l'écosystème en recalculant les flux mesurés sur chaque placette à
1455 l'aide des modèles en question et en recalculant une RMSE (Figure 3.21).

1456 Que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°5 a systématiquement une NRMSE
1457 significativement plus élevée que les autres (Figure 3.21).

1458 Pour la PPB et si l'on excepte la placette n°5, les estimations à l'échelle de l'éco-
1459 système permettent de représenter les placettes avec une NRMSE comprise entre 20 et
1460 90 % pour PPB-1 et entre 30 et 100 % pour PPB-2. PPB-1 et PPB-2 ont une distribu-
1461 tion des valeurs de NRMSE relativement similaire.

1462 La NRMSE de RE-1 est comprise entre 20 et 100 %, celle de RE-3 entre 20 et 80 %.
1463 La majorité des placettes ont une NRMSE d'environ 55 % pour RE-1 et d'environ 40 %
1464 pour RE-3 (Figure 3.21). Le modèle RE-3 a des valeurs plus faibles et une distribution
1465 plus homogène de la NRMSE que RE-1, avec davantage de placettes en dessous de
1466 50 % (12 contre 8).

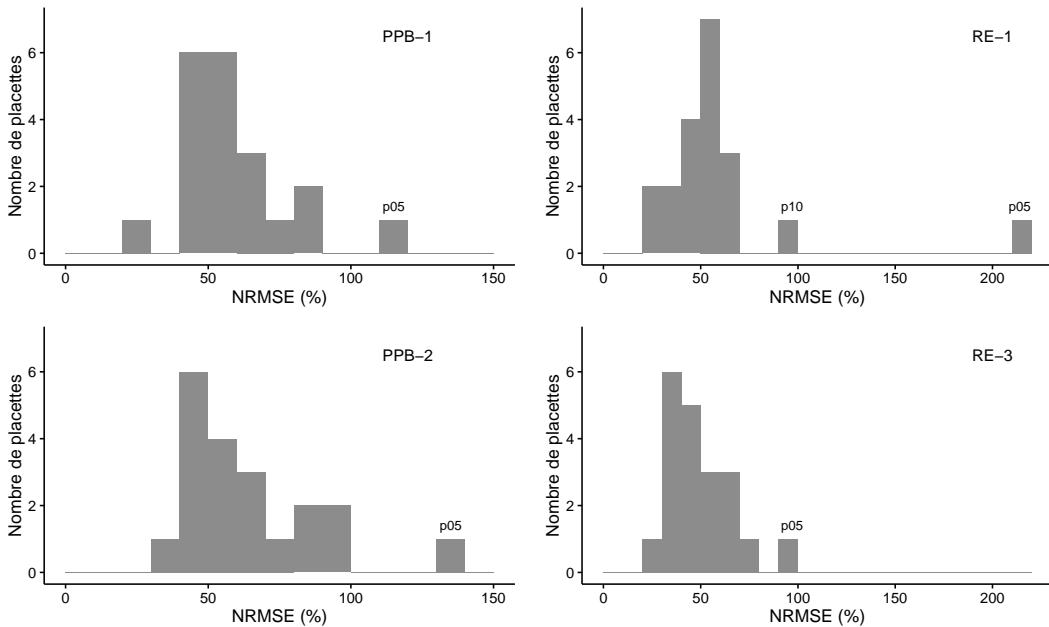


FIGURE 3.21 – Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO₂

Calibration par groupe de placettes

La classification hiérarchique a permis de distinguer 4 groupes de végétation (Figure 3.3). Dans le groupe Mousse, la strate muscinale est majoritaire avec un recouvrement moyen de 91 %, et des recouvrements inférieurs à 35 et 15 % pour les strates herbacées et arbustives respectivement (Figure 3.22). Le groupe Mix est le plus homogène avec un recouvrement moyen des strates muscinale et arbustive de 63 et 58 %. C'est également le groupe dans lequel il y a le moins d'herbacées (24 %). Dans le groupe Herbe, la strate herbacée est majoritaire avec un recouvrement moyen de 63 %, la strate arbustive est moins présente (19 % en moyenne) et la strate muscinale est absente ($\approx 1\%$). La strate muscinale est également absente, dans le groupe Arbuste ($\approx 1\%$), dans lequel la strate herbacée à un recouvrement de 33 % et la strate arbustive de 65 %.

Les flux, calculés pour chaque groupe à partir des mêmes équations que celles utilisées à l'échelle de l'écosystème entier, ont des NRMSE plus importantes : de 41 à 66 % pour RE-1 et RE-3 et de 39 à 65 % pour PPB-1 et PPB-2 (Tableau 3.5).

3.3. Résultats

1483 Les flux de RE estimés en regroupant les placettes sont du même ordre de grandeur
1484 que ceux estimés pour l'ensemble de l'écosystème : entre 975 ± 648 et $1453 \pm 740 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
1485 pour RE-1 et RE-3 (Tableau 3.5). Les groupes Mix et Arbuste ont des flux similaires
1486 pour les deux modèles : 1365 ± 670 et $1237 \pm 582 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-1 et 1393 ± 681
1487 et $1274 \pm 576 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-3. Ces flux sont les plus proches de ceux estimés à
1488 l'échelle de l'écosystème (1286 ± 231 et $1261 \pm 164 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-1 et RE-3).
1489 La prise en compte de la végétation (RE-3) fait diminuer fortement le flux estimé pour
1490 le groupe Herbe dont la RE passe de 1453 ± 740 à $1115 \pm 455 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Parmi
1491 l'ensemble des groupes, le groupe Mousse à la RE la plus faible quel que soit le modèle
1492 considéré : 975 ± 648 et $1023 \pm 439 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ respectivement pour RE-1 et RE-3.

1493 Concernant la PPB, les estimations des modèles calibrés par groupes sont infé-
1494 rieures à celles calculées à l'échelle de l'écosystème. Ces relations sont à relativiser en
1495 considération des fortes incertitudes (Tableau 3.5). Ainsi les estimations par groupes
1496 de PPB-1 ont des valeurs comprises entre 886 ± 501 et $1065 \pm 465 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, contre
1497 $1290 \pm 400 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et les estimation de PPB-2 varient de 808 ± 387 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$,
1498 par rapport à $1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à l'échelle de l'écosystème. Seules la PPB du
1499 groupe Herbe estimée avec PPB-2 est supérieure aux estimations faites pour l'en-
1500 semble des placettes. À l'inverse de la RE, l'intégration de la végétation augmente, de
1501 1056 ± 682 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, le flux du groupe Herbe. En revanche, comme
1502 pour la RE, le groupe Mousse est celui dont les flux sont les plus faibles (886 ± 501 et
1503 $808 \pm 387 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour PPB-1 et PPB-2).

1504 Pour la PPB, les estimations de PPB-1 sont systématiquement inférieures à celles
1505 réalisées à l'échelle de l'écosystème. Pour PPB-2 seul le groupe Herbe à une estimation
1506 supérieure. Les différences entre PPB-1 et PPB-2 sont plus importantes que celles
1507 observées pour RE, même si la plus grande différence (221) est observée pour le même
1508 groupe, le groupe Herbe. Le groupe Mix a cependant une différence du même ordre de
1509 grandeur (189), tandis que pour les deux autres groupes cette différence est plus faible
1510 (78 et 58 respectivement pour les groupes Mousse et Arbuste).

1511 En termes de bilan de CO₂, les groupes Arbuste et Mousse sont ceux qui sont

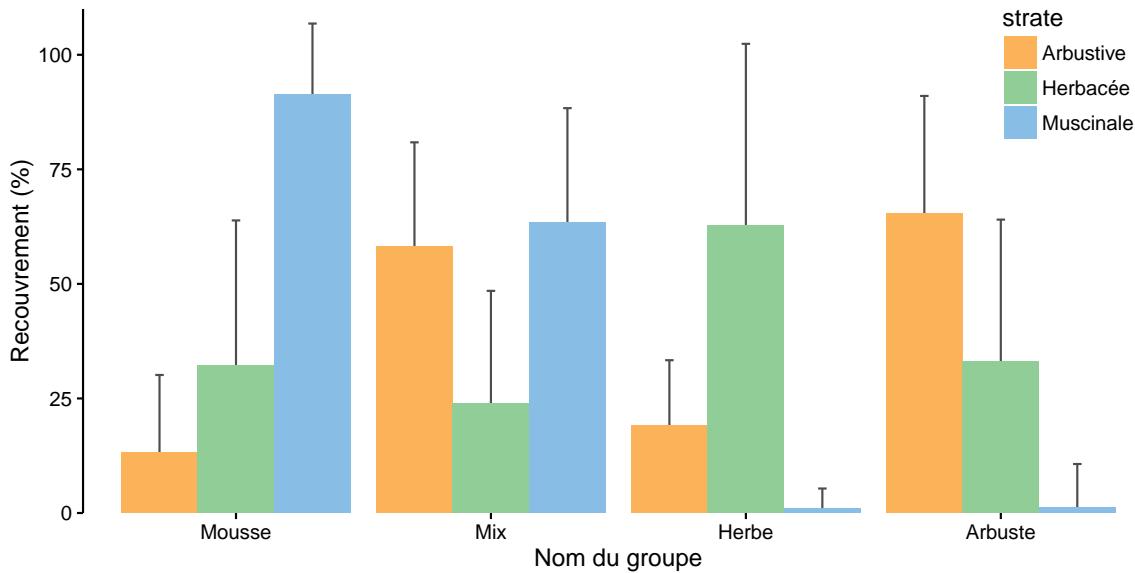


FIGURE 3.22 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représentent la déviation standard.

Tableau 3.5 – Cumul des flux de CO₂ en gC m⁻² an⁻¹ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)

groupe	RE			PPB		
	valeur	R ²	NRMSE	valeur	R ²	NRMSE
	RE-1			PPB-1		
Mousse	975	0,22	66,48	886	0,42	56,54
Mix	1365	0,58	49,09	1065	0,56	43,70
Herbe	1453	0,56	50,93	1056	0,42	64,66
Arbuste	1237	0,49	47,02	895	0,31	58,86
	RE-3			PPB-2		
Mousse	1023	0,68	42,91	808	0,58	47,92
Mix	1393	0,58	48,88	876	0,65	38,93
Herbe	1115	0,72	40,84	1277	0,65	50,30
Arbuste	1274	0,53	45,25	953	0,46	52,14

le moins impactés par le choix des modèles (Tableau 3.6). Quand la végétation n'est pas prise en compte pour l'estimation de la RE (modèle RE-1), le groupe Mousse est celui dont le bilan est le moins négatif. Quand la végétation est prise en compte (modèle RE-3) c'est le groupe Herbe qui perd le moins de carbone (PPB-1, RE-3) voire qui en stocke (PPB-2, RE-3). Les groupes Mix et Arbustes ont des valeurs de bilan généralement proches quand la végétation n'est pas prise en compte dans l'estimation de la PPB.

3.3. Résultats

Tableau 3.6 – Bilan de CO₂ par groupe de végétation (en gC m⁻² an⁻¹) avec différentes combinaisons de modèles. La dernière colonne représente de bilan de CO₂ à l'échelle de l'écosystème.

Modèles	Mousse	Mix	Herbe	Arbuste
PPB-1, RE-1	−90 ± 55	−300 ± 140	−397 ± 225	−341 ± 178
PPB-1, RE-3	−138 ± 67	−328 ± 153	−59 ± 31	−378 ± 193
PPB-2, RE-1	−168 ± 97	−489 ± 221	−175 ± 89	−284 ± 140
PPB-2, RE-3	−216 ± 97	−517 ± 233	+162 ± 74	−321 ± 155

1519 Calibration par placette

1520 Les modèles RE-1, RE-3 ont pu être calibré pour l'ensemble des 20 placettes et
1521 le modèle PPB-2 pour 17 d'entre elles. Le modèle RE-2, proche de RE-3 n'a pas été
1522 calibré. Quant au modèle PPB-1, la calibration par placette ne convergeant pas pour
1523 la moitié d'entre elles, il n'a pas été pris en compte par la suite. Il faut noter que la
1524 dispersion importante de points rend l'estimation des paramètres limitée en termes de
1525 significativité. Par ailleurs que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°10 semble
1526 avoir un comportement particulier.

1527 Les R² du modèle PPB-2, à l'exception de la placette n°10 , varient entre 0,5 et 0,9.
1528 La NRMSE se distribue entre 20 et 60 %, ces valeurs sont supérieures à celles du modèle
1529 calibré à l'échelle de l'écosystème (19 %, Figure 3.14-d et 3.24)). Les paramètres du
1530 modèle PPB-2 varient de façon importante, entre −6,1 et 66 pour a, entre 23,9 et 90,4
1531 pour b, entre 6,2 et 60,0 pour c et −10,7 et 27,1 pour d.

1532 Toujours à l'exception de la placette n°10, pour les modèles RE-1 et RE-3 on
1533 constate une distribution des R² au dessus de 0,5, avec 11 placettes au dessus de
1534 0,7 pour RE-1 et 15 pour RE-3. Les valeurs de leurs NRMSE sont généralement plus
1535 élevées que celles obtenues à l'échelle de l'écosystème : entre 20 et 55 % pour RE-1
1536 (contre 18 % à l'échelle de l'écosystème) et entre 15 et 50 % pour RE-3 (contre 13 %,
1537 Figure 3.13-a, 3.14-d et 3.23). Les paramètres varient dans des gammes similaires pour
1538 RE-1 et RE-3 entre 0 et 1,1 pour a (RE-1) et a+c (RE-3) et entre 0,04 et 0,11 pour le
1539 paramètre b.

1540 Sur les deux années, les quantités de carbone assimilées par la PPB (modèle PPB-

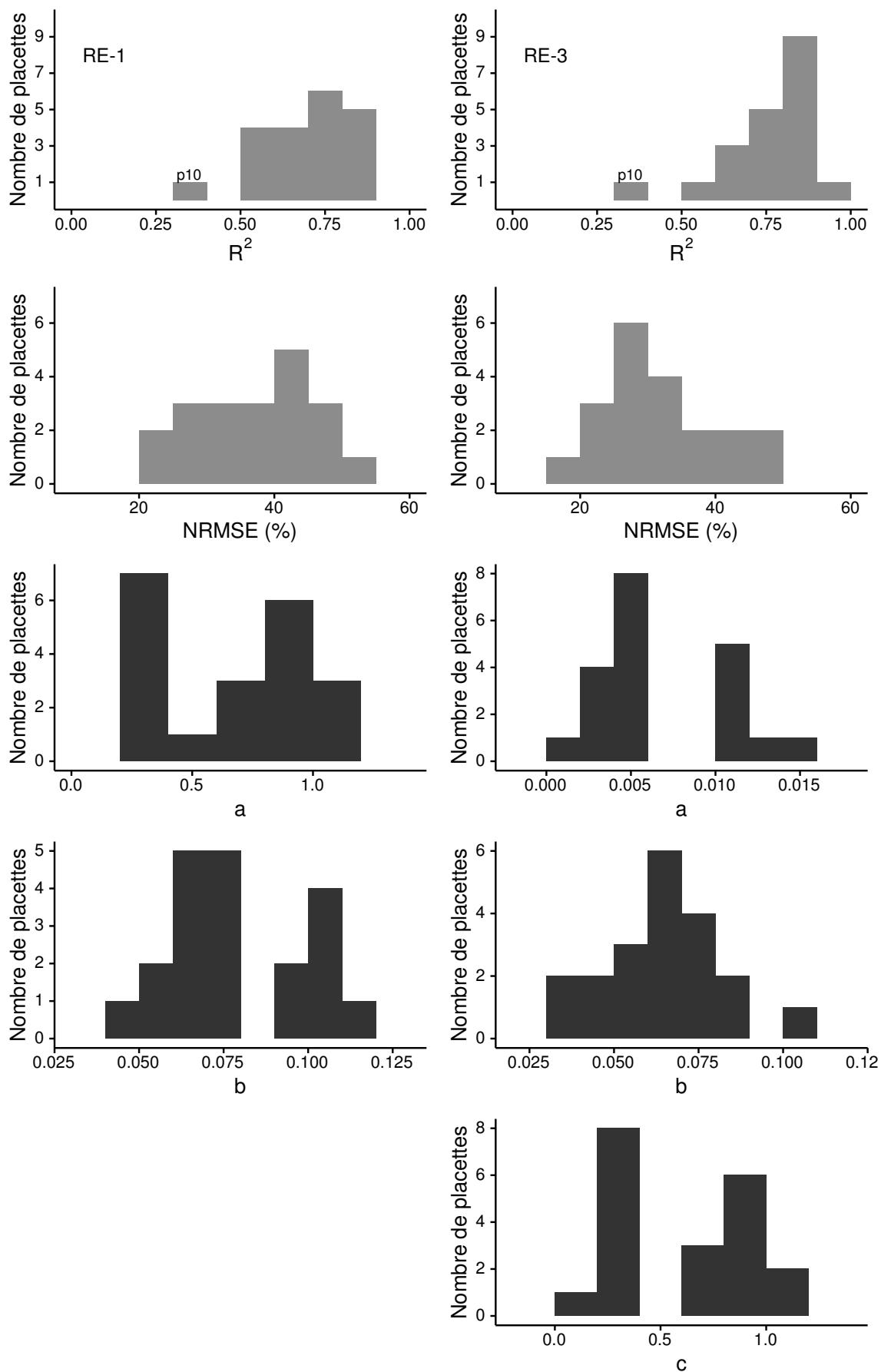


FIGURE 3.23 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette ($N=20$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

3.3. Résultats

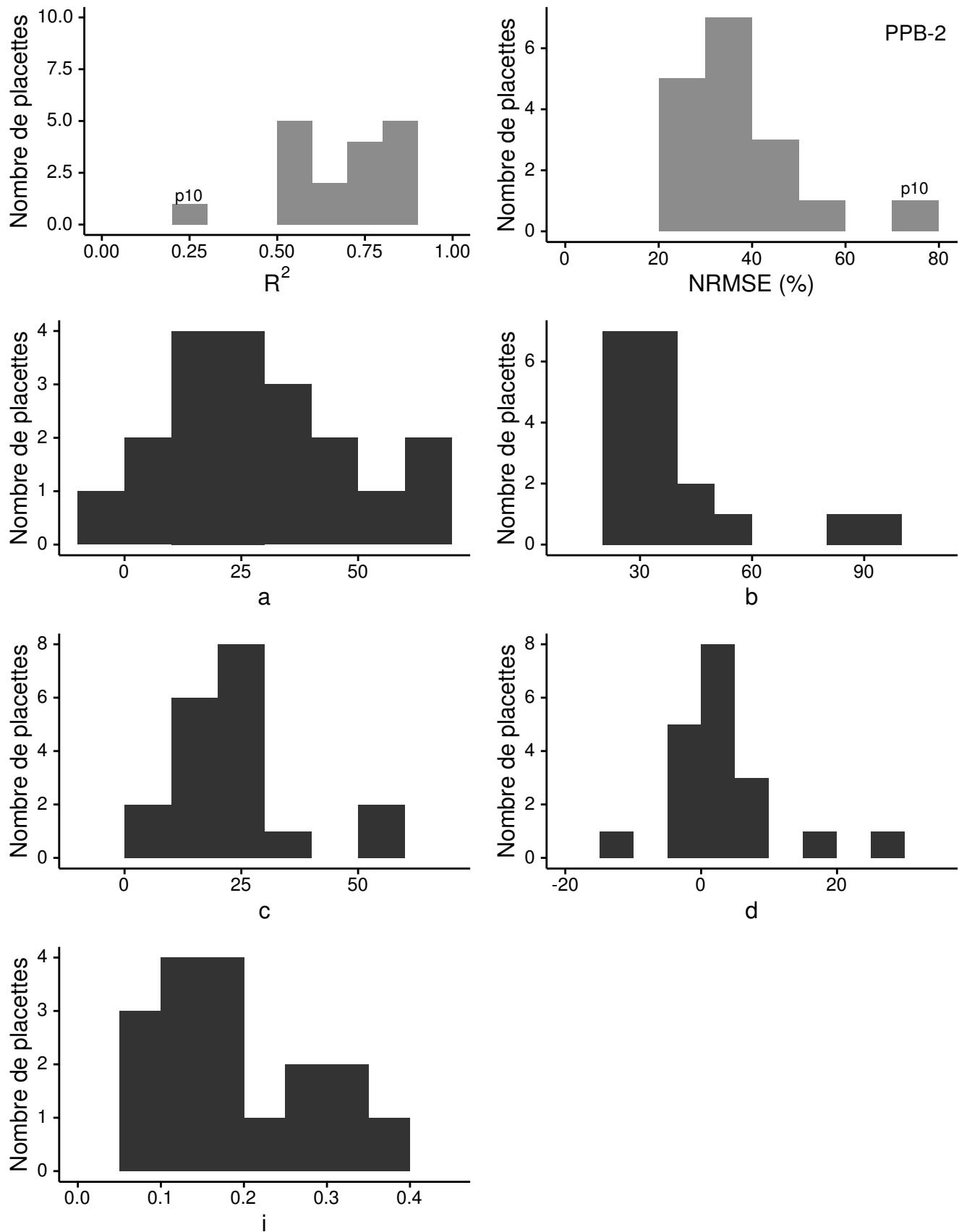


FIGURE 3.24 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette ($N=17$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

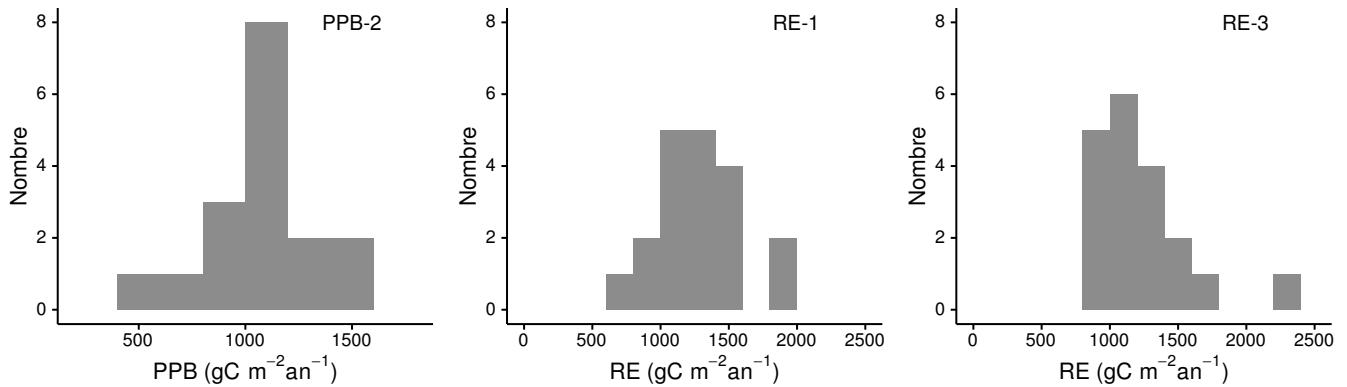


FIGURE 3.25 – Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)

1541 2) varient entre 507 et $1409\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$, avec une majorité des placettes autour de
 1542 $1100\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ et une moyenne de $1052 \pm 238\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$. Pour la RE, la dis-
 1543 tribution des flux du modèle RE-1 s'échelonne entre 633 et $1832\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ avec
 1544 une moyenne de $1275 \pm 314\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ et entre 828 et $2371\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ avec une
 1545 moyenne de $1218 \pm 363\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ pour le modèle RE-3.

1546 Enfin la répartition spatiale des flux calculés par placette, que ce soit la PPB ou la
 1547 RE, ne semble pas s'organiser suivant un gradient particulier (Annexe G).

1548 3.4 Discussion

1549 La discussion de ce chapitre, s'articule autour de quatre parties. La première concerne
 1550 les **modèles** calibrés à l'échelle de l'écosystème, leurs différences leurs qualités respec-
 1551 tives. La seconde détaille les différents **flux** estimés par ces modèles. Le(s) **bilan(s)** de
 1552 carbone issu(s) de ces flux sont exposés dans la troisième partie. Enfin, la quatrième
 1553 partie porte sur la **variabilité spatiale** des flux.

3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème**PPB**

À l'inverse du modèle PPB-2, le modèle PPB-1 ne prend pas en compte de façon directe la végétation. L'estimation des paramètres de PPB-1, lors de la phase de calibration, conduit à une incertitude forte : l'erreur standard est supérieure à 60 % pour les paramètres a et b et à 20 % pour les paramètres c et i (Tableau 3.2). Cette incertitude diminue pour PPB-2 avec l'intégration de l'IV, l'erreur est alors inférieure à 20 % pour l'ensemble des paramètres. Ces paramètres sont dans la gamme de ceux rapportés par June *et al.* (2004) : entre 23 et 296,5 $\mu\text{mole}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante, entre 28,4 et 55,7 °C pour la température optimale du transport et entre 13,9 et 30,2 °C pour la différence de température à laquelle PPBsat vaut e^1 . Lors de la phase de calibration, l'intégration de l'IV augmente la significativité des estimations et la représentativité des données mesurées.

Lors de l'évaluation et malgré une végétation similaire, l'augmentation de la NRMSE du modèle PPB-2, intégrant l'IV, est supérieure et dépasse (en valeur absolue) celle du modèle PPB-1. L'apport de l'IV dans l'estimation de la PPB n'est donc pas pertinent pour le jeu de données indépendant utilisé. Par ailleurs, l'intégration de l'IV à un effet beaucoup plus important en 2013 (l'estimation du flux diminue de 365 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), qu'en 2014 (diminution de 74 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$).

Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître importante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celles rencontrées par Worrall *et al.* (2009) qui compare différentes approches pour modéliser des flux de gaz avec des équations différentes.

L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisée (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Görres *et al.*, 2014), probablement à cause de la difficulté à prendre en compte ce signal. La diversité des espèces végétales rend difficile la mise en place de protocole de suivi non-destructif généralisable à un grand nombre

1582 d'espèces.

1583 Il semble que le modèle PPB-2 soit le plus pertinent pour estimer la PPB sur la
1584 tourbière de La Guette.

1585 **RE**

1586 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE améliore
1587 peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre les valeurs
1588 de la NRMSE est de 5 % (Figures 3.13-a et 3.14-a,d). En revanche lors de la phase
1589 d'évaluation, l'utilisation du recouvrement des herbacées améliore l'estimation de façon
1590 plus importante avec une différence de 11 % entre les valeurs de NRMSE. La différence
1591 apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou RE-3) est du même ordre de
1592 grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet de l'intégration de la végétation
1593 est limité avec une différence de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au maximum (entre RE-1 et RE-3),
1594 soit moins de 2 % du flux. L'intérêt de l'évaluation pour la RE ne réside pas tant dans
1595 la sélection d'une meilleure estimation des flux. Elle permet plutôt d'établir s'il est
1596 possible d'utiliser ou non un modèle dans un autre contexte. Ainsi on peut envisager
1597 d'utiliser le modèle RE-3 sur d'autres données issues du même site.

1598 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
1599 tante que celles de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception
1600 du paramètre c du modèle RE-2, ont une p-value inférieure à 0,05 (Tableau 3.2). La
1601 NRMSE calculée lors de l'évaluation de ces modèles est certes plus importante que
1602 celle issue de la calibration, mais elle reste faible. Ceci est particulièrement vrai pour
1603 le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 % (Figure 3.14-f). La RE semble donc mieux
1604 contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres plus fiable et une différence
1605 entre les estimations issues des différents modèles plus faible.

1606 Le modèle RE-3 semble être le plus pertinent pour estimer la RE sur la tourbière
1607 de La Guette

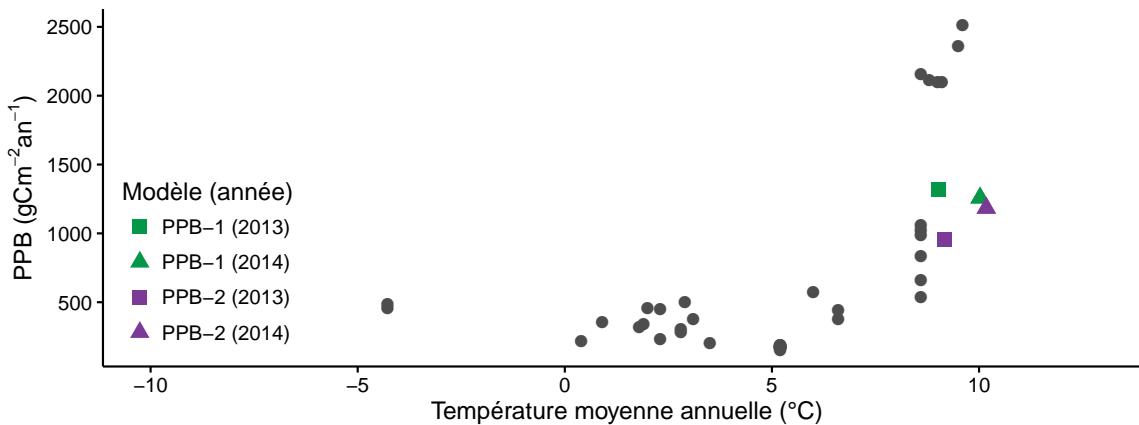


FIGURE 3.26 – Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

1608 **F_{CH₄}**

1609 La calibration des flux de CH₄ conduit à une erreur du même ordre de grandeur
 1610 que celle obtenue pour PPB-1 (Figure 3.16). L'évaluation du modèle fait doubler la
 1611 NRMSE et montre sa limite : son utilisation est nécessairement restreinte à cette étude
 1612 particulière.

1613 **3.4.2 Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette**

1614 **Représentativité à l'échelle globale**

1615 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m⁻² an⁻¹ selon
 1616 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont élevées, en comparaison avec la PPB esti-
 1617 mée par Trudeau *et al.* (2014) ou Peichl *et al.* (2014) dans des tourbières boréales. Elles
 1618 sont respectivement comprises 123 et 131 gC m⁻² an⁻¹ et entre 203 et 503 gC m⁻² an⁻¹.
 1619 C'est d'ailleurs dans ces gammes de valeurs, inférieures à celles relevées sur la tourbière
 1620 de La Guette, que sont comprises la majorité des estimations (Figure 3.26).

1621 Une première hypothèse permettant d'expliquer cet écart, est la différence entre les
 1622 températures moyennes sur les sites : -4,3 °C et 1,2 °C pour Trudeau *et al.* (2014) et
 1623 Peichl *et al.* (2014) respectivement. Ces températures sont bien plus faibles pour ces
 1624 sites que sur la tourbière de La Guette. Il semble que la PPB soit systématiquement

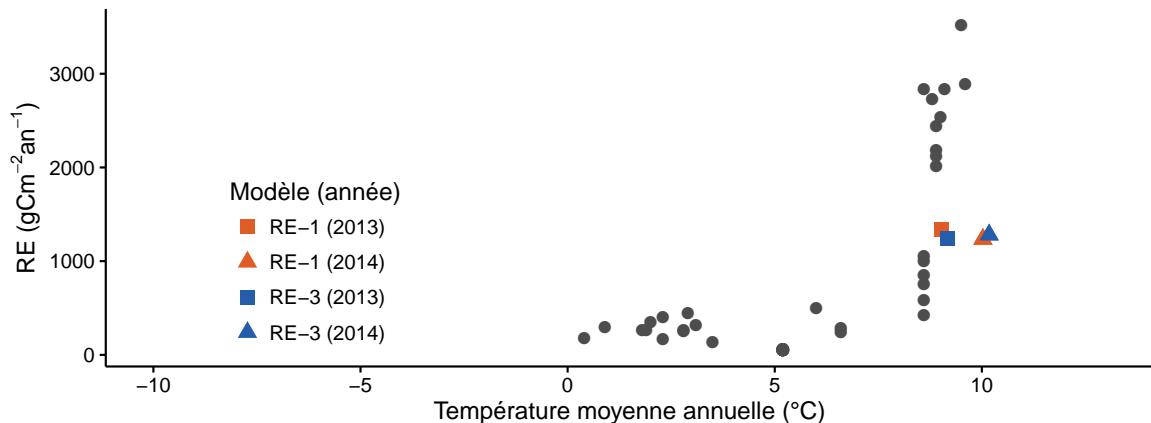


FIGURE 3.27 – Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

inférieure à $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ quand les températures moyennes annuelles ne dépassent pas 5°C . Au delà la gamme des flux est beaucoup plus large (Figure 3.26). Ainsi d'autres études faites à des latitudes plus basses et des températures moyennes annuelles plus fortes, montrent des estimations de la PPB plus proches de celles estimées sur la tourbière de La Guette. Entre 534 et $1058 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ par exemple pour Beyer *et al.* (2015), sur un site dont la température moyenne annuelle est de $8,6^\circ\text{C}$ et avec une végétation proche de celle observée sur la tourbière de La Guette (*Molinia caerulea*, *Eriophorum angustifolium*, *Sphagnum* spp).

Une part de l'explication de l'intensité de la PPB observée peut d'ailleurs être liée à la composition végétale du site. Ainsi, Jacobs *et al.* (2007) pour des prairies tourbeuses hollandaises, estimate des valeurs de PPB comprises entre 400 et $2000 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec une moyenne de $1300 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, Görres *et al.* (2014) trouvent des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et $2590 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, mais avec des niveaux de nappe d'eau plus faibles ($< -30 \text{ cm}$). La tourbière de La Guette est envahie par une végétation vasculaire, notamment herbacée. La comparer à des prairies tourbeuses est donc pertinent. Dans ces deux cas les valeurs de PPB observées sont plus élevées que celles de la tourbière de La Guette.

Les observations sur l'intensité des flux de la PPB sont également valables pour la respiration : la RE estimée sur la tourbière de La Guette est plus élevée que celles

3.4. Discussion

mesurées sur les tourbières boréales et plus faible que celles mesurées sur des prairies tourbeuses. La RE estimée sur la tourbière de La Guette est comprise entre 1232 et 1337 gC m⁻² an⁻¹ selon l'année et le modèle considéré (Figure 3.27). Les estimations de la RE sont très proches pour les deux années, ce qui est cohérent avec le niveau de nappe d'eau relativement similaire également observé. La différence de température de l'air entre 2013 et 2014 (9,1 et 10,1 °C respectivement) n'est pas suffisante pour observer une différence significative.

La comparaison de ces valeurs à celles des études citées précédemment, pour la PPB, montre qu'elles sont plus importantes que celles mesurées par Peichl *et al.* (2014) et Trudeau *et al.* (2014) (137 à 443 gC m⁻² an⁻¹ et 206 à 234 gC m⁻² an⁻¹ respectivement). Elles s'approchent également des valeurs mesurées par Beyer *et al.* (2015) (585 à 1052 gC m⁻² an⁻¹) et sont plus faibles que celles mesurées par Jacobs *et al.* (2007) ou Görres *et al.* (2014) (500 à 2000 gC m⁻² an⁻¹ et 2070 et 3500 gC m⁻² an⁻¹ respectivement). Comme pour la PPB, la température moyenne annuelle et la composition végétale des sites sont des explications possibles à ces observations.

De façon générale, les flux estimés sur la tourbière de La Guette sont cohérent avec les estimations relevées dans la littérature.

1661 Représentativité locale des flux de CO₂

Si l'on excepte la placette n°5, les modèles de la RE calibrés à l'échelle de l'écosystème permettent de représenter les placettes avec une NRMSE plus faible pour RE-3 par rapport à RE-1 : les pics des distributions sont autour de 40 et 55 % respectivement (Figure 3.21). Ces observations permettent de soutenir l'intérêt d'inclure l'indice de végétation dans la modélisation de la RE.

Pour la PPB (et toujours en excluant la placette n°5) la différence entre les deux modèles est moins forte (Figure 3.21). La majorité des placettes ayant une NRMSE d'environ 50 % pour les deux modèles. Pour chacun d'entre eux il y a autant de placettes ayant une NRMSE inférieure à 50 % (7) que de placettes ayant une NRMSE supérieure (13). Il ne semble par y avoir de différences significatives dans la représentativité locale

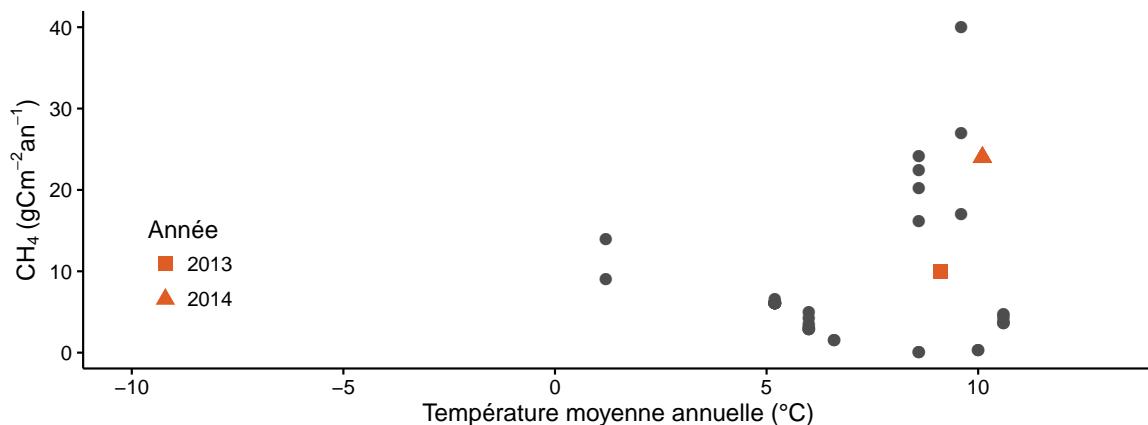


FIGURE 3.28 – Relation entre les flux de CH₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).

1672 des modèles PPB-1 et PPB-2.

1673 F_{CH_4}

1674 Comparés aux flux de CO₂, les flux de CH₄ mesurés sur la tourbière de La Guette
 1675 sont faibles : deux ordres de grandeur inférieurs. Ces flux sont dans la gamme des va-
 1676 leurs présentes dans la littérature, de 1 à 40 gC m⁻² an⁻¹ (Figure 3.28, (Nilsson *et al.*,
 1677 2001)). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celles mesurées par Nilsson *et al.*
 1678 (2008) (entre 9 et 14 gC m⁻² an⁻¹). L'absence d'étiage en 2014 expliquerait le double-
 1679 ment des flux en minimisant la zone aérobie et les possibilités d'oxydation du CH₄
 1680 (Lai, 2009). Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l'origine
 1681 de l'absence de relation entre ce dernier et les flux de CH₄. Ces observations corro-
 1682 borent les observations faites par Trudeau *et al.* (2012) et (à développer, de ref ds
 1683 trudeau2012)

1684 Le COD

1685 L'intensité des flux de COD estimés sur la tourbière de La Guette est très faible
 1686 comparée aux flux de CO₂. Par ailleurs, ils sont du même ordre de grandeur que les
 1687 flux de CH₄. Les quantités de COD exportées par la tourbière sont dans la gamme
 1688 de celles présentes dans la littérature. Elles sont plus faibles que celles estimées par
 1689 Worrall *et al.* (2009) (entre 10 et 86 gC m⁻² an⁻¹), mais plus importantes que celles

3.4. Discussion

1690 estimées par [Carroll et Crill \(1997\)](#) dans une tourbière de bas-marais d'Amérique
1691 du nord ($3,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou celles rapportées par [Waddington et Roulet \(2000\)](#)
1692 ($<6 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans une tourbière de haut-marais suédoise.

1693 Le doublement du flux de COD observé en 2014 par rapport à 2013 est lié à une
1694 quantité plus importante d'eau quittant la tourbière et présentant des concentrations
1695 en COD similaires (Figure 3.20). Dans le même temps le niveau de nappe moyen
1696 mesuré en 2014 est légèrement supérieur à celui mesuré en 2013 et les précipitations
1697 sont du même ordre de grandeur (Figure 2.5 et 2.4). Ces observations permettent de
1698 faire l'hypothèse que l'année 2013 a permis à la tourbière de reconstituer une partie de
1699 son stock d'eau perdu lors des années précédentes plus sèches.

1700 Incertitudes et limitations du bilan

1701 Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH_4 avec une NRMSE de
1702 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence importante
1703 montre que l'estimation des flux de CH_4 à l'aide de l'indice de végétation a permis
1704 l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les années 2013
1705 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche, température
1706 moyenne annuelle significativement différente) est limitée. L'importance faible du CH_4
1707 dans le bilan de carbone de la tourbière rend ces incertitudes moins critiques que celles
1708 faites sur l'estimation de la PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises
1709 en évidence par les fortes variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles
1710 sont la source des variations observées en termes de bilan. À l'inverse la RE est bien
1711 contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne
1712 dépassent pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1713 En outre le bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Différents élé-
1714 ments n'ont pas été pris en compte dans les mesures et l'établissement du bilan. La
1715 strate arborée notamment, largement présente dans certaines zones, n'est pas consi-
1716 dérée directement. Les zones, restreintes, de touradons également, de même que les
1717 arbustes dépassant la taille de la chambre ou encore les zones d'eau libre.

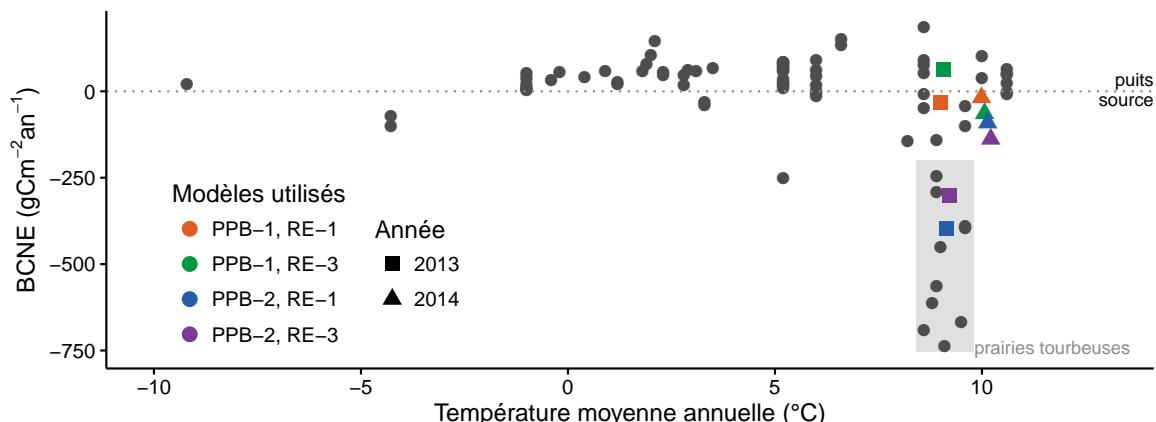


FIGURE 3.29 – Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}\text{C}$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

3.4.3 Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette

Puits ou source ?

En considérant les estimations qui semblent les plus pertinentes pour la PPB (PPB-2) et pour la RE (RE-3), on peut dire que la tourbière de La Guette est une source de carbone. Ainsi elle émet, en moyenne sur les deux années, environ $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Tableau 3.4). Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles mesurées dans des prairies tourbeuses (Figure 3.29). La tourbière est également une source de carbone plus importante en 2013 ($-301 \pm 47 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qu'en 2014 ($-138 \pm 20 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La légère baisse du niveau de la nappe d'eau en 2013 ne se traduit pas par une RE plus importante et cette différence est principalement liée à une hausse de la PPB. Cette hausse de la PPB est peut être liée à l'histoire du site : les années précédant les mesures sont sèches et ont pu amoindrir le potentiel de photosynthèse de l'écosystème, notamment de ses plantes pérennes (mousses et arbustes). Ce potentiel en cours de rétablissement pendant le suivi serait donc plus fort en 2014. Elles se rapprochent de celles mesurées dans des tourbières de bas-marais d'Amérique du nord : $-145 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Carroll et Crill, 1997) ou celles mesurées dans une autre tourbière de bas-marais en Allemagne ($-142 \text{ à } -565 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) mais utilisée comme prairie

3.4. Discussion

1736 permanente ([Beyer et al., 2015](#)).

1737 Importance relative des flux

1738 D'une manière générale, les bilans sont principalement fonction de l'intensité des
1739 flux de CO₂. Le CH₄ et le COD ont une place marginale en termes de quantité de
1740 carbone. Ces observations sont cohérentes avec d'autres études comme [Bortoluzzi et al.](#)
1741 ([2006](#)); [Worrall et al.](#) ([2009](#)). Cependant si le CH₄ ne semble pas jouer un rôle majeur
1742 sur le bilan de carbone de la tourbière de La Guette, il faut considérer le fait que
1743 seul le flux diffusif de CH₄ a pu être mesuré et estimé (c'est également le cas pour
1744 les études citées précédemment). Les émissions de CH₄ par ébullition sont exclues du
1745 bilan. Rarement estimé, ce flux peut représenter 17 à 66 % d'une émission ([Gogo et al.](#),
1746 [2011](#); [Christensen et al.](#), [2003](#)), et être potentiellement très fort : plus de 35 gC m⁻²
1747 par événement ([Glaser et Chanton, 2009](#)). La présence de végétaux vasculaires qui en
1748 transportant le CH₄ dans l'atmosphère diminuent la concentration en CH₄ dans le sol
1749 tendraient cependant à diminuer ce phénomène ([Chanton, 2005](#)).

1750 3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette

1751 Distribution des groupes de végétation

1752 Si quelques placettes proche géographiquement ont des recouvrements végétaux
1753 voisins (les placettes p18 et p19; p02, p03 et p04; p12, p14 et p16) les autres ne
1754 présentent pas un tel lien (Figure 3.30). Par ailleurs, au sein d'une même classe peuvent
1755 être rassemblées des placettes très éloignées spatialement, les placettes p01 et p15 par
1756 exemple ou les placettes p02 et p17 ou p09 et p20. Ceci montre une variabilité spatiale
1757 importante du recouvrement végétal mais également que cette variabilité ne semble pas
1758 répartie géographiquement, selon un gradient quelconque.

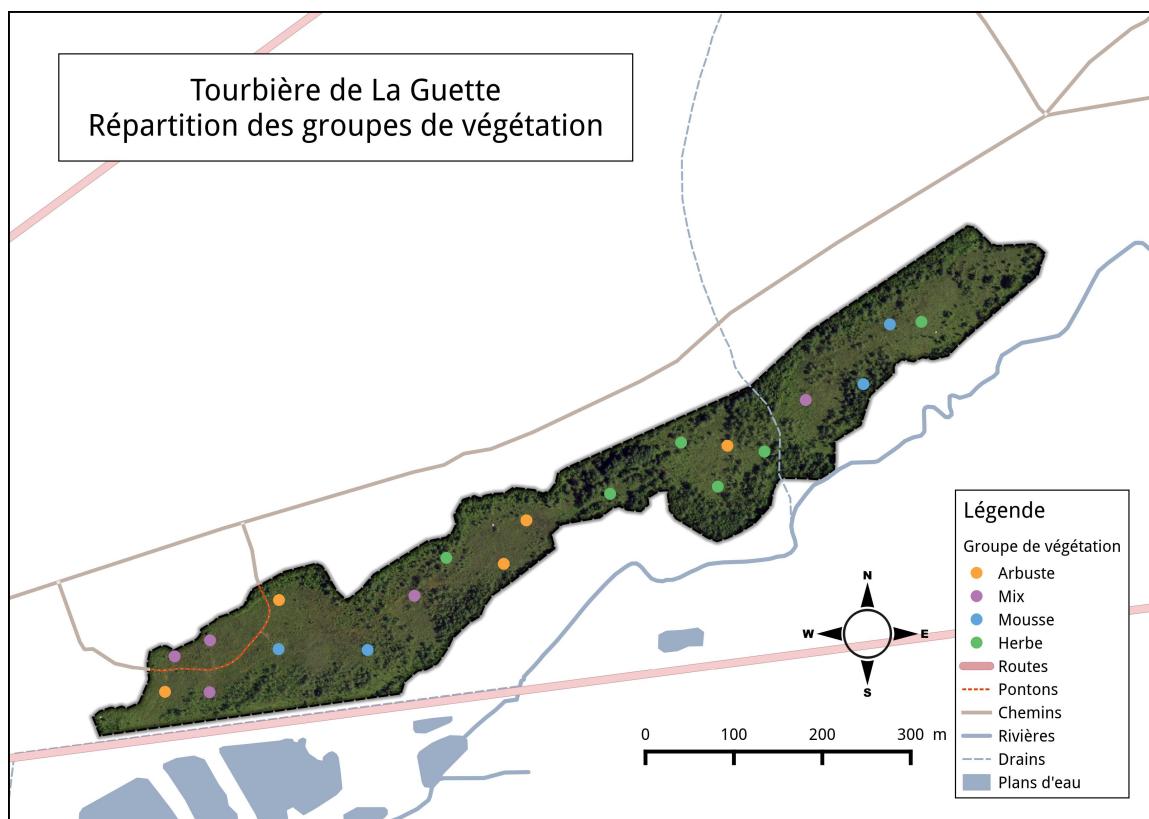


FIGURE 3.30 – Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.

1759 Effet du type de végétation majoritaire sur les flux et le bilan de CO₂

1760 L'estimation des flux par groupe de végétation montre que lorsque la strate mus-
 1761 cinale est la plus importante, l'intensité des flux est plus faible. Cette observation est
 1762 valable pour la PPB, et est cohérente avec la littérature qui rapporte une productivité
 1763 plus faible des sphagnes (notamment par rapport aux herbacées) (Rydin et Jeglum,
 1764 2013b; Beyer *et al.*, 2015). La RE du groupe Mousse est également plus faible que celle
 1765 des autres groupes. Dans ce cas le niveau élevé de la nappe d'eau et la proportion plus
 1766 faible de plantes vasculaires, qui permettent l'aération du milieu et la stimulation de
 1767 la RE par la libération d'excédents racinaires, peut expliquer la faible intensité du flux.

1768 Les groupes Mix et Arbustes sont proches et sont des sources de carbone impor-
 1769 tantes quelle que soit la combinaison de modèles. La RE de ces groupes est plutôt élevée
 1770 ($> 1200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), et est couplée à une PPB plutôt faible (située entre celle du
 1771 groupe Mousse et celle du groupe Herbe). Le point commun de ces deux groupes est la
 1772 proportion de la strate arbustive qui dépasse 50 %. Ceci est cohérent avec la croissance

3.4. Discussion

1773 limitée de la strate arbustive (par rapport à la strate herbacée) au cours de la saison
1774 de végétation (donc PPB plus faible) ([Rydin et Jeglum, 2013b](#)). La RE plus forte peut
1775 elle s'expliquer par la présence des racines.

1776 Le groupe Herbe est le plus particulier, son comportement varie de façon importante
1777 en fonction des modèles. C'est le seul groupe dont une des estimations du bilan de CO₂
1778 est positive (fonction puits). Cette observation est contraire à ce que l'on attend. En
1779 effet notre hypothèse de départ relie un envahissement par une végétation vasculaire
1780 à une augmentation de la RE, causée par une meilleure aération du milieu, et donc
1781 à un bilan qui tendrait davantage à être une source de carbone. Cette augmentation
1782 de la RE n'est pas visible, le groupe Herbe est même celui pour lequel la RE est la
1783 plus faible. Pour expliquer cette observation on peut faire l'hypothèse que le potentiel
1784 de photosynthèse des plantes pérennes, notamment des sphaignes, n'ait pas encore
1785 retrouvé son maximum après avoir été affaibli pendant les années sèches précédant les
1786 mesures. Cette hypothèse est cohérente avec une photosynthèse forte de la Molinie telle
1787 qu'on peut l'observer ([Tableau 3.5](#)). La PPB de la strate herbacée (principalement la
1788 Molinie) n'est pas ou peu limitée que ce soit par l'histoire du site (c'est une plante
1789 annuelle).

1790 Par ailleurs, la strate herbacée n'est pas ou peu affectée par le niveau élevé de
1791 la nappe d'eau. En effet les espèces de cette strate (*Molinia caerulea* et *Eriophorum*
1792 *augustifolium*) ont la capacité d'échanger du gaz de leur racines à l'atmosphère grâce
1793 à l'aérenchyme, ce qui leur permet de se développer dans des milieux inondés ([Taylor](#)
1794 *et al.*, 2001; [Rydin et Jeglum, 2013a](#)). Il n'est donc pas surprenant que la Molinie se
1795 soit développée sans difficulté apparente pendant les deux années.

1796 Quantification de la variabilité spatiale

1797 La distribution des flux calculés par placette permet, de faire une première estima-
1798 tion quantifiée de la variabilité spatiale. La variabilité spatiale mesurée sur le site de
1799 La Guette est relativement importante comparée aux moyennes observées dans diffé-
1800 rents sites ([Figure 3.31–A](#)). La variabilité spatiale de la RE, similaire en 2013 et 2014,

l'est davantage encore (Figure 3.31-B). La variabilité spatiale du bilan, dépasse les moyennes relevées dans la littérature (Figure 3.31-C).

Ces comparaisons sont évidemment à regarder avec précaution, l'erreur liée aux estimations faites par placette étant forte. Néanmoins ces graphes montrent l'importance de la variabilité spatiale des flux à l'échelle d'une tourbière et permettent de mettre cette variabilité en perspective par rapport aux moyennes usuellement rapportées.

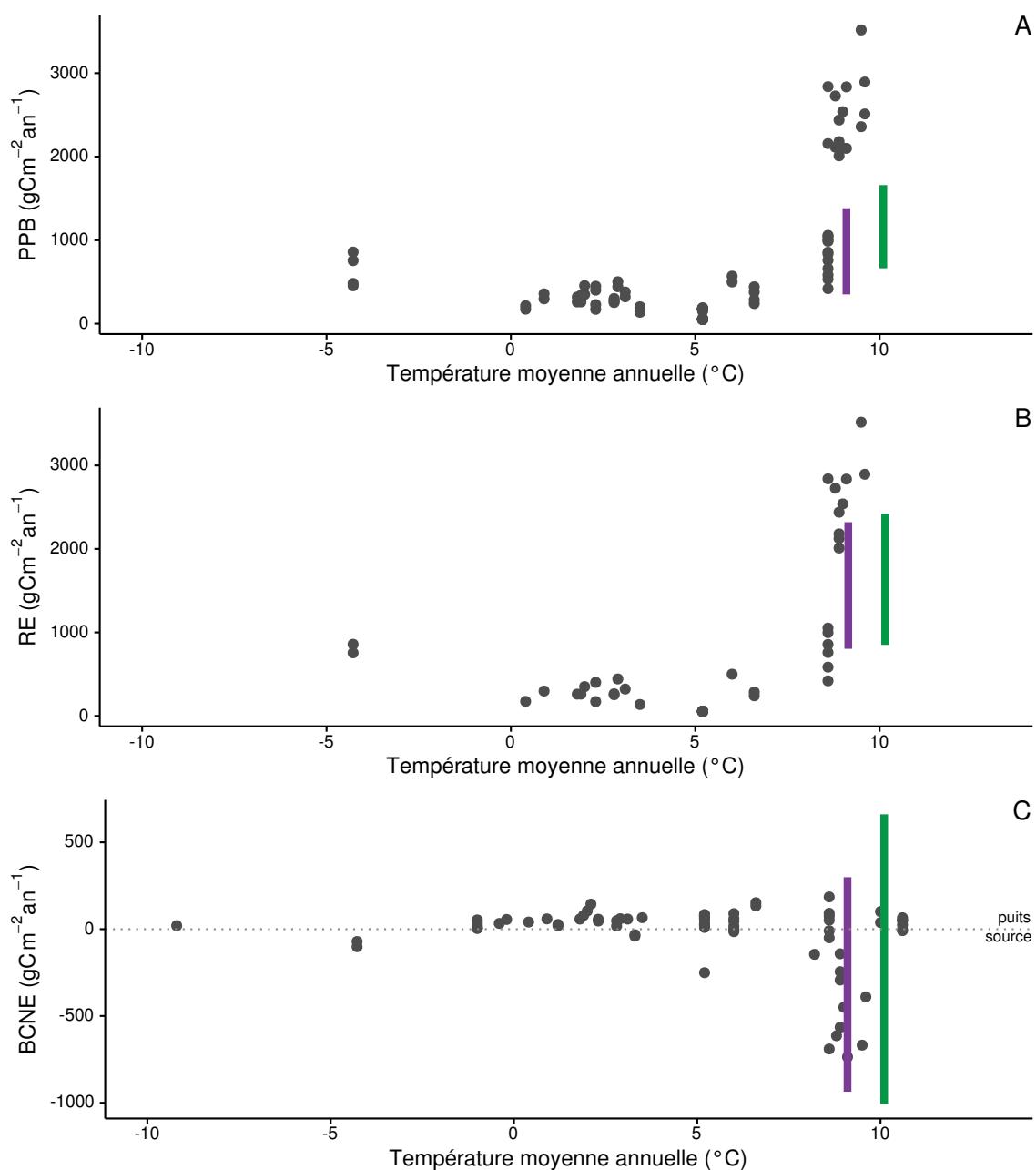


FIGURE 3.31 – Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe 5 recense les références utilisées.

CHAPITRE 4

EFFETS DE L'HYDROLOGIE SUR LES FLUX DE GES

1809	4.1 Introduction	110
1810		
1811		
1812	4.2 Procédure expérimentale	112
1813		
1814	4.2.1 Expérimentation I	115
1815		
1816	4.2.2 Expérimentation II	116
1817		
1818	4.3 Résultats	116
1819		
1820	4.3.1 Expérimentation I	116
1821		
1822	4.3.2 Expérimentation II	123
1823		
1824	4.3.3 Comparaison des deux expérimentations	128
1825		
1826	4.4 Discussion	131
1827		
1828	4.4.1 Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain	131
1829		
1830	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	132
1831		
1832	4.4.3 Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de GES	135
1833		

1825 4.1 Introduction

1826 L'hydrologie est reconnue comme un facteur contrôlant les flux de GES ([Blodau, 2002](#)). En effet de nombreuses études ont relié les émissions de CO₂ au niveau de la
1827 nappe d'eau ([Tableau 4.1](#)). La majorité d'entre elles montrent qu'une tourbière dont le
1828 niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage, soit par une sécheresse, a un ENE
1829 plus faible. Cependant, aucun consensus n'a encore été atteint concernant les origines
1830 de ces baisses de l'ENE. [Strack et Zuback \(2013\)](#) expliquent ainsi le fonctionnement en
1831 source de carbone d'une tourbière Canadienne par des conditions plus chaudes et plus
1832 sèches que les moyennes observées à plus long terme sur le site. Une observation similaire
1833 est faite par [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesurent un ENE plus faible lors d'une année sèche,
1834 dans une tourbière à Carex au sud de la Finlande. Ils attribuent également cette baisse
1835 de l'ENE aux conditions plus chaudes et plus sèches, qui permettent le développement
1836 d'une zone aérobie plus importante et favorise ainsi une RE plus élevée. Lors d'un suivi
1837 de douze années sur une tourbière Suédoise, [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une
1838 baisse de l'ENE lors d'une année où le niveau de la nappe baisse de façon importante,
1839 en dessous de -30 cm de profondeur.
1840

1841 Ils expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le
1842 même sens que celles de [Lund et al. \(2012\)](#) sur un suivi de quatre années (2006–2009)
1843 dans une tourbière à sphagnes située au sud de la Suède. Dans cette étude, ils observent
1844 deux années de sécheresse, 2006 et 2008, pour lesquelles l'ENE est plus faible que la
1845 moyenne. En 2006 ils observent également des valeurs de RE plus importantes que les
1846 autres années, ce qui explique l'ENE faible observée. En revanche en 2008, ce n'est pas
1847 par la RE qu'ils expliquent les valeurs de l'ENE, mais par la PPB qui est plus faible
1848 cette année là. Dans les deux cas la baisse du niveau de l'eau conduit à une baisse
1849 de l'ENE, cependant cette baisse a des origines différentes. Les auteurs expliquent ces
1850 différences par le type de sécheresse : courte et intense pendant la saison de végétation
1851 de 2006 et d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. À l'inverse

Tableau 4.1 – Effet d'une baisse du niveau de la nappe d'eau (assèchement) dans les tourbières sur les flux de CO₂. Les flèches rouges montantes décrivent une augmentation du flux et les flèches bleues une diminution.

Référence	ENE	RE	PPB
Strack et Zuback, 2013	↓	↗	↘
Aurela et al., 2007	↓	↗	NA
Peichl et al., 2014	↓	→	↙
Lund et al., 2012	↓	↗	→
Lund et al., 2012	↓	→	↘
Ballantyne et al., 2014	→	↗	↗

des résultats précédemment cités, Ballantyne et al. (2014) dans une étude sur les effets à long terme d'une baisse du niveau de la nappe, n'observent pas d'effets significatifs sur l'ENE tandis que les flux de RE et de PPB augmentent tous les deux. Ces études montrent que si le niveau de la nappe est reconnu comme un facteur de contrôle des flux de CO₂, il est difficile d'en dégager des liens de cause à effet répétables.

Concernant de CH₄, un niveau de nappe d'eau haut est généralement associé à des émissions importantes et un niveau de nappe bas à des émissions faibles. Ceci est lié au fait que le niveau de la nappe d'eau contrôle l'épaisseur de la zone où le CH₄ est produit ainsi que celle où il est oxydé (Pelletier et al., 2007). Turetsky et al. (2008) montrent que l'effet des variations du niveau de nappe sur les flux de CH₄ n'est pas répétable. Ils observent également que l'effet sur les flux de CH₄ est plus important lorsque le niveau de la nappe est augmenté que lorsqu'il est diminué (± 10 cm). Pour expliquer cette observation, ils font l'hypothèse que, lorsque le niveau de la nappe d'eau est plus élevé, le transfert de chaleur dans le sol est plus rapide et permet de maintenir des températures plus élevées qui favorisent la production de CH₄. Cependant d'autres études, principalement dans des sites où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CH₄, voire une relation inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés (Kettunen et al., 1996; Bellisario et al., 1999; Treat et al., 2007). Pour expliquer ces observations, l'hypothèse avancée est que le CH₄ est piégé dans une porosité du sol fermée par la saturation importante en eau. Là encore selon les conditions environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe

4.2. Procédure expérimentale

1874 n'est pas aisément généralisable.

1875 Lors d'expérimentations consistant à manipuler le niveau de la nappe d'eau, la
1876 vitesse et/ou la manière de simuler une remontée du niveau de l'eau peut également
1877 influencer la réponse des flux de GES. [Strack et Price \(2009\)](#) ont ainsi observé en
1878 suivant les flux de CO₂ sur des mésocosmes de tourbe, qu'une réhumectation graduelle
1879 alimentée par le bas de la colonne de sol conduisait à une baisse de la RE, alors qu'une
1880 hausse rapide par le haut de la colonne (simulant un événement pluvieux) conduisait
1881 à un pic de RE. Une observation similaire d'augmentation importante de la RE après
1882 réhumectation a également été observée par [McNeil et Waddington \(2003\)](#).

1883 Au cours des deux années de suivi des flux de CO₂ et de CH₄ dans la tourbière
1884 de La Guette (2013 et 2014), le niveau de la nappe d'eau est resté relativement élevé
1885 et a très faiblement varié en comparaison avec les années précédentes bien plus sèches
1886 (Figure 2.5). En conséquence, l'effet des variations de nappe d'eau sur les flux de GES
1887 n'a pu être investigué. L'effet de cycles de dessiccation/ré-humectation sur les émissions
1888 de CO₂ et de CH₄ est cependant certain et on peut faire l'hypothèse qu'une baisse du
1889 niveau de la nappe entraînerait une augmentation des flux de RE, et possiblement une
1890 diminution des flux de CH₄. On peut également attendre un pic d'émission de la RE
1891 au moment de la réhumectation.

1892 L'objectif de ce chapitre est donc de déterminer les effets de variations du niveau
1893 de la nappe sur les flux de GES à travers deux expérimentations simulant des phases
1894 de dessiccations et de réhumectations d'un sol tourbeux.

1895 4.2 Procédure expérimentale

1896 L'étude des cycles de dessiccation/ré-humectation est effectuée sur des mésocosmes
1897 cylindriques (30 cm de diamètre et de profondeur), prélevés dans la tourbière de La
1898 Guette et installés en extérieur, dans des trous creusés dans le sol. Au contraire d'échan-
1899 tillons en chambre climatique, cette méthode a l'inconvénient de ne pas permettre un



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire : 6 témoins et 6 traités, avec des dispositifs pour intercepter la pluie (en bas).

4.2. Procédure expérimentale

Tableau 4.2 – Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour s'équilibrer avec leur nouvel environnement.

Code phase	Dates	Campagnes
Expérimentation I (2013)		
EQ	12 avril – 31 mai	1
D1	1 juin – 16 juillet	2 à 15
R1	17 – 20 juillet	16 à 19
D2	21 – 9 août	20 à 24
Expérimentation II (2014)		
EQ	17 avril – 29 juin	1 à 3
D1	30 juin – 6 juillet	4 à 5
R1	7 – 16 juillet	6 à 10
D2	17 – 28 juillet	11 à 14
R2	29 juillet – 3 août	15 à 17
D3	4 – 11 août	18 à 19
R3	12 – 14 août	20 à 21

1900 contrôle total des variables expérimentales comme les apports d'eau ou la température.
 1901 Cependant, elle permet de maintenir les échantillons dans des conditions plus proches
 1902 de celles présentes in-situ et notamment le rayonnement solaire, dont la luminosité
 1903 est inatteignable en chambre climatique. Deux expérimentations ont été réalisées, la
 1904 première (expérimentation I) durant l'été 2013 avec un seul cycle long. Cette expéri-
 1905 mentation a été effectuée dans le cadre des stages de Master de Zi Yin de l'Université
 1906 de Fudan en Chine, qui s'est occupée d'une grande partie de l'acquisition de données
 1907 de CO₂ et des facteurs contrôlant et de Paul Gaudry de l'Université d'Orléans qui s'est
 1908 occupé de faire les mesures de CH₄. La seconde (expérimentation II) a été réalisée
 1909 pendant l'été 2014 avec trois cycles, plus courts et a été effectuée dans le cadre des
 1910 stages de Master de Tianyi Ji, de l'Université de Fudan en Chine qui s'est occupé de
 1911 l'acquisition des données CO₂, et de Sarah Williams qui a réalisé les mesures de CH₄.

1912 Pour les deux expérimentations, les flux de CO₂ et de CH₄ ont donc été suivis ainsi
 1913 que la température de l'air, du sol (à -5 cm), le niveau de nappe d'eau, et la teneur en
 1914 eau du sol pendant les différentes phases de dessiccations et de réhumectations.

Remarque : Pour l'expérimentation I les mesures ont été faites en insérant verticalement la sonde d'une dizaine de centimètres dans le mésocosme. La mesure est donc une intégration de la teneur en eau sur 10 cm. En revanche pour l'expérimentation II, la sonde a été insérée horizontalement sur un côté des mésocosmes à une profondeur fixe (-5, -10 et -20 cm).
 1915 La mesure qui en résulte est donc plus spécifique à cette profondeur. Pour les deux expérimentations les valeurs obtenues, ne sont pas à prendre de façon absolue, les sondes n'ayant pas été calibrées pour des sols tourbeux mais pour des sols minéraux.

1916 Les placettes subissant les cycles de dessiccation seront nommées groupe « Dessiccation
 1917 » et les placettes ne subissant pas les cycles, groupe « Contrôle ». Ces deux groupes
 1918 correspondent aux deux traitements utilisés pour l'analyse statistique. Pour le CO₂ et
 1919 le CH₄, l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur une journée, les flux ayant été
 1920 généralement mesurés deux fois par jour.

1921 4.2.1 Expérimentation I

1922 Six mésocosmes ont été prélevés le 12 avril 2013, dans la tourbière de La Guette.
 1923 Le prélèvement s'effectue à l'aide de cylindres de PVC, enfoncés délicatement dans la
 1924 tourbe puis dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.1). Enfin ils sont transportés
 1925 au laboratoire où ils sont installés en extérieur et saturés en eau (eau prélevée dans
 1926 la tourbière), afin que leurs conditions hydrologiques de départ soient les plus proches
 1927 possibles. Trois mésocosmes tirés au sort servent de contrôle, et trois vont subir un cycle
 1928 de dessiccation/ré-humectation. Du 2 mai au 17 juillet 2013, les précipitations ont été
 1929 interceptées dans trois mésocosmes à l'aide d'abris bâchés installés en cas de pluie et la
 1930 nuit (Figure 4.1). Au 17 juillet, de fortes précipitations sont simulées par l'ajout d'eau
 1931 de pluie reconstituée¹ dans les six mésocosmes (Tableau 4.2). La réhumectation s'est
 1932 étalée sur quatre jours à raison d'un ajout de 1,16 l d'eau par jour et par mésocosme
 1933 reproduisant ainsi un événement pluvieux enregistré dans la tourbière de La Guette
 1934 (81,8 mm sur cinq jours).

1. Cette eau est une eau créée artificiellement, à partir d'un mélange l'eau dé-ionisée, de sulfate de sodium, de nitrate d'ammonium, de chlorures de potassium, de calcium, de magnésium et de sodium pour reproduire la composition d'une eau de pluie.

4.2.2 Expérimentation II

Le 17 avril 2014, six nouveaux mésocosmes ont été prélevés dans la tourbières de La Guette et installés près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l'expérimentation I. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer avec un pas de 15 minutes la température de l'air, l'humidité relative, le rayonnement solaire, la vitesse et la direction du vent et les précipitations. La pluviosité n'a pu être enregistrée à cause d'une panne du pluviomètre. Cette station a permis également l'enregistrement des températures mesurées par les sondes T107 installées à -5 , -10 , et -20 cm. Un abaissement manuel du niveau de la nappe a été mis en place pour cette expérimentation, dans le but de pouvoir suivre plusieurs cycles de dessiccation/réhumectation. Pendant les phases d'assèchement les niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2 cm par jour, une intensité permettant de simuler plusieurs cycles. La durée des différents cycles est présentée dans le tableau 4.2. Pendant les phases de réhumectation, de l'eau de pluie collectée à proximité des mésocosmes, est versée dans les mésocosmes jusqu'à ce que le niveau d'eau atteigne la limite haute de l'embase.

4.3 Résultats

4.3.1 Expérimentation I

Dynamique hydrologique

Pendant la phase de dessiccation on observe une baisse du niveau de la nappe dans les placettes contrôles et dans les placettes traitements (Figure 4.2–A, campagnes 2 à 15). Cependant si les placettes du groupe « Dessiccation » ont un niveau de nappe qui diminue de façon régulière sur l'ensemble de cette phase, de -3 à -25 cm ce n'est pas le cas des placettes du groupe « Contrôle ». Ces dernières ont un niveau de la nappe d'eau

qui reste à peu près constant (≈ -3 cm) entre les campagnes 4 et 8, du fait d'épisodes pluvieux pendant cette période. Puis le niveau de nappe diminue entre les campagnes 9 et 15, passant de -7 à -22 cm. Pendant la phase de réhumectation, les deux groupes ont un comportement similaire. Leurs niveaux de nappe augmentent de -22 à -1 cm pour le groupe « Contrôle » et de -25 à -1 cm pour le groupe « Dessiccation ». Dans la seconde phase d'assèchement le niveau de nappe baisse à nouveau pour les deux groupes, de façon régulière pour le groupe « Dessiccation » jusqu'à atteindre une profondeur de -30 cm, et de façon plus irrégulière à cause des pluies, pour le groupe « Contrôle ».

Cette dynamique d'assèchement est également visible à travers l'évolution de la teneur en eau du sol (Figure 4.3-A). Pour le groupe « Contrôle », la teneur en eau se maintient à 100 % jusqu'à la campagne 5 puis elle diminue jusqu'à la campagne 15 où elle atteint 43 %. La teneur en eau du sol du groupe « Dessiccation » diminue dès la campagne 2 et atteint 41 % à la fin de la phase de dessiccation (campagne 15). À ce moment les deux groupes sont relativement proches. Ils le restent lors de la phase de réhumectation pendant laquelle la teneur en eau du sol augmente. Cette dernière augmente même pendant la 2^e phase de dessiccation, jusqu'à la campagne 22 pour le groupe « Contrôle » et 20 pour le groupe « Dessiccation », où elle atteint 100 et 86 % respectivement.

La réponse hydrologique au cycle de dessiccation/réhumectation est différente selon qu'on l'observe à travers le niveau de la nappe ou la teneur en eau du sol (Figure 4.4). Pendant la dessiccation du groupe « Contrôle » le niveau de nappe reste, dans un premier temps, constant jusqu'à la campagne n°8 puis il diminue. Pendant la phase de réhumectation, ce même groupe suit un « chemin » identique, le niveau de nappe commence par augmenter avec une variation limitée de la teneur en eau du sol jusqu'à la campagne n°18, puis par la suite, la teneur en eau du sol augmente tandis que le niveau de nappe reste plus constant voire diminue. Pour le groupe « Dessiccation », on observe une diminution conjointe du niveau de nappe et de la teneur en eau lors de la phase de dessiccation. Cette relation n'est cependant pas strictement linéaire avec une

4.3. Résultats

1988 teneur en eau qui varie peu pendant les trois premières campagnes, puis qui diminue
1989 jusqu'à la campagne n°8, avant de diminuer de manière moins importante jusqu'à la fin
1990 de la phase de dessiccation. Le niveau de nappe du groupe « Dessiccation » diminue
1991 de façon régulière pendant cette phase. À l'inverse du groupe « Contrôle » la phase de
1992 réhumectation du le groupe « Dessiccation », ne suit pas le même chemin que lors de la
1993 dessiccation. Pendant la réhumectation le chemin est très proche de celui observé pour
1994 le groupe « Contrôle » avec un niveau de nappe qui commence par augmenter, avant
1995 de se stabiliser et, pendant cette stabilisation, une augmentation de la teneur en eau
1996 du sol. Au delà de la campagne n°20 le comportement des groupes diverge à nouveau.
1997 Le groupe « Contrôle » semble reprendre le même chemin de dessiccation à l'exception
1998 d'un point. Ce point, (campagne n°23) et liée à une baisse brusque du niveau de la
1999 nappe (-18 cm) et semble davantage sur le « chemin » du groupe « Dessiccation ».
2000 Le groupe dessiccation quant à lui suit un chemin proche de sa première phase de
2001 dessiccation même si la teneur en eau du sol diminue moins rapidement par rapport
2002 au niveau de la nappe que précédemment.

2003 Les flux de CH₄

2004 Les émissions de CH₄ varient dans l'ensemble de 0 et 0,55 µmol m⁻² s⁻¹. Elles
2005 sont similaires entre les deux groupes (« Contrôle » et « Dessiccation ») jusqu'à la
2006 campagne n°8 à partir de laquelle elles divergent (Figure 4.2-B). À partir de cette
2007 campagne, les émissions du groupe « Contrôle » augmentent rapidement pour at-
2008 teindre 0,55 ± 0,31 µmol m⁻² s⁻¹ tandis que celles du groupe « Dessiccation » restent
2009 stables, voire diminue légèrement. À la fin de la phase de dessiccation, mi-juillet,
2010 les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et
2011 0,2 µmol m⁻² s⁻¹. Ces niveaux restent constants pendant toute la phase de réhumecta-
2012 tion, avant d'augmenter légèrement pendant la deuxième phase de dessiccation pour
2013 se situer entre 0,25 µmol m⁻² s⁻¹ et 0,2 µmol m⁻² s⁻¹.

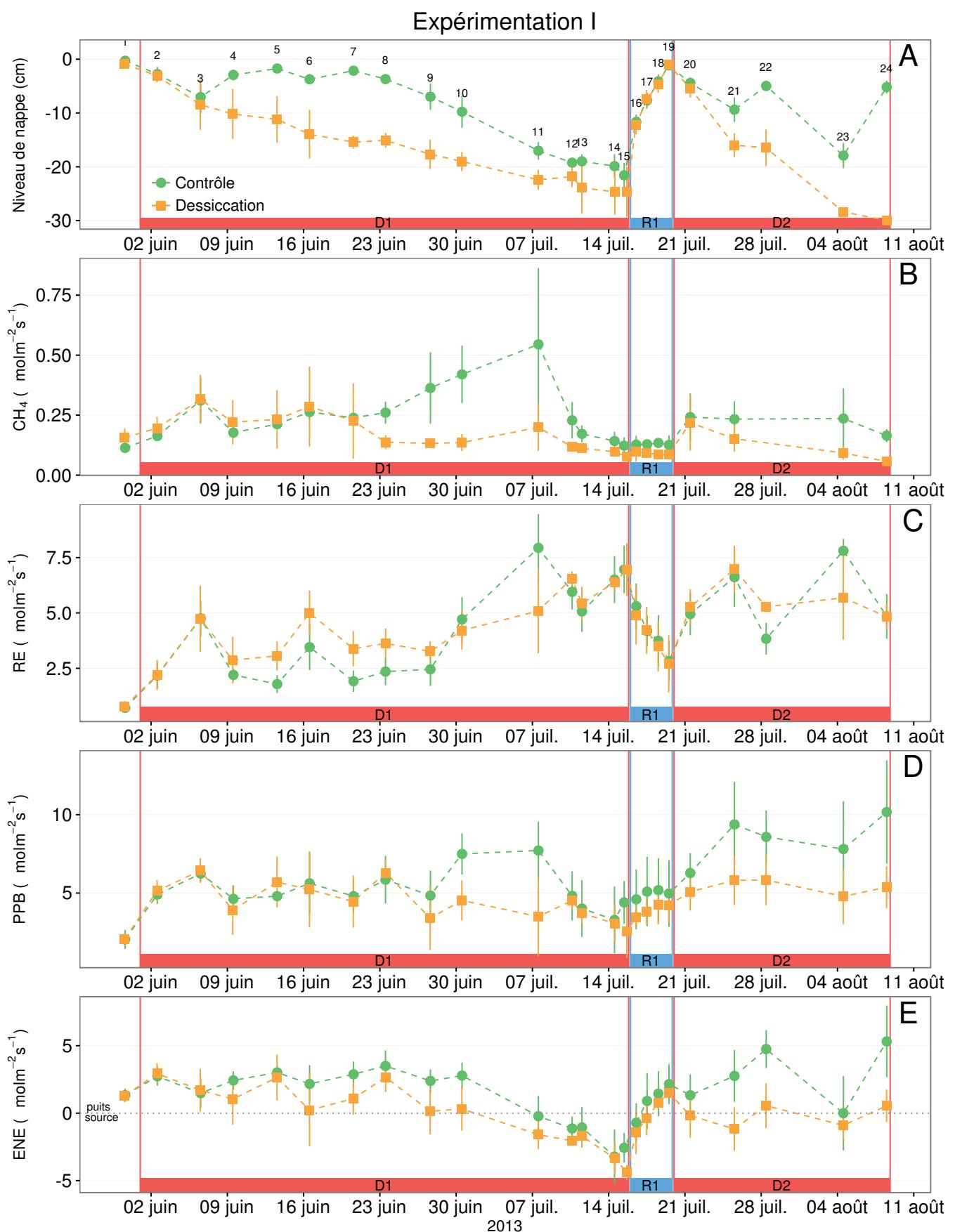


FIGURE 4.2 – Expérimentation I : Évolution de la moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Désiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.

4.3. Résultats

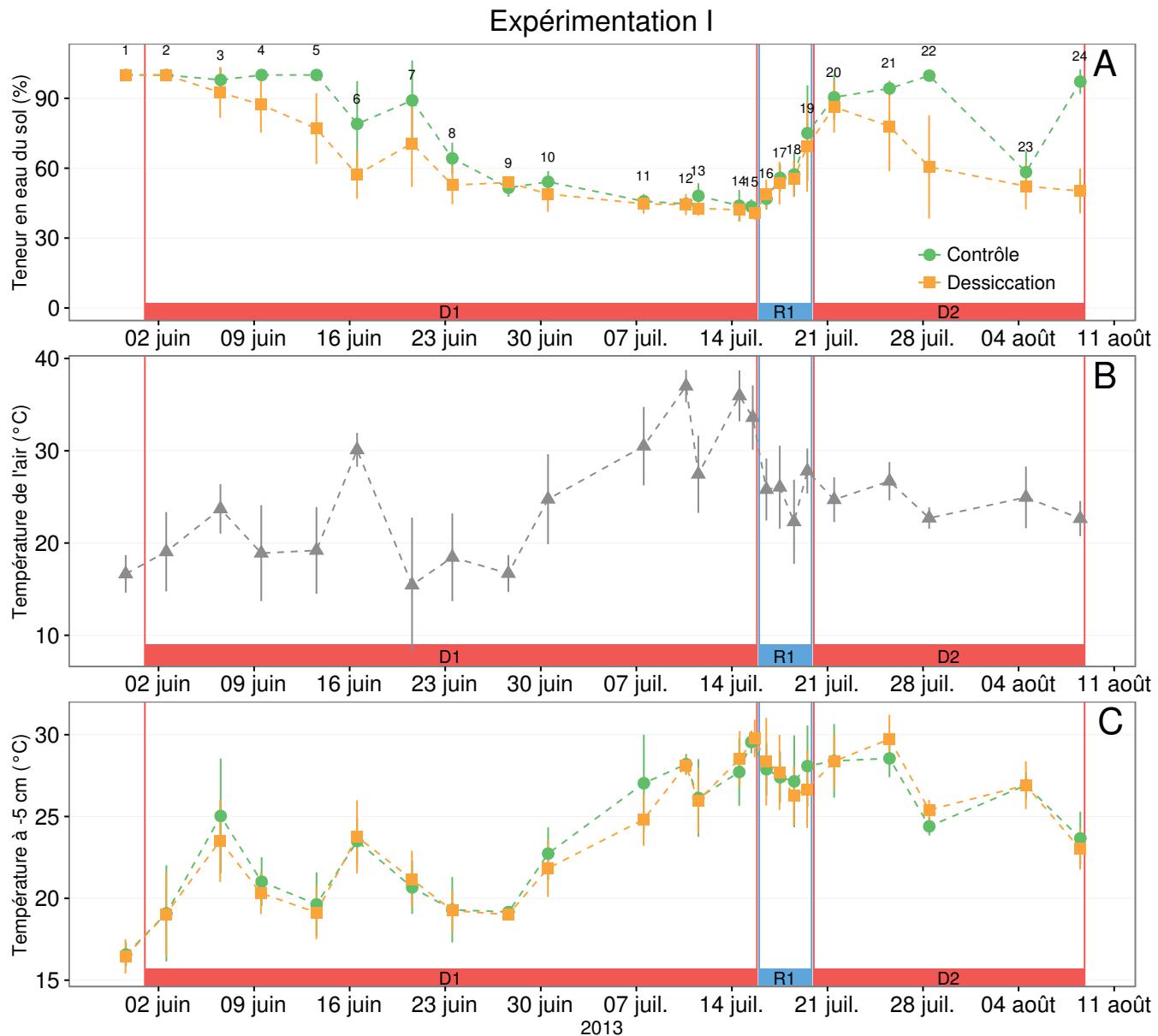


FIGURE 4.3 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.

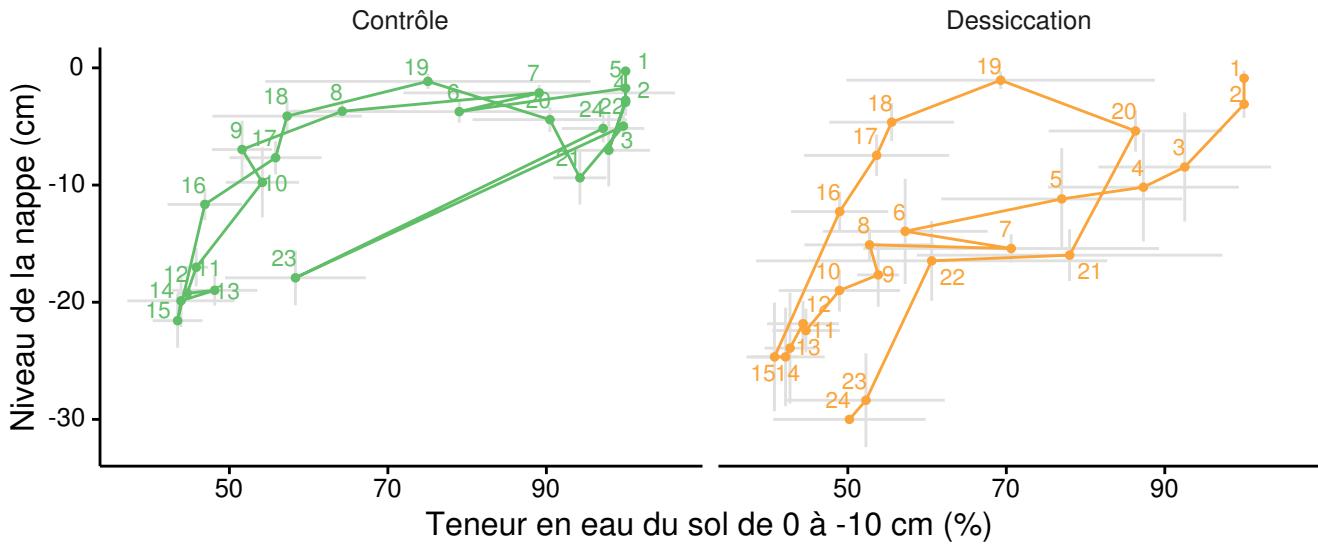


FIGURE 4.4 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.

2014 La RE

2015 Pendant la phase de dessiccation, les flux de la RE tendent à augmenter quel
 2016 que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.2-C). Ces valeurs inférieures à
 2017 $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes
 2018 mi-juillet, avant la réhumectation. La RE du groupe « Dessiccation » est supérieure à
 2019 celle du groupe « Contrôle » pendant une grande partie du mois de juin. Cependant la
 2020 RE du groupe « Dessiccation » augmente régulièrement pendant l'ensemble de cette
 2021 phase jusqu'à $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tandis que les valeurs du groupe « Contrôle »
 2022 restent, dans un premier temps, stables jusque fin juin ($2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). À
 2023 partir de début juillet, les valeurs de RE du groupe « Contrôle » augmentent jusqu'à dé-
 2024 passer les valeurs du groupe « Dessiccation ». La Re de ce groupe atteint un maximum
 2025 à $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proches de celles
 2026 observées dans le groupe « Dessiccation ». Cette augmentation brusque correspond
 2027 temporellement à celle observée, pour le même groupe, dans les flux de CH₄. Lors de la
 2028 phase de réhumectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux
 2029 groupes pour atteindre $2,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lors de la campagne n°19. Ce minimum reste
 2030 cependant plus élevé que les valeurs mesurées initialement ($0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Après

4.3. Résultats

2031 la phase de réhumectation, les flux des deux groupes restent relativement proches et
2032 augmentent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau (Figure 4.2–A).

2033 La PPB

2034 Pour les deux groupes, les flux de PPB restent stables pendant la phase de dessic-
2035 cation (Figure 4.2–D) : entre 5 et 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de moyenne
2036 pour les deux groupes) jusqu'au 24 juin. Ensuite, comme pour le CH₄ et la RE, les
2037 valeurs de la PPB du groupe « Contrôle » augmentent et s'écartent de celles me-
2038 surées dans le groupe « Dessiccation ». À la fin de cette phase de dessiccation, les
2039 flux redeviennent identiques entre les traitements et atteignent un minimum proche
2040 de 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente légèrement
2041 pour les deux groupes. La PPB dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à
2042 celles du groupe « Dessiccation ». Pendant la deuxième phase de dessiccation, la PPB
2043 augmente pour les deux groupes, avec un maximum de $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour
2044 le groupe « Dessiccation » et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Contrôle
2045 ».

2046 L'ENE

2047 Pour l'ensemble de l'expérimentation, les flux d'ENE varient de la même façon et
2048 sont plus élevés dans le groupe « Contrôle » que ceux du groupe « Dessiccation »
2049 (Figure 4.2–E). Pendant la phase de dessiccation, l'ENE reste relativement constante
2050 jusque fin juin (campagne n°10) avec une valeur moyenne pour les deux groupes de
2051 $1,18 \pm 0,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Au delà du 30 juin (campagne n°10), l'ENE baisse pour les
2052 deux groupes pour atteindre un minimum proche de $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (campagne
2053 n°15). Pendant la phase de réhumectation, l'ENE augmente rapidement pour atteindre
2054 $1,52 \pm 0,36$ et $2,15 \pm 1,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Contrôle » et de groupe «
2055 Dessiccation » respectivement (campagne n°19). Après la réhumectation, l'ENE du
2056 groupe « Contrôle » varie en suivant généralement les variations du niveau de nappe.
2057 Pour le groupe « Dessiccation », l'ENE baisse par rapport au maximum atteint lors de

2058 la réhumectation puis se stabilise autour de 0.

2059 **Météorologie**

2060 Pendant la première phase de dessiccation (mois de juin), les températures de l'air
2061 restent plus ou moins stables autour d'une valeur de 26 °C jusqu'à la campagne n°9,
2062 puis elles augmentent jusqu'à la fin de la phase de dessiccation où elles atteignent
2063 42 °C (Figure 4.2–B). Les températures de l'air diminuent pendant la réhumectation
2064 puis restent stables avec des valeurs proches de 22 °C. Les températures du sol à -5 cm
2065 de profondeur suivent les même tendances que la température de l'air, à l'exception
2066 d'une baisse moins prononcée suite à la réhumectation (Figure 4.2–C).

2067 **Synthèse des résultats de l'expérimentation I**

2068 Les variations de la RE sont principalement liées aux variations du niveau de la
2069 nappe (Figure 4.8–C). Par conséquent, les variations de RE se répercutent sur l'ENE
2070 (Figure 4.8–G). L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment
2071 nul (Figure 4.8–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Pour
2072 le CH₄ il est difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux
2073 de nappe (Figure 4.8–A).

2074 **4.3.2 Expérimentation II**

2075 Cette expérimentation est basée sur le suivi de trois phases de dessiccation chacune
2076 suivie d'une phase de réhumectation.

2077 **Dynamique hydrologique**

2078 Contrairement à l'expérimentation I, le niveau de nappe du groupe « Contrôle »
2079 de l'expérimentation II reste relativement constant pendant l'ensemble de la période
2080 de mesures (Figure 4.6–A). Le drainage artificiel du groupe « Dessiccation » conduit
2081 à une diminution du niveau de la nappe d'une quinzaine de centimètres en moyenne
2082 pour chaque cycle et un temps pluvieux permet au groupe « Contrôle » de garder un

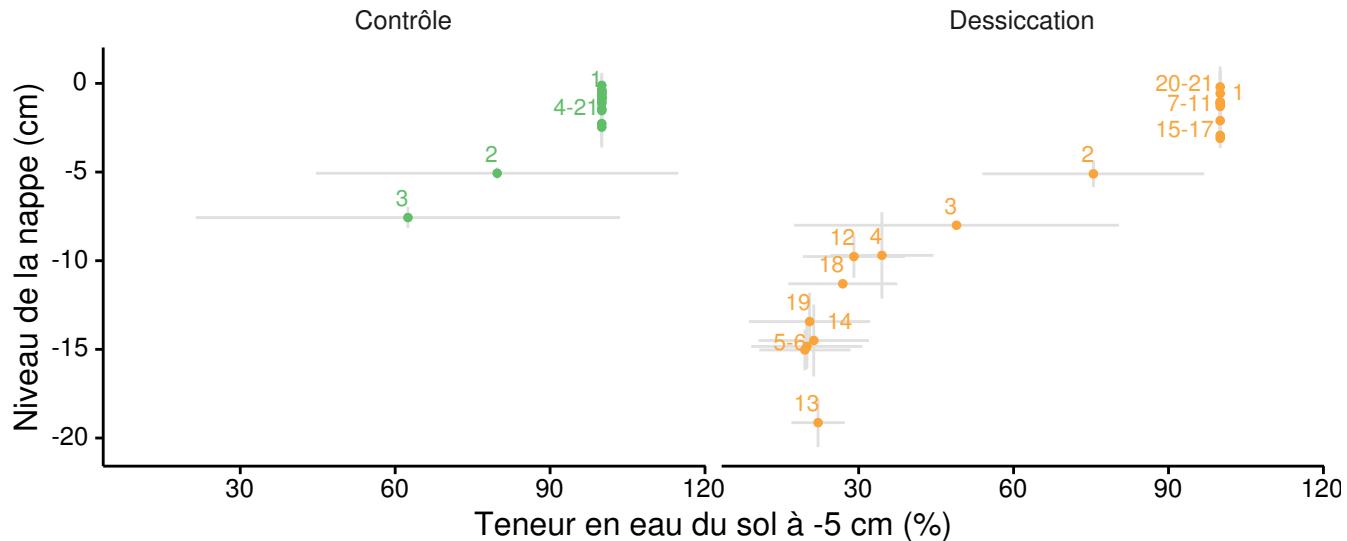


FIGURE 4.5 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l’expérimentation II. Les numéros correspondent à l’ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.

2083 niveau de nappe constant et élevé, supérieur à -5 cm la plupart du temps. Ce dernier
 2084 n'a baissé dans les « Contrôle »s », avec la teneur en eau du sol, que lors des campagnes
 2085 2 et 3 où il atteint son point le plus bas à -8 cm. Les niveaux de nappe minimum des
 2086 différents cycles sont -15, -19 et -13 cm respectivement pour D1, D2 et D3.

2087 La teneur en eau du sol à -5 cm est constante, à 100 % pour le groupe contrôle, à
 2088 l'exception des campagnes n°2 et 3 où elle baisse et atteint 93 % (Figure 4.7–A). Pour le
 2089 groupe « Dessiccation », la teneur en eau du sol à -5 cm est proche de 20 % pendant les
 2090 phases de dessiccation et vaut 100 % pendant les phases de réhumectation. Les teneurs
 2091 en eau mesurées à -10 et -20 cm valent 100 % pour l'ensemble de l'expérimentation.

2092 Lors de cette expérimentation et compte tenu de la durée de chaque cycle, le nombre
 2093 de points par cycle est moins important que pour l'expérimentation I. Il est donc difficile
 2094 de voir si le comportement et les relations teneur en eau de sol/niveau de nappe varient
 2095 selon les phases d'un même cycle et entre les cycles (Figure 4.5).

2096 Les flux de CH₄

2097 Les flux moyens de CH₄ varient entre 0,07 à 0,34 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 4.6–B).
 2098 Dans l'ensemble, les flux du groupe « Contrôle », à l'exception de la première me-

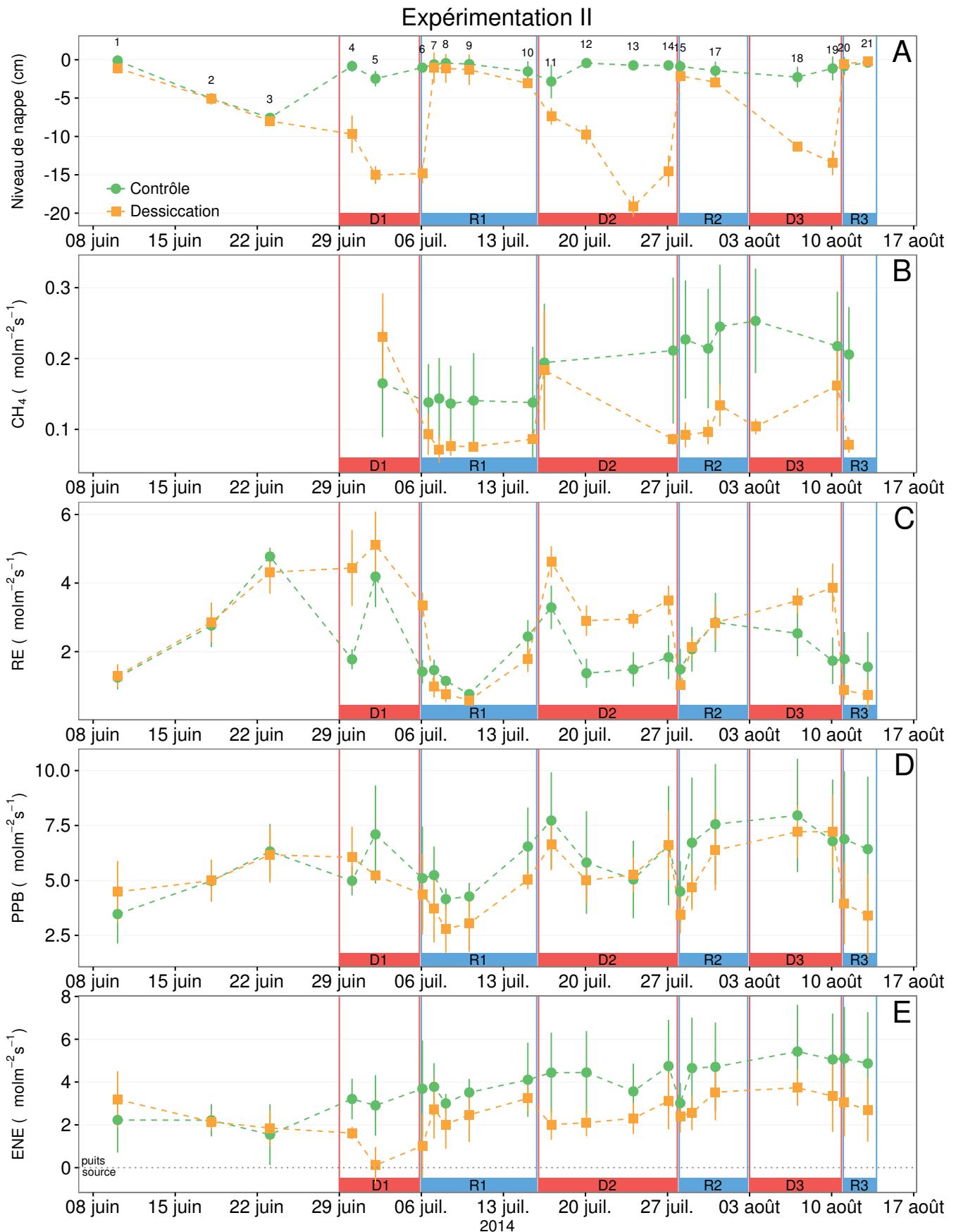


FIGURE 4.6 – Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

4.3. Résultats

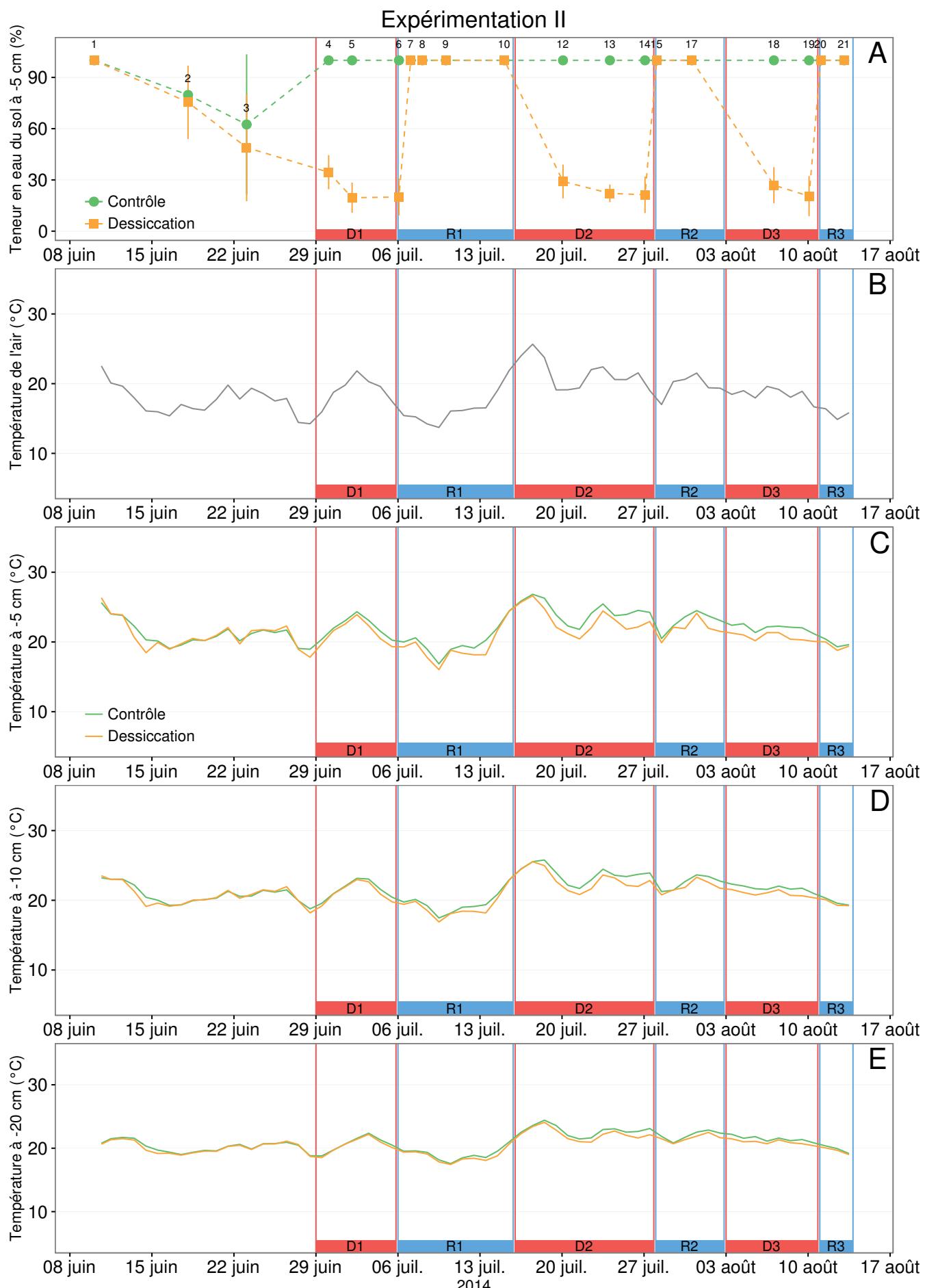


FIGURE 4.7 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

sure, sont supérieurs aux flux du groupe « Dessiccation » : moyennes globales de $0,20 \pm 0,06$ et $0,11 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivement). Les émissions du groupe « Contrôle » tendent à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, est également visible pour le groupe « Dessiccation ». Concernant les cycles de dessiccation/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs entre eux. Le passage de la phase R1 à D2 semble provoquer une émission importante de CH_4 (Figure 4.6–B). Cette émission se maintient pour le groupe « Contrôle » et ne dure pas pour le groupe « Dessiccation ». Pour le groupe « Dessiccation » il semble également y avoir un pic de CH_4 à la fin de la phase D3. La relation entre le CH_4 et le niveau de nappe n'est pas plus visible en rassemblant l'ensemble des données (Figure 4.8–B).

2109 La RE

2110 La RE varie pour les deux groupes entre $0,42$ et $5,12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 4.6–C)). Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des 2112 deux groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue. 2113 Pendant les phases de dessiccation, les valeurs du groupe « Dessiccation » sont systématiquement supérieures, de $1,5$ à $1,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en moyenne par phase, par rapport 2114 à celles du groupe « Contrôle ». À l'inverse pendant les phases de réhumectation, les 2116 flux entre les deux groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE 2117 du groupe « Contrôle » à être supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». La RE 2118 du groupe traité est systématiquement plus faible pendant les phases de réhumecta- 2119 tion que pendant les phases de dessiccation. En moyenne la RE vaut respectivement 2120 $2,28 \pm 1,00$ et $3,86 \pm 0,80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les groupes « Contrôle » et « Dessiccation » 2121 pendant les phases de dessiccation et $1,70 \pm 0,62$ et $1,51 \pm 0,98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 2122 les phases de réhumectation.

2123 La PPB

2124 Sur l'ensemble de la période de mesure, la PPB est comprise entre $2,78$ et $7,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 2125 (Figure 4.6–D). Avant le début des traitements, les flux des deux groupes sont simi-

4.3. Résultats

2126 laires. À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe « Contrôle » est
2127 supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». Pour les deux groupes, la PPB est plus
2128 importante lors des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec
2129 des moyennes respectives de $6,35 \pm 2,19$ contre $5,80 \pm 2,20$ pour le groupe « Contrôle
2130 » et de $5,95 \pm 1,46$ contre $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Dessiccation ».

2131 L'ENE

2132 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et aug-
2133 mentent au cours du temps. Passé la période pré-traitement pendant laquelle les flux
2134 de l'ENE sont similaires pour les deux groupes, l'ENE du groupe « Contrôle » est
2135 systématiquement supérieure à celle du groupe « Dessiccation » (Figure 4.6–E). L'évo-
2136 lution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la période de
2137 mesure avec, pour le groupe « Dessiccation », une diminution récurrente de l'ENE au
2138 début de chaque phase de dessiccation.

2139 Météorologie

2140 L'évolution des températures de la tourbe pendant l'expérimentation ne semble
2141 pas être liée aux traitements effectués (Figure 4.7–B à E). La température de l'air
2142 varie entre 8 et 33°C et a tendance à diminuer entre les campagnes n°5 et 9, puis
2143 elle augmente (campagne n°10), avant de se stabiliser avec une tendance à la baisse
2144 pendant le reste de l'expérimentation. À partir de la phase R1 et pour D2, R2 et D3
2145 on observe des températures du sol plus importantes pour le groupe « Contrôle » que
2146 pour le groupe « Dessiccation » particulièrement à -5 et -10 cm de profondeur.

2147 4.3.3 Comparaison des deux expérimentations

2148 Pour le CH₄, que ce soit pour l'expérimentation I ou B, aucune tendance ne semble
2149 se dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.8–A et B). Une relation inverse
2150 est observée, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau de la nappe
2151 (Figure 4.8–C et D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit l'expérimen-

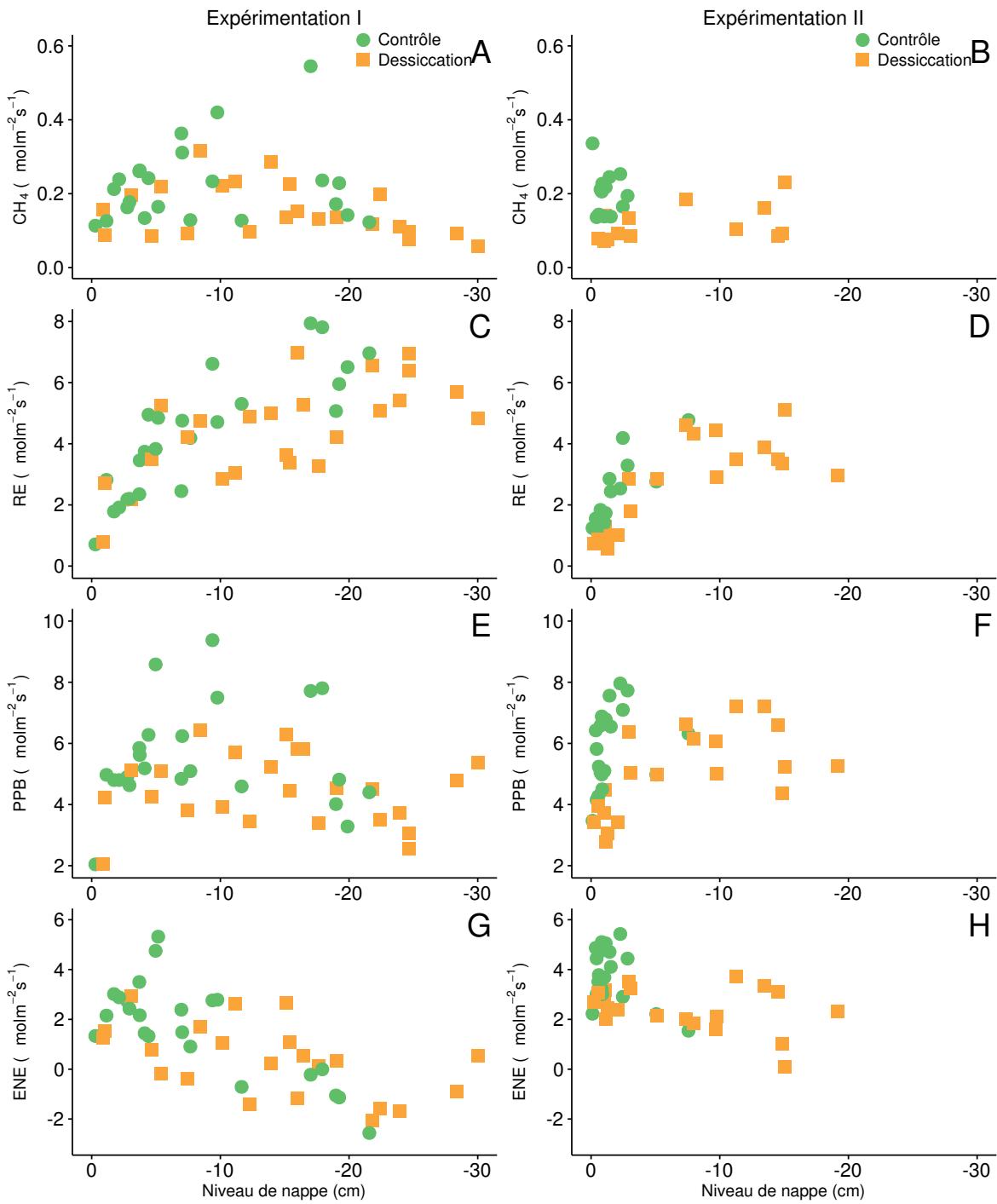


FIGURE 4.8 – Relations entre les flux de GES, CH₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.

4.3. Résultats

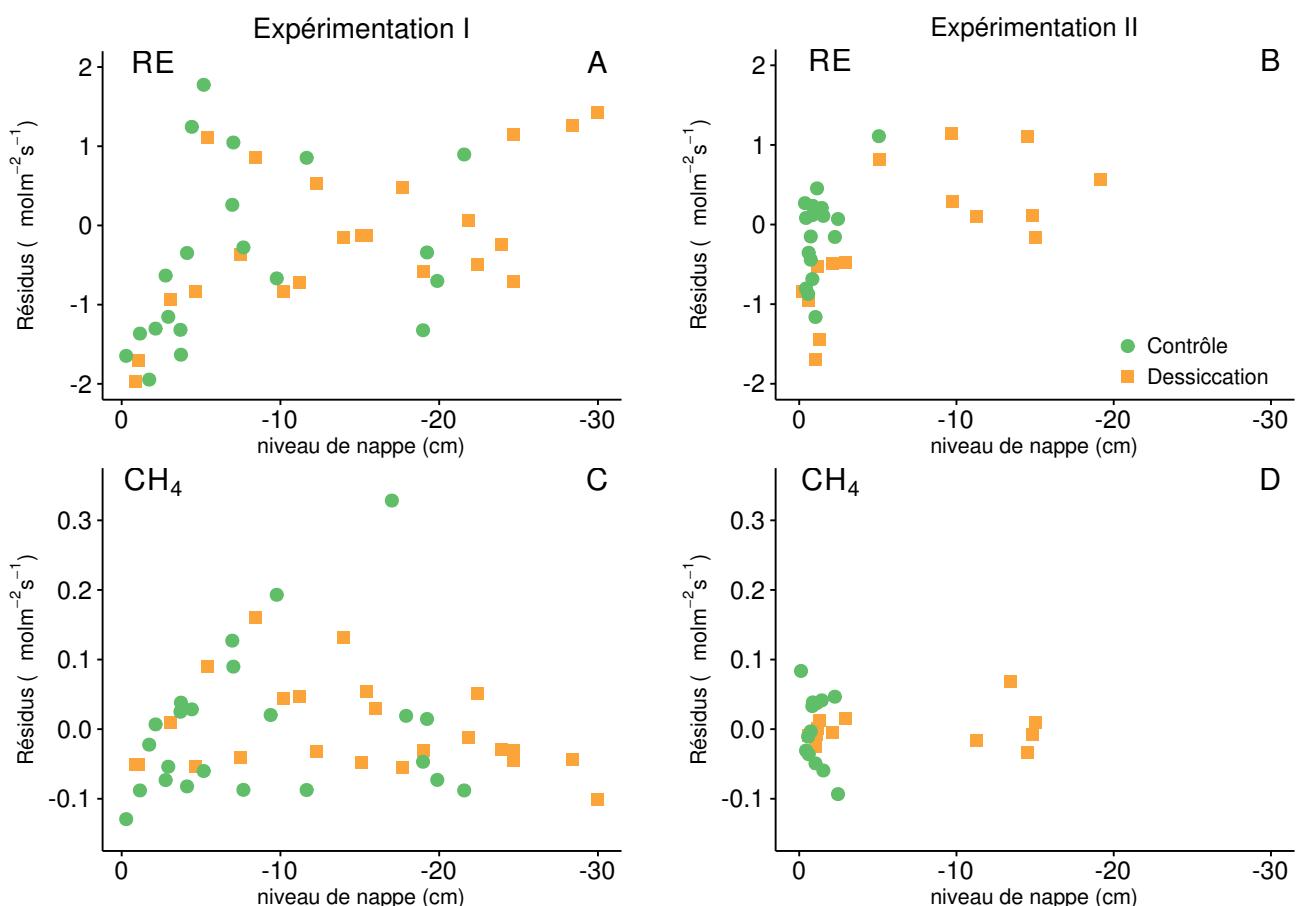


FIGURE 4.9 – Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a * \exp(b * Température)$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentations (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.

tation. Aux niveaux de nappe supérieurs à -20 cm de profondeur, correspondent des valeurs de PPB parmi les plus basses (Figure 4.8–E). Pour les deux expérimentations, une relation est visible entre le niveau de la nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.8–G et H, expérimentation I : $R^2=0,52$; p-value $< 0,001$ et expérimentation II : $R^2=0,26$; p-value $< 0,001$). Afin de séparer les effets de la température et ceux du niveau de la nappe, les résidus des équations reliant les flux à la température ont été calculés pour le CH₄ et la RE, qui semble contrôler en grande majorité les flux de CO₂ (Figure 4.9). La relation entre les résidus de la RE et le niveau de la nappe est moins claire une fois l'effet de la température retiré (Figure 4.9, comparée à la Figure 4.8–C). Malgré tout, on peut observer une tendance à la hausse des résidus entre 0 et -18 cm pour les deux groupes de l'expérimentation I, puis une cassure, et à nouveau une tendance à la hausse pour le groupe « Dessiccation ». Une tendance à augmenter des résidus de la RE quand le niveau de nappe diminue est également visible pour le groupe « Dessiccation » de l'expérimentation II (Figure 4.9–B). Cette hausse semble cependant s'amortir rapidement au delà de -10 cm. Pour le CH₄, aucune tendance entre les résidus de l'équation et le niveau de la nappe n'est visible pour l'expérimentation II (Figure 4.9–D). Pour l'expérimentation I, il est difficile d'observer une tendance claire même s'il semble y avoir un maximum des résidus liés au CH₄ autour de -10 cm (Figure 4.9–C).

4.4 Discussion

4.4.1 Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain

CH₄

Les flux moyens de CH₄ mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations sont parmi les valeurs hautes mesurées dans la tourbière de La Guette : certaines me-

4.4. Discussion

sures dépassant nettement le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que nous avons mesuré *in-situ* en 2014. Ces valeurs sont toutefois dans la tranche haute des valeurs mesurées dans d'autres tourbières. [Blodau \(2002\)](#), dans un article passant en revue plusieurs tourbières de l'hémisphère nord, montre par exemple que les flux de CH_4 varient généralement entre $0,004$ et $0,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Malgré tout, ces valeurs restent cohérentes avec celles observées par [Lai *et al.* \(2014\)](#) dans une tourbière canadienne (0 – $0,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou par [Gogo *et al.* \(2011\)](#) dans la tourbière de La Guette avec des flux compris entre $0,03$ et $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et mesurés en 2009.

CO_2

Pour le CO_2 , les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées dans la tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation I, l'ENE moyen est plus faible que celui mesuré sur le terrain l'année 2013 : $0,81$ contre $2,85 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En revanche, pour l'expérimentation II, l'ENE moyen est de $2,71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ce qui est proche de celui mesuré sur le terrain : $2,93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux mesurés sur le terrain, mais dans la gamme basse : les maxima moyens mesurés dans les mésocosmes sont d'environ $7,5$ pour des valeurs de $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesurées dans la tourbière. Ces valeurs restent cohérentes avec la littérature ([Bortoluzzi *et al.*, 2006](#)).

4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz

CH_4

Les flux de CH_4 , sont plus élevés pendant les phases de dessiccation que lors des phases de réhumectation. Cette observation va à l'encontre l'hypothèse qui stipule qu'une baisse du niveau de la nappe fait baisser les flux de CH_4 , en augmentant la zone propice à son oxydation et en diminuant la zone propice à sa production ([Aerts et Ludwig, 1997](#); [Pelletier *et al.*, 2007](#); [Turetsky *et al.*, 2008](#)). [Kettunen *et al.* \(1996\)](#),

2203 dans une étude *in-situ*, rapportent eux aussi une relation inverse entre les flux de CH₄
2204 et le niveau de la nappe. Ils expliquent cette observation par le fait qu'une baisse
2205 du niveau de la nappe peut permettre une libération du méthane accumulé dans une
2206 porosité précédemment scellée par la saturation en eau. Des observations similaires
2207 sont rapportées par Bellisario *et al.* (1999), sur une tourbière où le niveau de la nappe
2208 d'eau varie entre -1 et -13 cm, et par Treat *et al.* (2007) où le niveau de nappe varie
2209 entre -9 et -30 cm. Ces derniers expliquent également l'augmentation des flux de CH₄,
2210 suite à une baisse du niveau de la nappe, par une diminution de la pression de l'eau qui
2211 libère du CH₄ auparavant bloqué dans une porosité isolée de l'atmosphère. Le point
2212 commun de ces travaux est un niveau de nappe relativement élevé, majoritairement
2213 supérieur à -30 cm. Ce niveau de nappe élevé semble permettre au phénomène de
2214 transport du CH₄ de prendre le pas, sur les phénomènes de production/oxydation qui
2215 sont traditionnellement liés aux fluctuations du niveau de l'eau. Autrement dit, dans
2216 cette gamme de variation du niveau de la nappe d'eau (0, -20 cm), les variations de
2217 flux de CH₄ observées seraient davantage liées à des effets de pression de l'eau, ouvrant
2218 ou fermant une partie de la porosité du sol et permettant ou empêchant le transport
2219 de CH₄.

2220 Cette hypothèse permet d'expliquer, pour l'expérimentation II, le pic de CH₄ ob-
2221 servé lors du passage de R1 à D2 (Groupe « Dessiccation »). La baisse d'émission de
2222 CH₄ observée entre D3 et R3 s'expliquerait alors par un blocage du transport lié à la
2223 réhumectation.

2224 Le fait que les groupes « Dessiccation », quelle que soit la phase et l'expérimentation,
2225 aient des flux de CH₄ plus faibles que les groupes « Contrôle » peut s'expliquer par le
2226 fait que les micro-organismes méthanogènes soient peu perturbés par les dessications
2227 dans les groupes « Contrôle » par rapport aux groupes « Dessiccation ». Ceci est en
2228 cohérence avec les études montrant un effet positif de la présence d'eau sur les flux de
2229 CH₄. La production de CH₄ des groupes « Contrôle » est donc plus forte que celles
2230 des groupes « Dessiccation ». De plus, après le premier abaissement du niveau de la
2231 nappe, une partie de la communauté des méthanogènes est probablement non active ou

4.4. Discussion

2232 a migré dans le bas de la colonne de tourbe. La production des groupes « Dessiccation
2233 » est donc localisée plus bas que celle des groupes « Contrôle ».

2234 Ceci semble cohérent avec les observations faites pendant l'expérimentation I. En
2235 effet malgré une dessiccation du groupe « Contrôle » pendant le mois de juin (baisse
2236 de la teneur en eau du sol), ce dernier est beaucoup plus réactif que le groupe « Dесси-
2237 cation » lors de l'augmentation de température qui a lieu à partir de début juillet. On
2238 peut faire l'hypothèse que les événements pluvieux subis par le groupe « Contrôle »
2239 lui ont permis de maintenir une communauté active de méthanolignes plus longtemps.
2240 Avant la réhumectation les deux groupes ont des flux de CH₄ similaires, ils semblent
2241 donc avoir atteint un niveau d'assèchement proche. L'état de leurs méthanolignes res-
2242 pectifs doit également être similaire.. Pendant la réhumectation les méthanolignes se
2243 réactivent, mais les flux sont bloqués par la saturation en eau, le CH₄ est émis avec un
2244 retard lorsque le niveau d'eau diminue.

2245 Il ressort de ces deux expérimentations qu'un niveau de nappe élevé favorise, sur le
2246 long terme, les émissions de méthane mais d'autres effets peuvent interférer localement
2247 et notamment le blocage ponctuel du transport de CH₄ par une saturation en eau
2248 très importante. Le CH₄ peut ensuite être émis lorsque le niveau de la nappe d'eau
2249 diminue. Ces écarts temporels qui peuvent exister entre la production et l'émission du
2250 CH₄ rendent difficile d'établir une relation directe entre les flux de CH₄ et ses facteurs
2251 de contrôle, que ce soit la température ou le niveau de la nappe.

2252 CO₂

2253 Dans les deux expérimentations, une baisse du niveau de la nappe conduit à une
2254 augmentation de la RE, ce qui est en accord avec la littérature, que ce soit des ex-
2255 périmentations en mésocosmes [Blodau et al. \(2004\)](#); [Dinsmore et al. \(2009\)](#) ou sur le
2256 terrain [Ballantyne et al. \(2014\)](#).

2257 Pour l'expérimentation I, cette augmentation de la RE conduit à une baisse de
2258 l'ENE pendant la première phase de dessiccation. Pendant la phase de réhumectation
2259 les flux de RE diminuent et on peut se poser la question de savoir qu'elle proportion

2260 de cette baisse est liée à une baisse de la respiration et qu'elle proportion est liée à
2261 un blocage des flux. Après la phase de dessiccation les flux de RE retrouvent la même
2262 intensité qu'avant la réhumectation. Dans le même temps la PPB augmente et empêche
2263 l'ENE de décroître à nouveau. La PPB du groupe « Contrôle » est supérieure à celle
2264 du groupe « Dessiccation » et on peut faire l'hypothèse que la dessiccation du groupe
2265 « Dessiccation » à davantage atteint la végétation que celle du groupe « Contrôle ».

2266 L'expérimentation II montre bien que la baisse du niveau de la nappe fait augmenter
2267 la RE. Les pics de RE observés pour le groupe « Contrôle » sont systématiquement
2268 liée à une légère diminution du niveau de la nappe d'eau (campagnes n°5, 11, 17 et
2269 18). La forte intensité de ces flux, par rapport à la variation du niveau de la nappe
2270 d'eau laisse encore une fois penser que des effets de transport puissent y être reliés.
2271 L'augmentation de l'ENE sur l'ensemble de l'expérimentation va à l'encontre de ce qui
2272 est généralement observé (Tableau 4.1.). Pour expliquer cette tendance on peut faire
2273 l'hypothèse que les conditions de saturation en eau particulièrement importantes ont
2274 impactées les communautés de micro-organismes aérobies. Des variations de nappes
2275 plus importantes auraient peut-être changé cette tendance. En effet dans Blodau *et al.*
2276 (2004) et Dinsmore *et al.* (2009) par exemple, les mésocosmes utilisés sont plus grands,
2277 75 et 41 cm de hauteur respectivement, ont permis d'abaisser le niveau de l'eau en
2278 dessous de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois comme étant un seuil
2279 au delà duquel sont observés des changements importants (Blodau *et al.*, 2004; Peichl
2280 *et al.*, 2014). Ce seuil serait également une limite au delà de laquelle les forces de
2281 capillarité ne permettraient plus d'alimenter en eau les sphaignes (Rydin et Jeglum,
2282 2013c; Ketcheson et Price, 2014).

2283 **4.4.3 Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de**
2284 **GES**

2285 La multiplicité des cycles de l'expérimentation II semble montrer que la différence
2286 entre l'ENE observée dans les deux groupes, pendant les phases de réhumectation, tend
2287 à augmenter avec le temps. Ce qui indiquerait une baisse de la résilience de l'écosystème

4.4. Discussion

2288 après les événements de dessiccation. Davantage de points de mesures par cycle semble
2289 nécessaires pour avoir plus de certitude sur ce point.

2290 4.4.4 Conclusions

2291 Les deux expérimentations ont montré que malgré des dynamiques différentes, une
2292 baisse du niveau du niveau de la nappe d'eau conduisait généralement à une augmen-
2293 tation de la RE et qu'un niveau de nappe haut favorisait les émissions de CH₄. Mais
2294 elles ont également mis en évidence que d'autres phénomènes pouvaient interférer. Le
2295 blocage des flux par une saturation en eau élevée en est un, qui peut conduire à obser-
2296 ver des émissions qui semblent contradictoires à celles que l'on attendrait. Au delà de
2297 la valeur absolue du niveau de la nappe, l'histoire et l'intensité de ses variations peut
2298 donc jouer un rôle important sur les flux de GES mesurés.

2299 CHAPITRE 5 _____

2300 L VARIATION JOURNALIÈRE DE LA RESPIRATION DE
2301 L'ÉCOSYSTÈME

2302

2303	5.1 Préambule	138
2304	5.2 Introduction	139
2305	5.2.1 Study sites	141
2306	5.2.2 Data acquisition	141
2307	5.2.3 Data synchronisation	142
2308	5.2.4 Sensitivity of ER to temperature	142
2309	5.2.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	143
2310	5.2.6 Physico-chemical characterisation of the peat	144
2311	5.3 Results	144
2312	5.3.1 Air temperature and ER variability	144
2313	5.3.2 ER and soil temperature synchronisation	145
2314	5.3.3 Model implementation	147
2315	5.3.4 ER and temperature relationship	149
2316	5.3.5 Q_{10} evolution	151
2317	5.3.6 Daytime and nighttime differences	151
2318	5.3.7 Peat characterisation	151
2319	5.4 Discussion	154
2320	5.4.1 ER differences between sites	154
2321	5.4.2 Time-delay between temperature and ER	155
2322	5.4.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	156
2323	5.4.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements	157
2324	5.4.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation	157
2325	5.5 Conclusions	158

2326

2327

2328

2329

2330

₂₃₃₁ 5.1 Préambule

₂₃₃₂ Ce chapitre porte sur la variabilité journalière de la RE et plus particulièrement
₂₃₃₃ sur l'effet de la profondeur de la température utilisée pour représenter la RE et sur la
₂₃₃₄ différence éventuelle de la sensibilité à la température de la RE entre le jour et la nuit.

₂₃₃₅ Le premier point est lié à l'utilisation, dans la littérature, de températures mesurées
₂₃₃₆ à différentes profondeurs pour représenter RE. Il s'avère que la relation entre la RE et
₂₃₃₇ la température est fonction de la profondeur ([Pavelka et al., 2007](#); [Graf et al., 2008](#)).
₂₃₃₈ Le choix de cette profondeur a une importance limitée à l'échelle d'une année et des
₂₃₃₉ mesures à faible fréquence. En revanche il l'est davantage pour des mesures à plus
₂₃₄₀ haute fréquence et à une échelle journalière, du fait que les vagues de chaleur mettent
₂₃₄₁ un certain temps à diffuser dans le sol. À ces échelles la synchronisation des variations
₂₃₄₂ peut s'avérer pertinente.

₂₃₄₃ Le second point explore la sensibilité à la température de la RE entre le jour et
₂₃₄₄ la nuit. Cette question est importante car des méthodes comme l'Eddy Covariance se
₂₃₄₅ basent sur l'hypothèse que la sensibilité à la température de la RE est similaire le jour
₂₃₄₆ et la nuit. Cette hypothèse permet ainsi de calculer une PPB en calibrant la RE sur les
₂₃₄₇ données acquises de nuit. Cependant [Juszczak et al. \(2012\)](#) ont trouvé des différences
₂₃₄₈ significatives de sensibilité à la température de la RE entre le jour et la nuit.

₂₃₄₉ Sur les quatre sites du SNO Tourbières, des mesures manuelles et « haute fréquence
₂₃₅₀ » de la RE ont été réalisées. Sur chacun des sites les mesures ont été effectuées sur
₂₃₅₁ quatre réplicats, à raison d'une mesure par heure et par réplicat pendant trois jours
₂₃₅₂ (et trois nuits). Les températures mesurées à différentes profondeurs ont ensuite été
₂₃₅₃ synchronisées avec la RE.

₂₃₅₄ Les temps de latence observés entre la RE et les températures aux différentes pro-
₂₃₅₅ fondeurs sont plus importants que ceux observés dans des sols minéraux. La synchro-
₂₃₅₆ nisation RE/température des données permet d'améliorer la représentation de la RE
₂₃₅₇ en utilisant les températures du sol. Dans certains cas la RE est même légèrement

2358 mieux représentée qu'avec la température de l'air. La sensibilité à la température est
2359 significativement différente dans deux sites. Elle l'est particulièrement dans celui pour
2360 lequel l'amplitude de température est la plus importante et la variabilité spatiale entre
2361 les réplicats relativement faible.

2362 Cet article a été soumis à la revue *Agricultural and Forest Meteorology*.

2363

5.2 Introduction

2364 At a global scale, Ecosystem Respiration (ER) and photosynthesis are the most
2365 important fluxes between the atmosphere and the biosphere, accounting for 98 and
2366 123 PgC yr⁻¹, respectively (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer *et al.*, 2010). By
2367 contrast the fossil fuel and cement production flux is one order of magnitude lower, at
2368 7.8 PgC yr⁻¹ (Ciais *et al.*, 2014). Consequently, even small variations in the ecosystem
2369 fluxes may result in substantial changes in carbon (C) storage dynamics. This can have
2370 a significant effect on the global C budget, in particular on atmospheric C concentration.
2371 The C stock in natural ecosystems is divided into two pools : vegetation, which contains
2372 450 to 650 Pg C, and the soil which contains 1500 to 2400 Pg C (Prentice *et al.*, 2001;
2373 Eswaran *et al.*, 1993; Batjes, 1996). Across the world, the soil organic C (SOC) pool is
2374 spatially heterogeneous in terms of source and physical conditions, leading to variable
2375 storage rates between ecosystem types. Peatlands are efficient C storage ecosystems.
2376 They cover only 3 % of the global terrestrial area, but contain from 270 to 455 Pg C as
2377 SOC, i.e. from 10 to 30 % of the world's soil C (Gorham, 1991; Turunen *et al.*, 2002).
2378 Thus, peatlands are considered as a “hot spots” for SOC storage, and their evolution
2379 under current environmental changes deserves attention.

2380 As in many other terrestrial ecosystems, many factors affect ER variability in peat-
2381 lands : temperature, soil water content, vegetation, and substrate supply (Luo et Zhou,
2382 2006c). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown
2383 consequences on the C balance (Limpens *et al.*, 2008). ER is often related to tempe-

5.2. Introduction

rature : either to air temperature (e.g., [Bortoluzzi et al., 2006](#)), or soil temperature. The most commonly used soil temperatures are those at -5 cm ([Ballantyne et al., 2014](#); [Görres et al., 2014](#)) and -10 cm ([Kim et Verma, 1992](#); [Zhu et al., 2015](#)). In some studies, different depths are used and the selected one depends on the goodness-of-fit ([Günther et al., 2014](#); [Zhu et al., 2015](#)). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes. Even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists. In addition [Pavelka et al. \(2007\)](#) and [Graf et al. \(2008\)](#) showed that the relationship between ER and temperature is depth dependent since heat transfer in the soil profile is not instantaneous and leads to a time-delay between the temperature and the ER signals. The relationship between ER and temperature is often described using the Q_{10} indicator, which represents the proportional increase of a reaction rate due to a 10°C rise in temperature. However, even if the Q_{10} seems coherent at a global scale ([Mahecha et al., 2010](#)), reported values show a significant variability at the ecosystem level ([Graf et al., 2008](#)). Because the measured Q_{10} are not linked to a single reaction but to multiple processes, numerous issues arise ([Davidson et al., 2006](#)). Among them are the time-scale considered ([Curiel Yuste et al., 2004](#)), the depth ([Graf et al., 2008](#)) and the time-delays between ER and soil temperatures ([Phillips et al., 2011](#)). One way to deal with the time-delays might be data synchronisation according to [Pavelka et al. \(2007\)](#). Another issue is the difference between the daytime and nighttime ER relationship with temperature. [Juszczak et al. \(2012\)](#), for example, showed that there are significant differences between ER modelled with daytime and nighttime data. Assessing these differences may be important when working at a daily timescale and when treating data from eddy-covariance measurements.

Based on these previous studies, we expected that time-delays in *Sphagnum*-dominated peatlands would be significant, even in the first 10 centimetres depth and that they would lead to a better description of observed data once taken into account, especially through data synchronisation. To our knowledge no studies have explored the time-delay between ER and soil temperature in peatlands yet. Differences in the ER-temperature relationship between daytime and nighttime datasets were also expec-

2413 ted. To test these predictions, ER fluxes, during the growing season in 4 *Sphagnum*-
2414 dominated peatlands were measured in 2013. Continuous measurements over 72 hours
2415 were carried out in each site using static dark chambers. Air and soil temperature
2416 were also monitored. Specifically, the relationship between ER and temperature, mea-
2417 sured at different depths in peat was studied and the difference between daytime and
2418 nighttime measurements was assessed.

2419 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
2420 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
2421 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
2422 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
2423 between nighttime and daytime ER.

2424 **5.2.1 Study sites**

2425 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
2426 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
2427 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
2428 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
2429 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
2430 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
2431 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
2432 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

2433 **5.2.2 Data acquisition**

2434 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
2435 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
2436 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
2437 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
2438 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
2439 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was

2440 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of
2441 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan
2442 in order to minimize concentration gradients ([Pumpanen et al., 2004](#)). Measurement
2443 lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well
2444 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

2445 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide
2446 meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air
2447 temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,
2448 -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

2449 After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm
2450 diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical cha-
2451 racterisation.

2452 5.2.3 Data synchronisation

2453 The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each
2454 depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were
2455 different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement
2456 time was calculated for all depths at the corresponding CO₂ flux measurement time.
2457 Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until
2458 a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation
2459 time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature
2460 measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by
2461 selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative
2462 correlations caused by the phase shift were discarded.

2463 5.2.4 Sensitivity of ER to temperature

Three widely used models [Fang et Moncrieff \(2001\)](#) were implemented to study
the relationship between ER and temperature : Linear regression (5.1), exponential

models : Q_{10} (5.2) and Arrhenius (5.3)

$$ER = \alpha + \beta T \quad (5.1)$$

$$ER = \alpha e^{\beta T}; Q_{10} = e^{10*\beta} \quad (5.2)$$

$$ER = \alpha e^{\frac{-E_a}{RT}} \quad (5.3)$$

²⁴⁶⁴ ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30
²⁴⁶⁵ cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
²⁴⁶⁶ implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
²⁴⁶⁷ Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
²⁴⁶⁸ coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

²⁴⁶⁹ 5.2.5 Testing difference between daytime and nighttime ER ²⁴⁷⁰ sensitivity to temperature

²⁴⁷¹ To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
²⁴⁷² time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
²⁴⁷³ The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
²⁴⁷⁴ data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
²⁴⁷⁵ and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
²⁴⁷⁶ were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
²⁴⁷⁷ night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
²⁴⁷⁸ the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
²⁴⁷⁹ data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
²⁴⁸⁰ t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
²⁴⁸¹ assess the significance of the differences between day and night measurements.

2482 5.2.6 Physico-chemical characterisation of the peat

2483 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
2484 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
2485 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
2486 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
2487 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
2488 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
2489 were calculated as follows :

$$\Phi_T = 1 - \left[\frac{\left(\frac{W_2}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.4)$$

$$\Phi_R = 1 - \left[\frac{\left(\frac{(W_1 - W_2)}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.5)$$

$$\Phi_E = \Phi_T - \Phi_R \quad (5.6)$$

$$Bd = \frac{W_2}{V} \quad (5.7)$$

2490 Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
2491 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
2492 analyser (Thermo Flash analyser).

2493 5.3 Results

2494 5.3.1 Air temperature and ER variability

2495 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
2496 which was 20.8 ± 7.4 °C, ([Figure 5.1 – H](#)). The lowest mean temperature and amplitude
2497 were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C ([Figure 5.1 – E](#)). In LDM and FRN, the mean surface
2498 air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C ([Figure 5.1 – F](#),

2499 G) Surface air temperature was the highest in FRN.

2500 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
2501 $14.1 \pm 1.5^\circ\text{C}$ and $20.3 \pm 1.7^\circ\text{C}$ respectively, whereas the opposite was observed in FRN
2502 and LDM with $16.3 \pm 2.4^\circ\text{C}$ and $15.9 \pm 1.0^\circ\text{C}$ respectively. Mean soil temperatures
2503 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
2504 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
2505 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
2506 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
2507 amplitude.

2508 In terms of ER, mean and variability were the lowest in FRN among all sites ($1.75 \pm 0.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – B). The highest variability and mean ER ($6.13 \pm 2.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – C) were observed in LDM. On this site replicates had
2511 different behaviours even though they were close to each other and in a similar environment. In BDZ and LGT, ER mean values were 3.12 ± 0.92 and $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
2513 respectively (Figure 5.1 – A, B)

2514 5.3.2 ER and soil temperature synchronisation

2515 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
2516 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
2517 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature
2518 measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled, $R^2=0.94$,
2519 $p<0.001$; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to
2520 -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily
2521 timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and mea-
2522 surement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and
2523 LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper
2524 slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always
2525 had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites.
2526 BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of

5.3. Results

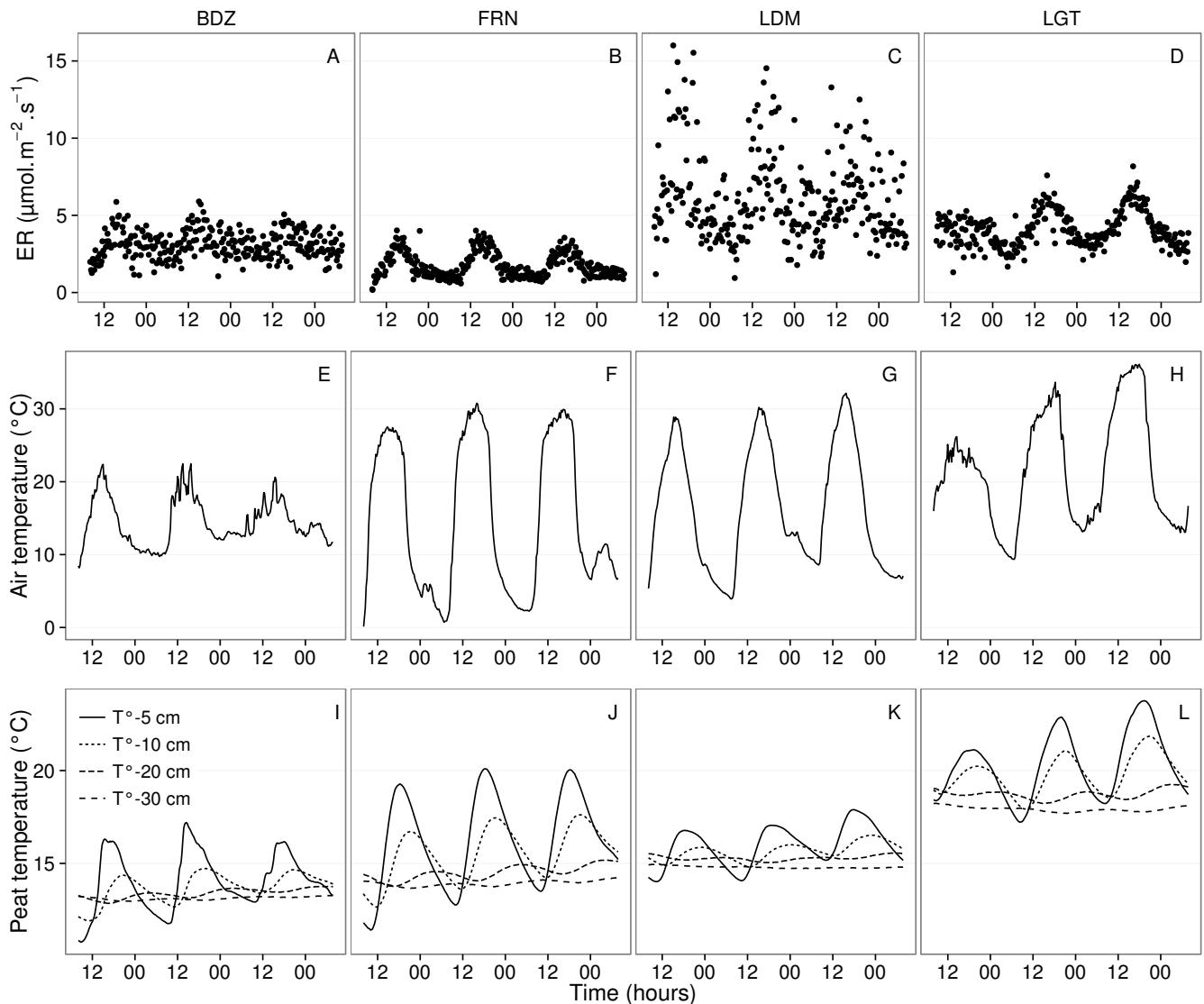


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemaraïs : LDM, La Guette : LGT).

²⁵²⁷ the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

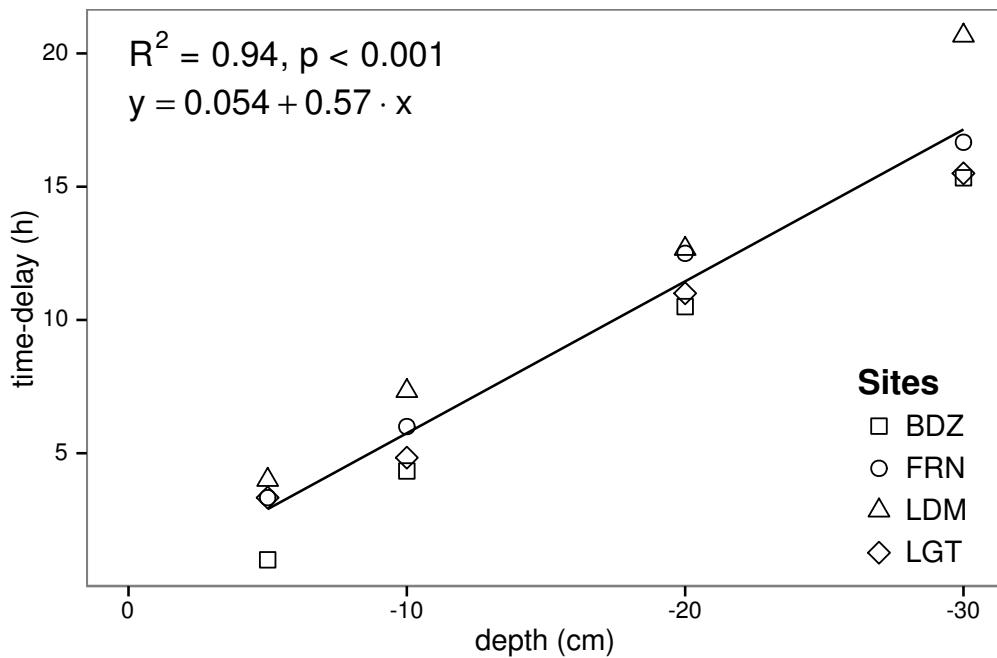


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

²⁵²⁸ 5.3.3 Model implementation

²⁵²⁹ For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the dif-
²⁵³⁰ ferences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in R^2
²⁵³¹ values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,
²⁵³² whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
²⁵³³ most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the dif-
²⁵³⁴ferences between equations were small, however, we will describe the exponential model
²⁵³⁵ in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
²⁵³⁶ ER-temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
²⁵³⁷ This will allow the comparison of the results of our study to others.

5.3. Results

Tableau 5.1 – R^2 and NRMSE profile with depth for models using non-synchronised and synchronised data and for the three equations (linear : lin, exponential : exp, arrhenius : arr).

depth	Non-synchronised						Synchronised					
	lin R ²	NRMSE	exp R ²	NRMSE	arr R ²	NRMSE	lin R ²	NRMSE	exp R ²	NRMSE	arr R ²	NRMSE
Bernadouze												
0	0.22	25.88	0.19	26.09	0.19	26.09	0.22	25.88	0.19	26.09	0.19	26.09
-5	0.23	25.66	0.20	25.89	0.20	25.89	0.27	25.18	0.24	25.40	0.24	25.40
-10	0.02	28.92	0.03	29.26	0.03	29.26	0.23	25.72	0.22	25.90	0.22	25.91
-20	0.04	28.64	0.03	28.98	0.03	28.98	0.13	27.79	0.13	28.16	0.13	28.15
-30	0.02	28.93	0.02	29.28	0.02	29.28	0.05	29.54	0.05	29.92	0.05	29.92
Frasne												
0	0.66	27.58	0.63	26.74	0.63	26.96	0.66	27.58	0.63	26.74	0.63	26.96
-5	0.19	42.34	0.21	43.00	0.21	43.01	0.68	26.34	0.68	25.02	0.68	25.06
-10	0.01	46.73	0.00	48.01	0.00	48.01	0.59	29.98	0.60	29.20	0.60	29.22
-20	0.34	38.29	0.27	38.78	0.27	38.77	0.34	38.05	0.36	39.17	0.36	39.16
-30	0.03	46.30	0.03	47.47	0.03	47.47	0.18	43.66	0.19	44.75	0.19	44.74
Landemarais												
0	0.29	38.55	0.32	39.31	0.32	39.24	0.29	38.55	0.32	39.31	0.32	39.24
-5	0.03	45.18	0.04	46.06	0.04	46.07	0.21	40.63	0.25	41.58	0.25	41.57
-10	0.05	44.53	0.04	45.45	0.04	45.45	0.13	42.65	0.16	43.71	0.16	43.7
-20	0.09	43.75	0.08	44.55	0.08	44.55	0.09	43.83	0.12	44.97	0.12	44.97
-30	0.03	45.09	0.02	46.07	0.02	46.07	0.13	44.94	0.12	46.02	0.12	NA
La Guette												
0	0.61	17.44	0.56	17.30	0.56	17.34	0.61	17.44	0.56	17.30	0.56	17.34
-5	0.31	23.27	0.29	23.24	0.28	23.26	0.63	16.83	0.59	16.49	0.58	16.51
-10	0.08	26.89	0.07	27.09	0.07	27.10	0.61	17.21	0.57	16.84	0.57	16.85
-20	0.30	23.41	0.27	23.30	0.27	23.30	0.54	18.93	0.51	19.01	0.51	19.01
-30	0.12	26.25	0.11	26.37	0.11	26.37	0.39	22.18	0.36	22.26	0.36	22.26

2538 5.3.4 ER and temperature relationship

2539 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
2540 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
2541 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
2542 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
2543 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
2544 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement
2545 varied however between sites. For instance, at -5 cm depth R^2 between synchronised
2546 and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47
2547 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and
2548 -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth
2549 (Figure 5.3).

2550 A similar observation can be made for NRMSE. Regardless of some exceptions at
2551 deeper layers especially at -20 cm depth, the NRMSE values show that using syn-
2552 chronised data rather than non-synchronised ones improved the representation of ER
2553 variability at a daily timescale, indicating that depth measurements dependence is
2554 smaller for models using synchronised data than for models using non-synchronised
2555 data. However with increasing depth R^2 values still decreased and NRMSE values still
2556 increased. For FRN, LDM and LGT, synchronised data at -5 cm depth gave a better
2557 account of the ER variability than surface air temperature (Figure 5.3). This was not
2558 the case in LDM, where temperature at the surface was the best descriptor of ER. For
2559 both R^2 and NRMSE the values at -20 cm depth were better than those observed at
2560 -10 or -30 cm depth. This pattern was observed with different magnitudes among sites,
2561 and was particularly visible in FRN and LGT. For the most part, the synchronisation
2562 of data led to higher R^2 and NRMSE values for models using one soil temperature, at
2563 a daily scale on *sphagnum*-dominated peatlands.

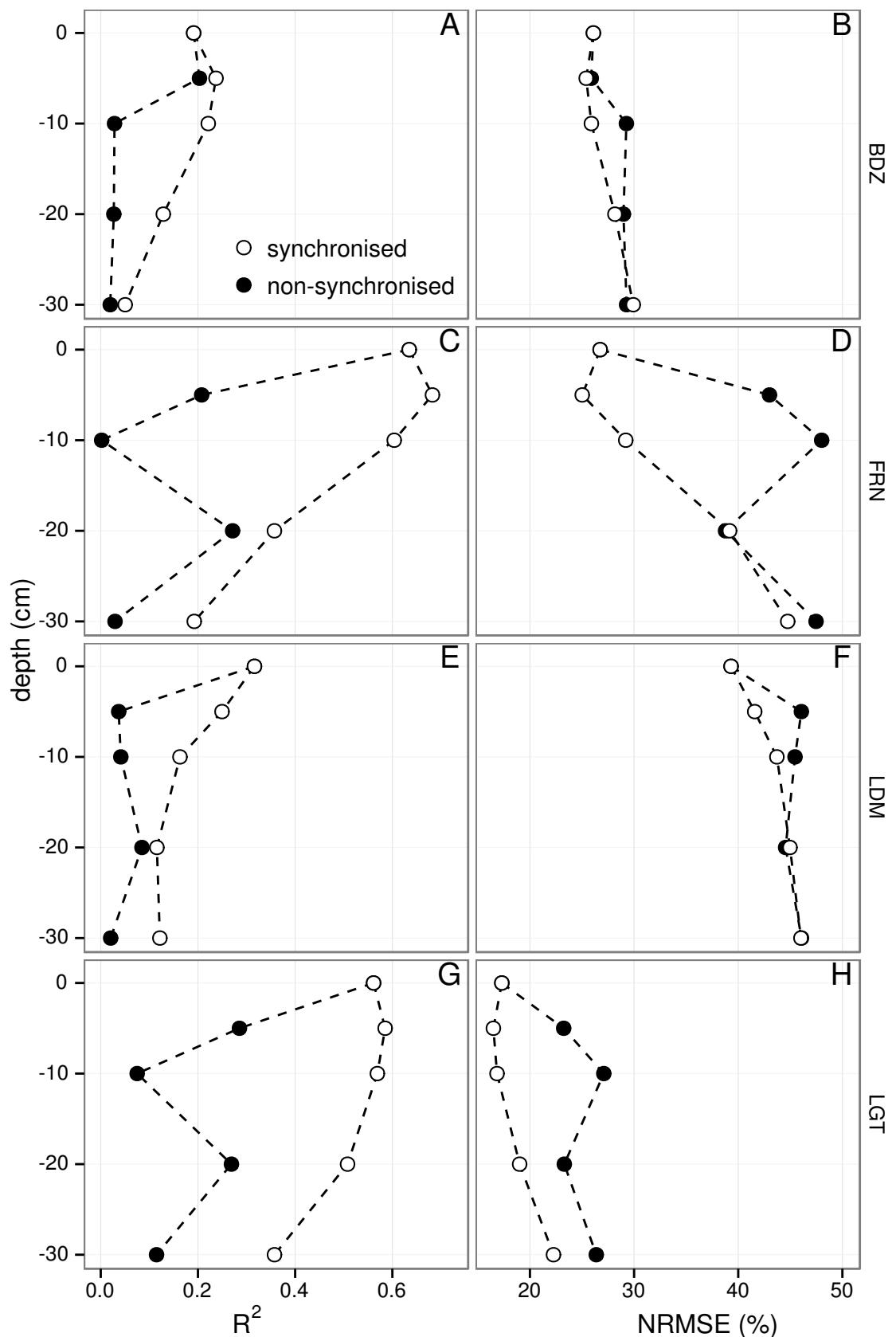


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

2564 5.3.5 Q_{10} evolution

2565 The Q_{10} stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at
2566 -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth
2567 respectively (Figure 5.4). Average Q_{10} values at the surface and -10 cm depth were
2568 very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the
2569 values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3
2570 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q_{10} values fell almost to 0, while for non-synchronised
2571 data Q_{10} values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q_{10} values
2572 estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of
2573 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
2574 non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either de-
2575 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
2576 values (Figure 5.4).

2577 5.3.6 Daytime and nighttime differences

2578 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
2579 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
2580 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
2581 differences : $p < 0.001$ with and $p < 0.01$ without synchronisation respectively. The
2582 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5
2583 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using
2584 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a
2585 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all
2586 the other cases.

2587 5.3.7 Peat characterisation

2588 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
2589 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at

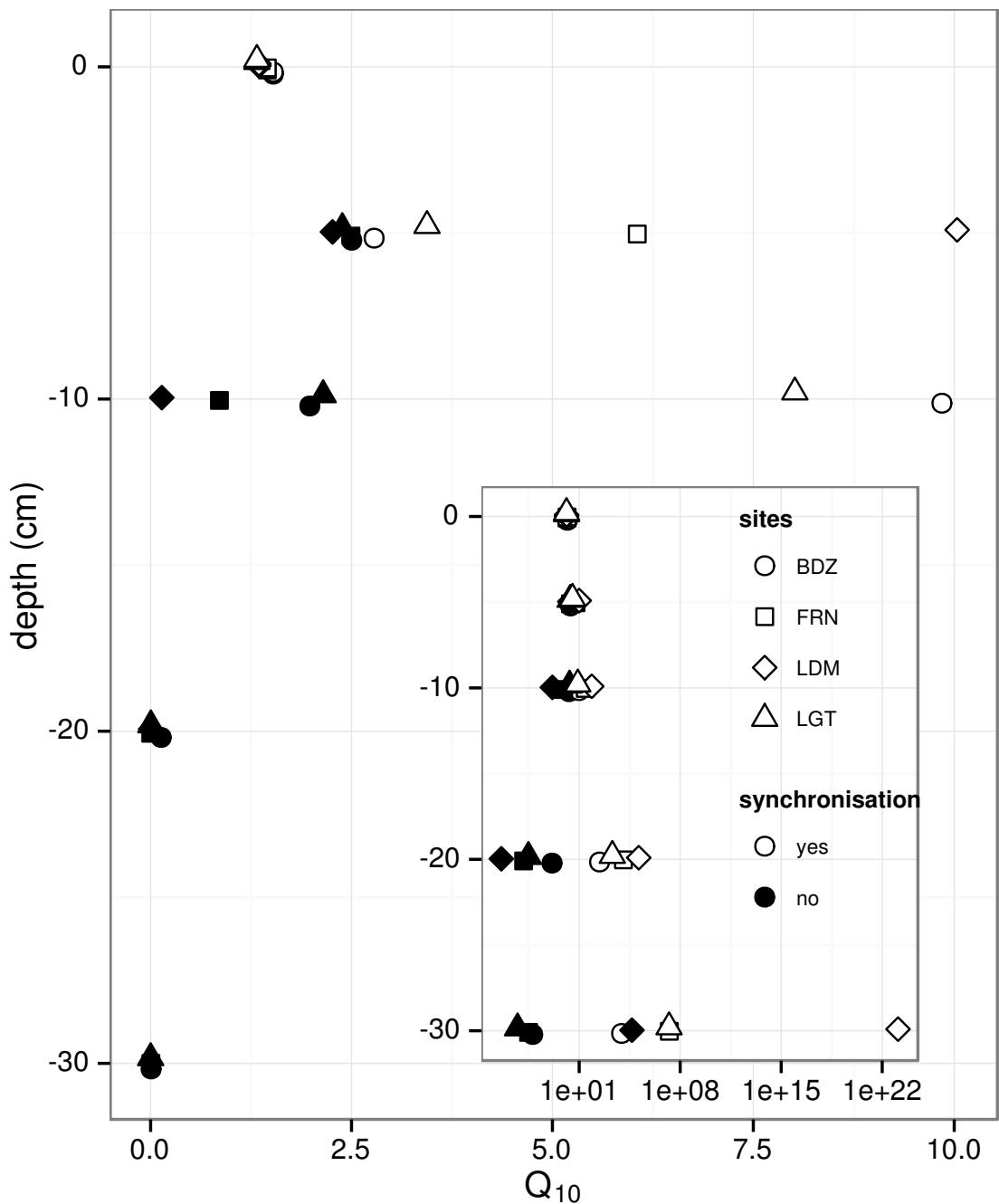


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

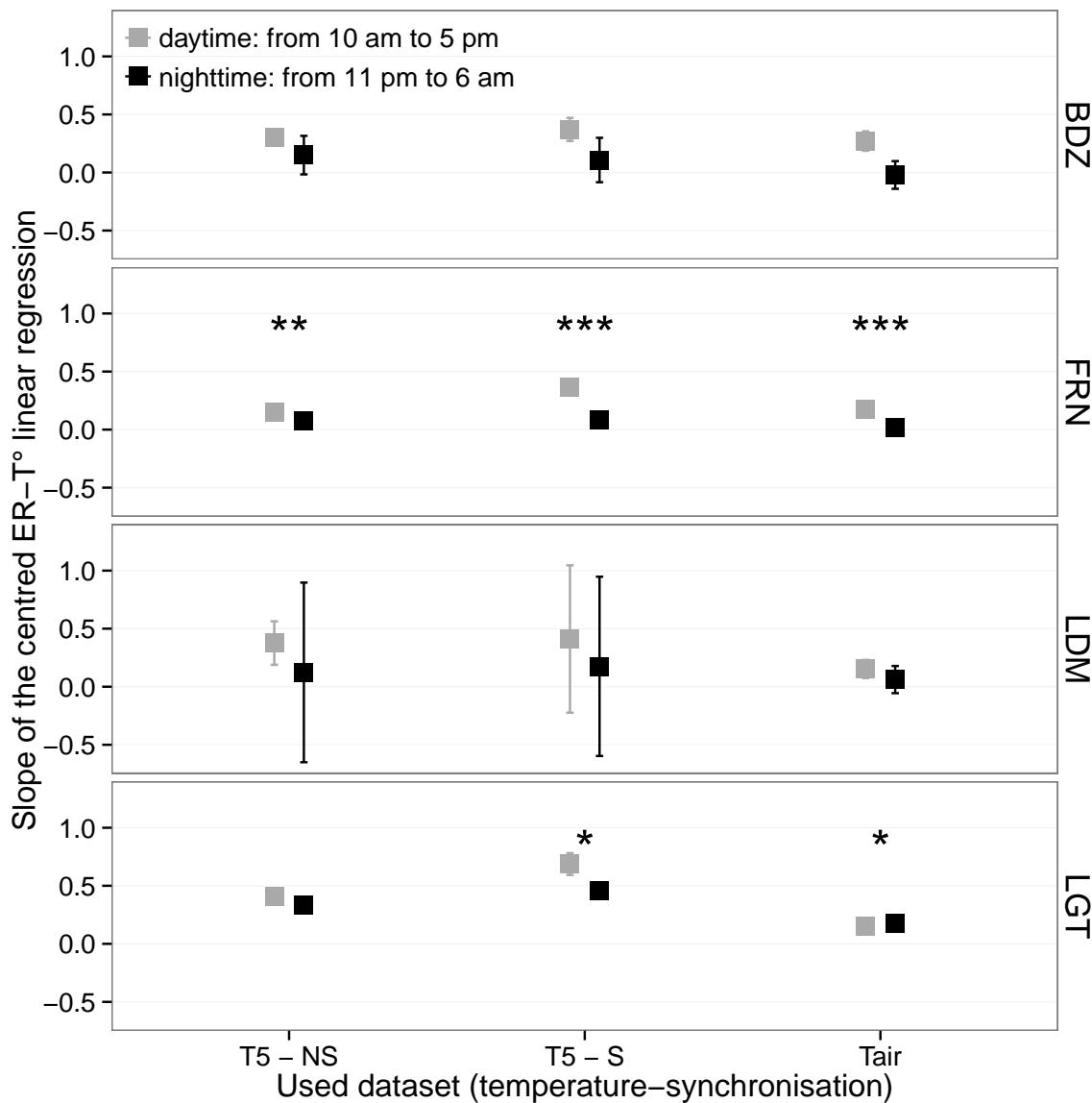


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

5.4. Discussion

Tableau 5.2 – Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, Φ_T , Φ_R , Φ_E respectively in $m^3.m^{-3}$, solid peat volumic fraction in $m^3.m^{-3}$ and the bulk density (Bd) in $g.cm^{-3}$.

level	N	C	H	S	Φ_T	Φ_R	Φ_E	solid	Bd
Bernadouze									
0–5	1.76	41.84	6.05	0.05	0.99	0.47	0.52	0.01	0.03
5–10	1.99	43.99	6.18	0.07	0.97	0.78	0.19	0.03	0.06
10–15	2.28	45.38	6.35	0.10	0.96	0.92	0.04	0.04	0.10
15–20	2.92	44.95	6.23	0.23	0.95	0.82	0.13	0.05	0.11
20–25	3.14	39.01	5.31	0.23	0.93	0.90	0.04	0.07	0.16
25–30	2.50	31.15	4.28	0.13	0.89	0.86	0.03	0.11	0.24
Frasne									
0–5	1.73	43.67	6.24	0.00	0.99	0.40	0.58	0.01	0.03
5–10	1.55	43.35	5.97	0.00	0.98	0.59	0.40	0.02	0.03
10–15	1.69	43.49	6.17	0.00	0.98	0.89	0.09	0.02	0.05
15–20	1.63	43.06	5.97	0.00	0.98	0.89	0.09	0.02	0.05
20–25	1.30	43.68	6.29	0.05	0.98	0.93	0.04	0.02	0.05
25–30	1.48	43.44	6.21	0.03	0.98	0.87	0.11	0.02	0.05
Landemarais									
0–5	1.36	45.63	5.69	0.25	0.97	0.62	0.35	0.03	0.07
5–10	3.08	47.37	5.37	0.09	0.95	0.74	0.21	0.05	0.11
10–15	2.73	48.34	5.63	0.10	0.94	0.94	0.00	0.06	0.13
15–20	2.54	48.67	5.64	0.30	0.96	0.81	0.15	0.04	0.10
20–25	2.08	46.99	5.80	0.23	0.97	0.89	0.08	0.03	0.07
25–30	1.57	45.65	6.23	0.21	0.97	0.89	0.08	0.03	0.07
La Guette									
0–5	1.55	38.33	5.23	0.05	0.97	0.61	0.36	0.03	0.05
5–10	2.35	41.31	4.66	0.20	0.93	0.83	0.10	0.07	0.08
10–15	2.34	43.81	5.72	0.18	0.91	0.89	0.02	0.09	0.10
15–20	1.99	43.17	5.45	0.10	0.89	0.87	0.01	0.11	0.13
20–25	1.90	37.91	4.83	0.05	0.88	0.83	0.05	0.12	0.15
25–30	1.32	18.95	2.32	0.01	0.79	0.76	0.03	0.21	0.28

2590 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

2591 5.4 Discussion

2592 5.4.1 ER differences between sites

2593 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2594 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2

2595 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present
 2596 study, the models performed poorly in 2 sites, BDZ and LDM. For BDZ, amplitudes of
 2597 both ER and temperatures were low (Figure 5.1 – A, E) making the representation of
 2598 ER possible only on a short temperature span. With such low ranges of both ER and
 2599 temperature, it can be assumed that ER variability was due to the variability between
 2600 plots. For LDM, the ER fluxes were measured in plots that were more heterogeneous
 2601 than expected, resulting in strong variability (Figure 5.1 – C). This observation is
 2602 consistent with the high NRMSE value calculated for this site (39.3 % for BDZ against
 2603 26.1 % for LDM) whereas the R^2 values for these two sites were close, 0.19 and 0.32
 2604 for BDZ and LDM respectively, using surface air temperature and an exponential
 2605 relationship. It is noteworthy that in FRN the NRMSE values were high with respect
 2606 to R^2 values. This result can be explained by the fact that the mean ER flux was
 2607 low ($1.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and thus had a strong influence on NRMSE as we used mean
 2608 normalization. Finally at -20 cm depth, models using non-synchronised data showed,
 2609 an increase in R^2 and a decrease in NRMSE which was more or less observable in
 2610 the different sites : clearly in FRN, LGT and to a lesser extent in LDM, but barely
 2611 perceivable in BDZ. At this depth the temperature and the ER signal phases are
 2612 opposed making the non-synchronised models better at representing ER than at -10
 2613 or -30 centimetres but with a reverse relationship. The ER fluxes thus show different
 2614 behaviours either in their amplitude or in their homogeneity

2615 5.4.2 Time-delay between temperature and ER

2616 Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-
 2617 lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relation-
 2618 ship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM
 2619 had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours
 2620 per centimetre, was higher than those found by Pavelka *et al.* (2007) in a forest and
 2621 in a grassland ecosystem and by Parkin et Kaspar (2003) on two agricultural soils (0.4
 2622 and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil

2623 has a lower thermal diffusivity than mineral soils (Farouki, 1981; Arya, 2001). LDM
2624 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2625 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the
2626 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2627 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2628 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2629 fluxes.

2630 5.4.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensi- 2631 vity to temperature representation

2632 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2633 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2634 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2635 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2636 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2637 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2638 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2639 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-
2640 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2641 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the
2642 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases
2643 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.
2644 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion
2645 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a
2646 phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher
2647 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-
2648 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values
2649 than those using surface air temperature.

2650 **5.4.4 Differences between daytime and nighttime ER measure-**
2651 **ments**

2652 The significant differences observed between daytime and nighttime measurements
2653 corroborate other studies in which these differences were found using chamber tech-
2654 niques (Juszczak *et al.*, 2012; Darenova *et al.*, 2014). The fact that some sites show
2655 significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be
2656 linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature
2657 amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between
2658 plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day
2659 and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the
2660 greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the syn-
2661 chronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the
2662 model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$).

2663 **5.4.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation**

2664 In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} values calculated with non-synchronised data
2665 in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 (Raich et Schlesinger,
2666 1992). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship
2667 between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term
2668 evolution. A similar behaviour was found by Pavelka *et al.* (2007) even if this Q_{10}
2669 decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely
2670 an increase in Q_{10} values with depth (Graf *et al.*, 2008). This apparent contradiction
2671 may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of
2672 the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation
2673 also led to meaningless high Q_{10} values because synchronisation can explain a higher
2674 proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude
2675 decreases with depth because of soil dampening.

²⁶⁷⁶ 5.5 Conclusions

²⁶⁷⁷ We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different
²⁶⁷⁸ depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every
²⁶⁷⁹ centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account
²⁶⁸⁰ these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10
²⁶⁸¹ centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between
²⁶⁸² daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist
²⁶⁸³ in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature am-
²⁶⁸⁴ plitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical
²⁶⁸⁵ coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations
²⁶⁸⁶ ([Vargas et al., 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it
²⁶⁸⁷ cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties,
²⁶⁸⁸ or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different
²⁶⁸⁹ depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small
²⁶⁹⁰ solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be
²⁶⁹¹ carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature pro-
²⁶⁹² file and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may
²⁶⁹³ be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

²⁶⁹⁴ Acknowledgements

²⁶⁹⁵ The work was funded as part of the Peatland National Observatory Service (Service
²⁶⁹⁶ national d'observation Tourbières, certified by the CNRS/INSU) as the four studied
²⁶⁹⁷ sites are part of this Service. The authors are also indebted to the site managers for
²⁶⁹⁸ permitting access to the studied peatlands. We also acknowledge support from Labex
²⁶⁹⁹ VOLTAIRE (ANR-10-LABX-100-01). Finally we would like to thank Elizabeth Rowley-
²⁷⁰⁰ Jolivet for corrections to the manuscript.

2701

2702

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

2703 À l'échelle globale les tourbières couvrent une faible surface, mais elles jouent un
2704 rôle important de part leur fonctionnement comme puits de carbone. Ces écosystèmes
2705 subissent des perturbations anthropiques et climatiques qui rendent incertain le deve-
2706 nir du stock de carbone qu'elles ont accumulées pendant les derniers millénaires. Les
2707 facteurs qui contrôlent les flux de carbones qu'elles échangent avec l'atmosphère sont
2708 globalement connus (température, végétation, hydrologie) mais leurs effets nécessitent
2709 encore d'être compris plus en détails

2710 Dans ce chapitre je vais : (i) synthétiser les résultats acquis dans le cadre de cette
2711 problématique et (ii) proposer des pistes pour de futurs recherches.

2712 Synthèse générale

2713 Le bilan de carbone

2714 L'estimation du bilan de carbone de la tourbière de La Guette montre que l'écosys-
2715 tème fonctionne comme une source de carbone. Sur les deux années de suivi elle a ainsi
2716 perdue $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ malgré un niveau de nappe d'eau proche de la surface
2717 du sol. Ce bilan est déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO₂ qui sont
2718 deux ordres de grandeur au dessus de celles du CH₄ et du COD. Si on schématise ce
2719 bilan on considérant 100 atomes de carbone qui entrent dans la tourbière (PPB) on a :

$$100C_{PPB} \rightarrow 118C_{RE} + 2C_{CH_4} + 1C_{COD} - 21\Delta C \quad (5.8)$$

2720 Soit 118 atomes de carbone émis sous forme de CO₂ respiré, 2 sous forme de CH₄
2721 et 1 sous forme de COD et un déficit de 21 atomes. Pour expliquer ce bilan négatif
2722 trois points sont à considérer.

2723 Le premier concerne les températures moyennes annuelles du site qui sont élevées
2724 par rapport à d'autres tourbières. Ces températures entraînent des flux importants
2725 qui se traduisent avec une importance forte dans le bilan en cas de déséquilibre. En

effet les estimations des flux de CO₂ entre la tourbière de La Guette et l'atmosphère, sont dans la gamme haute des émissions relevées dans la littérature que ce soit pour la RE ($1261 \pm 164 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou la PPB ($1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La tourbière subit des hivers moins longs et froids que celles situées aux plus hautes latitudes, ce qui permet aux flux de rester plus élevés plus longtemps. Il semble donc cohérent que les flux de CO₂ estimés soient plus fort que ceux mesurés dans des tourbières boréales.

Le second point est lié au premier : la tourbière de La Guette est située en plaine. Elle ne profite pas des été plus frais et humides et des hivers plus froids d'un climat montagnard et ses flux de RE restent important même la nuit et l'hiver. On peut ainsi comparer le premier jour des mesures haute fréquence entre les sites de Frasne et de La Guette (cf chapitre 5, Figure 5.1). Malgré des températures en journée plus élevées sur le site de Frasne, la RE mesurée est plus faible que ce soit la nuit ou le jour.

Le troisième point est la présence d'une végétation vasculaire herbacée, ubiquiste, adaptée aux milieux inondés pouvant maintenir une activité photosynthétique et de respiration autotrophe même dans des conditions de niveau de nappe d'eau élevé. Les estimations des flux de CO₂ se rapprochent de celles estimées dans les tourbières utilisées comme prairies permanentes, sans toutefois les atteindre. Cette comparaison a du sens car la tourbière de La Guette, est fortement envahie par une herbacée (*Molinia caerulea*) largement dominante. Ceci semble également cohérent car ces écosystèmes ont généralement une végétation herbacée majoritaire, mais un niveau de nappe d'eau plus bas favorisant des flux plus important, notamment pour la respiration.

Le bilan est donc déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO₂ mais les flux de CH₄ estimés sont également importants ($17 \pm 5 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et plutôt dans la tranche supérieure des valeurs relevées dans la littérature, ce qui est cohérent avec le niveau de nappe d'eau proche de la surface du sol relevé sur le site pendant les deux années de mesure. Enfin les flux de COD sont plutôt faibles par rapport aux données relevées dans la littérature. Ce flux est contraint principalement, sur les deux années de mesures, par la quantité d'eau qui quitte l'écosystème supérieure en 2014 par rapport à 2013.

2755 Les bilans estimés pour les années 2013 et 2014 différent : la tourbière de La
2756 Guette est une source plus importante en 2013 ($-301 \pm 47 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qu'en 2014
2757 ($-138 \pm 20 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Les valeurs de la RE sont proches pendant les deux années
2758 et cette différences semble davantage être causée par une hausse de la PPB de 957 ± 182
2759 à $1184 \pm 225 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ entre 2013 et 2014. Ce constat est à mettre en parallèle avec
2760 l'histoire de la tourbière qui sort de plusieurs années de bilan hydrique négatif et d'as-
2761 séchement important. Le niveau de la nappe d'eau était élevé dès de début des mesures,
2762 cependant il est possible que les capacités de développement et de photosynthèse de la
2763 végétation soient encore amoindrie en 2013. (**Corroboreé par mesure par groupe**)

2764 Variabilité spatiale des flux

2765 Ces travaux ont également montré la forte variabilité spatiale des flux de CO₂
2766 sur la tourbière de La Guette. Sur les 13 ha de la tourbière, la variabilité spatiale des
2767 flux de CO₂ s'étend sur une gamme aussi importante que celle visible à l'échelle de
2768 l'hémisphère nord entre différents sites (Figure 3.31–A et B). Les estimations de bilan
2769 dépassent même la gamme les valeurs relevées dans la littérature (Figure 3.31–C).
2770 Ces résultats soulignent l'importance de la variabilité spatiale et de la nécessité de la
2771 considérer lors du développement de protocoles de suivi des flux de GES. Concernant
2772 le CH₄, le nombre limité de points de mesure ne permet pas de faire le même type de
2773 comparaison.

2774 Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone sont
2775 celles où les herbacées sont dominantes. Il est possible que le potentiel de photosynthèse
2776 de l'écosystème, et plus particulièrement celui des sphaignes ne soit pas à son maximum
2777 après les années sèches qui ont précédé les mesures.

2778 Effet de l'hydrologie sur les flux de GES

2779 Même si les faibles variations du niveau de la nappe d'eau mesurée sur la tourbière de
2780 La Guette pendant les deux années de mesure n'ont pas permis de les relier directement
2781 aux émissions de GES, l'hydrologie joue un rôle important.

2782 D'abord l'importance de flux de CH₄, dont l'estimation est plutôt dans la tranche
2783 supérieure des valeurs relevées dans la littérature, est probablement liée au niveau de
2784 la nappe d'eau. Ce dernier en étant proche de la surface du sol empêche l'oxydation
2785 du CH₄. Le fait d'avoir des flux plus faible en 2013, année où le niveau de nappe
2786 a légèrement baissé en été, qu'en 2014 va dans ce sens. Suite aux expérimentations
2787 sur mésocosmes, il semble d'ailleurs qu'à niveau de nappe d'eau élevé, la proportion
2788 aérobiose/anaérobiose de la colonne de sol ne soit plus le processus prépondérant de contrôle
2789 des émissions de CH₄.

2790 Ensuite malgré un niveau moyen de la nappe d'eau plus élevé en 2014 qu'en 2013,
2791 l'estimation de la quantité d'eau sortant de la tourbière est également supérieure en
2792 2014. Cette inconsistance apparente s'explique probablement par l'histoire de la tour-
2793 bière pendant les années précédents les mesures. En 2011 et 2012 la tourbière a subit
2794 un étiage important et s'est vidée d'une part importante de son eau (Figure 2.5). En
2795 2013 une partie importante de l'eau arrivant dans la tourbière a donc servie à la «
2796 remplir ». Cet effet est beaucoup moins apparent en 2014, du fait que la tourbière s'est
2797 remplie en 2013. Ces variations dans la décharge en eau de la tourbières sont la source
2798 des différences d'estimation du COD entre 2013 et 2014.

2799 Enfin, même si aucune tendance directe n'est visible avec les flux de CO₂, le ni-
2800 veau de la nappe d'eau particulièrement élevé pendant les deux années de mesure a
2801 probablement eu un rôle. Notamment il a pu limiter les flux de RE en minimisant la
2802 proportion aérobiose de la colonne de tourbe. Cependant, les flux observés sont impor-
2803 tant. *Molinia caerulea* et *Eriophorum Augustifolium* possèdent un aérenchyme, cette
2804 adaptation aux milieux inondés leur permet de maintenir des échanges gazeux entre
2805 leurs racines à l'atmosphère. Son effet est davantage visible sur les expérimentations
2806 sur mésocosmes, où un niveau de la nappe d'eau plus bas entraîne une augmentation
2807 des émissions de la RE.

2808 Les modèles

2809 Intérêt de l'évaluation

2810 Que ce soit pour la PPB ou la RE, la prise en compte de la végétation améliore
2811 la calibration des modèles. Pour la PPB l'intégration de la végétation n'améliore pas
2812 l'évaluation du modèle. Ceci indique que, si d'autres suivis du même type sont effectués
2813 sur le site, la prise en compte de la végétation devra être revue. De plus, l'intégration
2814 de la végétation dans l'estimation des flux de PPB a un effet important sur le bilan
2815 final de l'écosystème. À l'inverse pour la RE l'intégration de la végétation, qui améliore
2816 également l'évaluation, change de manière marginale, mais significative (l'AIC dimi-
2817 nue) l'estimation du flux de carbone. Son utilisation pour estimer les flux de RE dans
2818 d'autres contextes sur la tourbière de La Guette semble pertinent. Enfin l'estimation
2819 du CH₄, dont l'évaluation montre une erreur importante, doit être limité à l'estima-
2820 tion d'un ordre de grandeur des flux émis lors de ce suivi en particulier. Ces résultats
2821 montrent l'intérêt de l'évaluation des modèles utilisés pour pouvoir préciser leur limites
2822 d'utilisation mais également les limites dans les interprétations.

2823 La prise en compte de la végétation reste une difficulté importante, l'observation
2824 répétée nécessitant des mesures non destructives, souvent imprécises ou très coûteuses
2825 en temps.

2826 Modélisation saisonnière et mesures horaires

2827 Les estimations des flux de la tourbière de La Guette par les modèles du chapitre 3
2828 ont été calculées à l'heure. Elles ont donc pu être comparées aux données acquises sur le
2829 même site lors d'autres expérimentations, notamment grâce à l'utilisation de méthodes
2830 de mesures identiques sur l'ensemble de ces travaux. Ainsi si l'on compare la RE estimée
2831 à l'aide des modèles RE-1 et RE-3 (chapitre 3) aux données acquises à haute fréquence
2832 (chapitre 5) on observe un écart important entre les valeurs mesurées et celles estimées
2833 par les modèles (Figure 5.6). Pour expliquer cet écart on peut considérer les deux points
2834 suivants :

2835 Premier point, on compare des modèles qui prennent en compte la variabilité spa-
 2836 tiale du site (une partie au moins, à travers les vingt points qui on servi à les calibrer)
 2837 à des mesures réalisées sur quatre embases dans une zone restreinte de la tourbière (20
 2838 x 20 m). Ces quatre points ayant une représentativité spatiale limitée et ont été choisi
 2839 pour leur similarités. Cet écart peut donc être en partie le reflet de la variabilité spatiale
 2840 des flux dans la tourbière. Cet argument est soutenu par les mesures de RE réalisées le
 2841 24 et le 25 juillet 2013, soit 5 jours avant les mesures haute fréquence et dont la gamme
 2842 de valeur est comprise entre $4,8$ et $18,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et sont représentés par le fond gris
 2843 sur la figure 5.6. Les estimations des modèles RE-1 et RE-3 restent majoritairement
 2844 dans cette gamme de valeurs. Par ailleurs, la placette p04 (Figure 3.1) la plus proche
 2845 des mesures haute fréquences, est dans la gamme basse des flux que ce soit pour la
 2846 campagne du 24-25 juillet : troisième flux le plus faible mesuré ($6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou
 2847 en moyenne sur l'ensemble de mesure où elle vaut $2,81 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ par rapport
 2848 à la moyenne de l'ensemble des placettes valant $3,77 \pm 2,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2849 Second point, le modèle est calibré à partir de moyennes des flux par campagne
 2850 de mesure (Figure 3.8–A et B). Ces moyennes sont comprises entre $0,69 \pm 0,27$ et
 2851 $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Par conséquent les estimations des modèles, (spécialement
 2852 RE-1), en dehors de cette gamme sont du domaine de l'extrapolation et donc à consi-
 2853 dérer avec précaution.

2854 Ces deux points considérés, il semble que les estimations des modèles RE-1 et RE-3,
 2855 malgré les écarts que l'on peut observées, restent cohérentes avec les mesures effectuées
 2856 aux différentes échelles. Le modèle RE-3 reste davantage encore que le modèle RE-1
 2857 dans la gamme de valeur attribuable en grande partie, à la variabilité spatiale. Cette
 2858 comparaison montre également l'importance de la variabilité spatiale des flux dans les
 2859 tourbières et la difficulté qu'il peut y avoir à la prendre en compte de façon satisfaisante.

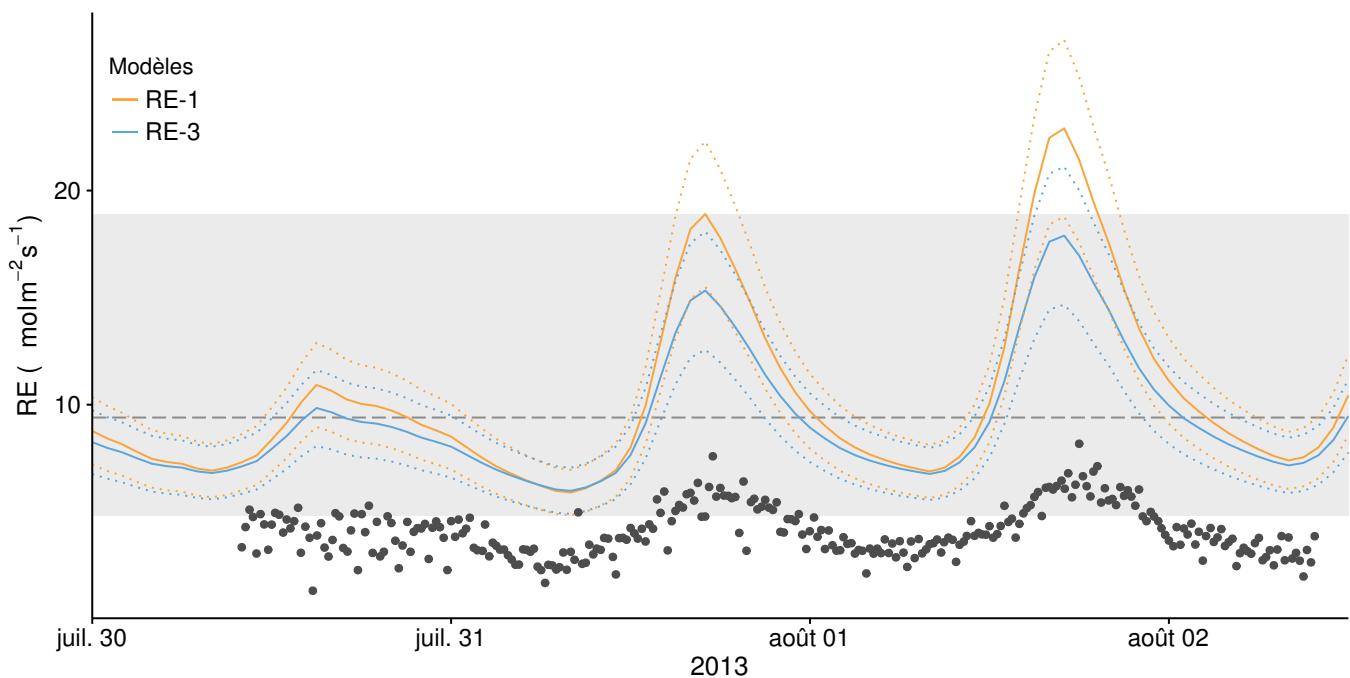


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par les modèles RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.

²⁸⁶⁰ Perspectives

²⁸⁶¹ Sur les données acquises pendant ce travail, un certain nombre de points mérite-
²⁸⁶² raient d'être approfondi. Ainsi il serait intéressant d'explorer le détail des relations flux
²⁸⁶³ de GES/facteurs contrôlant pour chaque placette. Ceci permettrait d'estimer si la va-
²⁸⁶⁴ riabilité spatiale observée est plutôt liée à une différence de sensibilité avec des facteurs
²⁸⁶⁵ contrôlant identiques, ou si elle est plutôt liée à une différence dans la prépondérance
²⁸⁶⁶ des facteurs contrôlant. Certaines placettes plus sensibles à la baisse du niveau de la
²⁸⁶⁷ nappe d'eau en 2013 gagneraient peut être à l'inclusion du niveau de nappe dans leurs
²⁸⁶⁸ estimations.

²⁸⁶⁹ Continuer de suivre les flux de GES et d'estimer le bilan de carbone de l'écosys-
²⁸⁷⁰ tème à plus long terme semble également indispensable afin de comprendre comment
²⁸⁷¹ fonctionne le système vis-à-vis de processus dont l'amplitude temporelle est plus im-
²⁸⁷² portante. Par exemple la variation inter-annuelle des températures, des précipitations,

2873 du niveau de la nappe ou les variations des communautés végétales. Ce suivi sera pro-
2874 bablement fait dans le cadre du SNO Tourbière et de l'installation prochaine d'une tour
2875 Eddy Covariance permettant de mesurer les flux à plus haute fréquence et de façon
2876 continue. Idéalement le suivi spatial avec les chambres et de mesure par Eddy Cova-
2877 riance permettrait de comparer ces deux méthodes et leurs estimations respectives.

2878 En ce qui concerne l'hydrologie, la suite du projet CARBIODIV devrait permettre
2879 d'estimer l'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette sur les
2880 flux de GES et la végétation.

2881 En partenariat avec le LSCE les données acquises pendant ces travaux pourront être
2882 valorisées en servant à la calibration de modèles à des échelles globales. Des données
2883 on d'ors et déjà été envoyée à Chloé Largeron qui développe un code "tourbière" dans
2884 le modèle ORCHIDEE.

2885 Modèles : PCARS (frolking2002), MWM (Wu2013), TOPMODEL (Stocker2014)

2886

2887



BIBLIOGRAPHIE

- 2888 AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
 2889 trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
 2890 *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- 2891 AKAIKE, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *Autom. Control*
 2892 *IEEE Trans. On*, 19(6):716–723.
- 2893 ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
 2894 CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
 2895 *chemistry*, 44(2):163–186.
- 2896 ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
 2897 NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
 2898 for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- 2899 ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
 2900 for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
 2901 *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- 2902 ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
 2903 CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
 2904 (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
 2905 *Sci.*, 37(1):117.
- 2906 ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
 2907 *Geophysics Series*. Academic Press.
- 2908 AURELA, M., LAURILA, T. et TUOVINEN, J.-P. (2004). The timing of snow melt
 2909 controls the annual CO₂ balance in a subarctic fen. *Geophys. Res. Lett.*, 31(16):
 2910 L16119.
- 2911 AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITTIILA,
 2912 E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
 2913 in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- 2914 BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
 2915 Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
 2916 thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.

- 2917 BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil
2918 Sci.*, 47(2):151–163.
- 2919 BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMEMLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
2920 RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,
2921 CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUYSSAERT, S., MARGO-
2922 LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
2923 C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
2924 take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- 2925 BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
2926 on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
2927 91.
- 2928 BEYER, C. et HÖPER, H. (2015). Greenhouse gas exchange of rewetted bog peat extrac-
2929 tion sites and a Sphagnum cultivation site in northwest Germany. *Biogeosciences*,
2930 12(7):2101–2117.
- 2931 BEYER, C., LIEBERSBACH, H. et HÖPER, H. (2015). Multiyear greenhouse gas flux
2932 measurements on a temperate fen soil used for cropland or grassland. *J. Plant Nutr.
2933 Soil Sci.*, pages n/a–n/a.
- 2934 BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2013). A water-table dependent
2935 reservoir model to investigate the effect of drought and vascular plant invasion on
2936 peatland hydrology. *Journal of Hydrology*, 499:132–139.
- 2937 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2938 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2939 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2940 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2941 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2942 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2943 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2944 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2945 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2946 BRAGAZZA, L., SIFFI, C., IACUMIN, P. et GERDOL, R. (2007). Mass loss and nutrient
2947 release during litter decay in peatland : the role of microbial adaptability to litter
2948 chemistry. *Soil Biol. Biochem.*, 39(1):257–267.
- 2949 BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydroche-
2950 mical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- 2951 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2952 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2953 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2954 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2955 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2956 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.

- 2957 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
 2958 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
 2959 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2960 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
 2961 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
 2962 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
 2963 9(4):455–470.
- 2964 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
 2965 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2966 BURNHAM, K. P. et ANDERSON, D. R. (2002). *Model selection and multimodel infe-*
 2967 *rence : a practical information-theoretic approach*. Springer.
- 2968 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
 2969 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
 2970 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell*
 2971 *Environ.*, 33(3):394–407.
- 2972 CARROLL, P. et CRILL, P. (1997). Carbon balance of a temperate poor fen. *Glob.*
 2973 *Biogeochem. Cycles*, 11(3):349–356.
- 2974 CHANTON, J. P. (2005). The effect of gas transport on the isotope signature of methane
 2975 in wetlands. *Org. Geochem.*, 36(5):753–768.
- 2976 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
 2977 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
 2978 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
 2979 WARTH, R., MATSON, P., MC GUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
 2980 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
 2981 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
 2982 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2983 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
 2984 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
 2985 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
 2986 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.
- 2987 CHIMNER, R. A. et EWEL, K. C. (2005). A tropical freshwater wetland : II. Production,
 2988 decomposition, and peat formation. *Wetl. Ecol. Manag.*, 13(6):671–684.
- 2989 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
 2990 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
 2991 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
 2992 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
 2993 pages 847–940.
- 2994 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. J. et TURNER, J. (2013).
 2995 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change. In STO-
 2996 CKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G.-K., TIGNOR, M. M. B., ALLEN, S. K., BO-
 2997 SCHUNG, J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, V. et MIDGLEY, P. M., éditeurs : *Climate*

- 2998 *Change 2013 : The physical science basis. Contribution of Working Group I to the*
 2999 *fifth Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 1217–
 3000 1308. Cambridge University Press, Cambridge.
- 3001 CHRISTENSEN, T. R., PANIKOV, N., MASTEPANOV, M., JOABSSON, A., STEWART,
 3002 A., ÖQUIST, M., SOMMERKORN, M., REYNAUD, S. et SVENSSON, B. (2003). Biotic
 3003 controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands – a closed environment study.
 3004 *Biogeochemistry*, 64(3):337–354.
- 3005 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
 3006 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
 3007 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
 3008 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 3010 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
 3011 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 3012 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
 3013 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
 3014 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 3015 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
 3016 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 3017 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
 3018 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 3019 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
 3020 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
 3021 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 3022 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (2014). Diurnal deviations in the rela-
 3023 tionship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*, 123:263–269.
- 3024 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
 3025 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 3026 DINSMORE, K. J., BILLETT, M. F., SKIBA, U. M., REES, R. M., DREWER, J. et
 3027 HELFTER, C. (2010). Role of the aquatic pathway in the carbon and greenhouse gas
 3028 budgets of a peatland catchment. *Glob. Change Biol.*, 16(10):2750–2762.
- 3029 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect
 3030 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,
 3031 318(1-2):229–242.
- 3032 ELSGAARD, L., GÖRRES, C.-M., HOFFMANN, C. C., BLICHER-MATHIESEN, G.,
 3033 SCHELDE, K. et PETERSEN, S. O. (2012). Net ecosystem exchange of CO₂ and
 3034 carbon balance for eight temperate organic soils under agricultural management.
 3035 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 162:52–67.
- 3036 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
 3037 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.

- 3038 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
3039 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- 3040 FAROUIKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
3041 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 3042 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
3043 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 3044 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
3045 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 3046 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
3047 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
3048 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 3049 GARCIA, J.-L., PATEL, B. K. et OLLIVIER, B. (2000). Taxonomic, phylogenetic, and
3050 ecological diversity of methanogenic Archaea. *Anaerobe*, 6(4):205–226.
- 3051 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
3052 *Sols et Environnement*, (2e édn), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
3053 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 3054 GLASER, P. H. et CHANTON, J. P. (2009). Methane accumulation and release from deep
3055 peat : measurements, conceptual models, and biogeochemical significance. *Carbon
3056 Cycl. North. Peatl.*, pages 145–158.
- 3057 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
3058 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
3059 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 3060 GOGO, S., LAGGOUN-DÉFARGE, F., MERZOUI, F., MOUNIER, S., GUIRIMAND-
3061 DUFOUR, A., JOZJA, N., HUGUET, A., DELARUE, F. et DÉFARGE, C. (2015). In
3062 situ and laboratory non-additive litter mixture effect on C dynamics of Sphagnum
3063 rubellum and Molinia caerulea litters. *J. Soils Sediments*, pages 1–15.
- 3064 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
3065 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 3066 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
3067 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
3068 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 3069 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
3070 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
3071 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 3072 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
3073 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
3074 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.

- 3075 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
3076 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOULLAUD, B. et
3077 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
3078 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
3079 *nology*, 22(7):1–17.
- 3080 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
3081 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 3082 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
3083 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
3084 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 3085 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
3086 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- 3087 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
3088 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 3089 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
3090 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 3091 HUC, A. (1980). Origin and formation of organic matter in recent sediments and its
3092 relation to kerogen. In *Kerogen : Insoluble Organic Matter from Sedimentary Rocks*,
3093 pages 445–476. Editions TECHNIP.
- 3094 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
3095 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
3096 1(11):763–766.
- 3097 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
3098 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
3099 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
3100 4(5):803–816.
- 3101 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
3102 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*
3103 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 3104 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
3105 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 3106 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., von BLOH,
3107 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
3108 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
3109 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER,
3110 A., SEGSCHEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
3111 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
3112 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
3113 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.

- 3114 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
3115 mire conservation group.
- 3116 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
3117 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
3118 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 3119 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
3120 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
3121 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 3122 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
3123 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL,
3124 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓT-
3125 TIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN,
3126 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
3127 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et
3128 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
3129 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 3130 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (2005). A conceptual model of volume-change controls
3131 on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 3132 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
3133 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohy-
3134 drology*, 7(2):771–782.
- 3135 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
3136 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
3137 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 3138 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
3139 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 3140 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
3141 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 3142 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
3143 19(4):409–421.
- 3144 LAI, D. Y. F., ROULET, N. T. et MOORE, T. R. (2014). The spatial and temporal
3145 relationships between CO₂ and CH₄ exchange in a temperate ombrotrophic bog.
3146 *Atmospheric Environment*, 89:249–259.
- 3147 LAIHO, R. (2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
3148 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
3149 2011–2024.
- 3150 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
3151 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
3152 820, pages 37–51.

- 3153 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
 3154 Jyskä.
- 3155 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
 3156 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 3157 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
 3158 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
 3159 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeos-
 3160 ciences*, 5(2):1475–1491.
- 3161 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
 3162 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
 3163 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 3164 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
 3165 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.
 3166 Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 3167 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
 3168 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
 3169 317.
- 3170 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
 3171 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
 3172 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis
 3173 and Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 3174 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
 3175 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
 3176 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 3177 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
 3178 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
 3179 Press, Burlington.
- 3180 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 4 - Processes of {CO₂transport} from soil
 3181 to the atmosphere. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the
 3182 Environment*, pages 61 – 76. Academic Press, Burlington.
- 3183 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
 3184 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
 3185 Burlington.
- 3186 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006d). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
 3187 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
 3188 – 185. Academic Press, Burlington.
- 3189 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
 3190 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
 3191 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.

- 3192 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
 3193 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
 3194 SENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
 3195 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
 3196 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 3197 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
 3198 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
 3199 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 3200 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
 3201 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 3202 MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth
 3203 and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- 3204 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
 3205 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
 3206 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 3207 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (2015). Carbon dioxide
 3208 flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming and
 3209 water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–1111.
- 3210 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classifica-*
 3211 *tion system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 3212 NILSSON, M., MIKKELÄ, C., SUNDH, I., GRANBERG, G., SVENSSON, B. H. et RAN-
 3213 NEBY, B. (2001). Methane emission from Swedish mires : National and regional
 3214 budgets and dependence on mire vegetation. *J. Geophys. Res.*, 106(D18):20847–
 3215 20860.
- 3216 NILSSON, M., SAGERFORS, J., BUFFAM, I., LAUDON, H., ERIKSSON, T., GRELLE, A.,
 3217 KLEMEDTSSON, L., WESLIEN, P. et LINDROTH, A. (2008). Contemporary carbon
 3218 accumulation in a boreal oligotrophic minerogenic mire – a significant sink after
 3219 accounting for all C-fluxes. *Glob. Change Biol.*, 14(10):2317–2332.
- 3220 NORDSTROEM, C., SOEGAARD, H., CHRISTENSEN, T. R., FRIBORG, T. et HANSEN,
 3221 B. U. (2001). Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen
 3222 ecosystem in NE-Greenland. *Theor Appl Climatol*, 70(1-4):149–166.
- 3223 OLEFELDT, D., ROULET, N. T., BERGERON, O., CRILL, P., BÄCKSTRAND, K. et
 3224 CHRISTENSEN, T. R. (2012). Net carbon accumulation of a high-latitude perma-
 3225 frost palsu mire similar to permafrost-free peatlands : CARBON BALANCE OF A
 3226 SUBARCTIC PEATLAND. *Geophys. Res. Lett.*, 39(3):n/a–n/a.
- 3227 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
 3228 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 3229 PALES, J. C. et KEELING, C. D. (1965). The concentration of atmospheric carbon
 3230 dioxide in Hawaii. *J. Geophys. Res.*, 70(24):6053–6076.

- 3231 PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et
3232 STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- 3234 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
3235 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 3236 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
3237 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
3238 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 3239 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
3240 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
3241 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
3242 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 3243 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
3244 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Riviere watershed,
3245 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 3246 PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644).
3247 In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia
3248 Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- 3249 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
3250 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
3251 527.
- 3252 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
3253 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 3254 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
3255 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 3257 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
3258 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
3259 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
3260 X., MASKELL, K. et JOHNSON, C. A., éditeurs : *Climate Change 2001 : the Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 185–237. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 3265 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
3266 S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSENS, I., YUSTE,
3267 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG,
3268 G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.

- 3271 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
3272 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- 3273 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
3274 *et collines*. Forêt privée française.
- 3275 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
3276 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
3277 *qu'amendée en 1982 et 1987.*
- 3278 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
3279 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 3280 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
3281 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 3282 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
3283 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
3284 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
3285 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 3286 ROULET, N. T., LAFLEUR, P. M., RICHARD, P. J. H., MOORE, T. R., HUMPHREYS,
3287 E. R. et BUBIER, J. (2007). Contemporary carbon balance and late Holocene carbon
3288 accumulation in a northern peatland. *Global Change Biology*, 13(2):397–411.
- 3289 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Adaptations to the peatland habitat. In *The biology*
3290 *of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 3291 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
3292 pages 85–107. Oxford University Press.
- 3293 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Productivity and peat accumulation. In *The biology*
3294 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 3295 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013d). Sphagnum - the builder of boreal peatlands. In
3296 *The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 3297 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
3298 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 3299 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (1987). Biospheric CO₂ emissions during the
3300 past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*, 39B(1–
3301 2):140–154.
- 3302 SIGG, L., BEHRA, P. et STUMM, W. (2014). Cycles biogéochimiques des éléments
3303 dans les milieux aquatiques. In *Chimie des milieux aquatiques-5e édition : Cours et*
3304 *exercices corrigés*, pages 411–470. Dunod, Paris.
- 3305 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
3306 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
3307 23(2):126–131.

- 3308 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
3309 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43(4):449–528.
- 3310 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
3311 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
3312 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
3313 303(5656):353–356.
- 3314 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
3315 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
3316 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 3317 STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G. K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG,
3318 J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, B. et MIDGLEY, B. M. (2013). *IPCC, 2013 : climate
3319 change 2013 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth
3320 assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge
3321 University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 3322 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change.* IPS, International Peat Society,
3323 Jyväskylä, Finland.
- 3324 STRACK, M. et PRICE, J. S. (2009). Moisture controls on carbon dioxide dynamics of
3325 peat-Sphagnum monoliths. *Ecohydrology*, 2(1):34–41.
- 3326 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
3327 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
3328 9(2):278–287.
- 3329 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
3330 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 3331 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
3332 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 3333 SYED, K. H., FLANAGAN, L. B., CARLSON, P. J., GLENN, A. J. et VAN GAALEN, K. E.
3334 (2006). Environmental control of net ecosystem CO₂ exchange in a treed, moderately
3335 rich fen in northern Alberta. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1–4):97–114.
- 3336 TARNOCAI, C., CANADELL, J. G., SCHUUR, E. a. G., KUHRY, P., MAZHITOVA, G. et
3337 ZIMOV, S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost
3338 region. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 23(2):n/a–n/a.
- 3339 TAYLOR, K., ROWLAND, A. P. et JONES, H. E. (2001). Molinia caerulea (L.) Moench.
3340 *J. Ecol.*, 89(1):126–144.
- 3341 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
3342 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
3343 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 3344 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
3345 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
3346 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1–3):409–422.

- 3347 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
3348 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
3349 118(1-3):371–387.
- 3350 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
3351 DEN, J. W. et MC GUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
3352 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
3353 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 3354 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
3355 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
3356 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 3357 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
3358 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
3359 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 3360 VAN BREEMEN, N. (1995). How Sphagnum bogs down other plants. *Trends Ecol.
3361 Evol.*, 10(7):270–275.
- 3362 VANSELOW-ALGAN, M., SCHMIDT, S. R., GREVEN, M., FIENCKE, C., KUTZBACH, L.
3363 et PFEIFFER, E.-M. (2015). High methane emissions dominated annual greenhouse
3364 gas balances 30 years after bog rewetting. *Biogeosciences*, 12(14):4361–4371.
- 3365 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
3366 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
3367 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
3368 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 3369 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-
3370 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
3371 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 3372 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
3373 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
3374 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 3375 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
3376 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 3377 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
3378 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 3379 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
3380 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
3381 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- 3382 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
3383 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
3384 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
3385 120.

- 3386 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
3387 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
3388 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 3389 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
3390 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
3391 94.
- 3392 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
3393 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
3394 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 3395 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
3396 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 3397 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
3398 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
3399 44(5):907–920.
- 3400 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
3401 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
3402 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
3403 ries Washington, DC.
- 3404 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
3405 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 3406 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (2015).
3407 Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland in the
3408 Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

INDEX

3409	A	
3410	atterrissement	11
3411	C	
3412	carbone	
3413	stock	12
3414	changements globaux	2, 14
3415	E	
3416	échange net de l'écosystème	
3417	contrôle	21
3418	P	
3419	paludification	11
3420	photosynthèse	17
3421	production primaire brute	
3422	contrôle	21
3423	R	
3424	respiration	18
3425	de l'écosystème	18
3426	contrôle	20
3427	du sol	18
3428	S	
3429	services écologiques	3
3430	T	
3431	tourbières	8–16
3432	distribution	11
3433	formation	11
3434	surface	10
3435	utilisation	14
3436	turbification	10
3437	Z	
3438	zone humide	8

3439

3440



ANNEXES

³⁴⁴¹ A Photos supplémentaires



(a) droséra

FIGURE 7 – Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.

³⁴⁴² B protocole végétation

³⁴⁴³ Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
³⁴⁴⁴ place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
³⁴⁴⁵ pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
³⁴⁴⁶ place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
³⁴⁴⁷ mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

³⁴⁴⁸ La strate arbustive

³⁴⁴⁹ Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
³⁴⁵⁰ mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
³⁴⁵¹ jusqu'au sommet de l'individu.

³⁴⁵² La strate herbacée

³⁴⁵³ Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
³⁴⁵⁴ les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
³⁴⁵⁵ les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
³⁴⁵⁶ permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
³⁴⁵⁷ ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

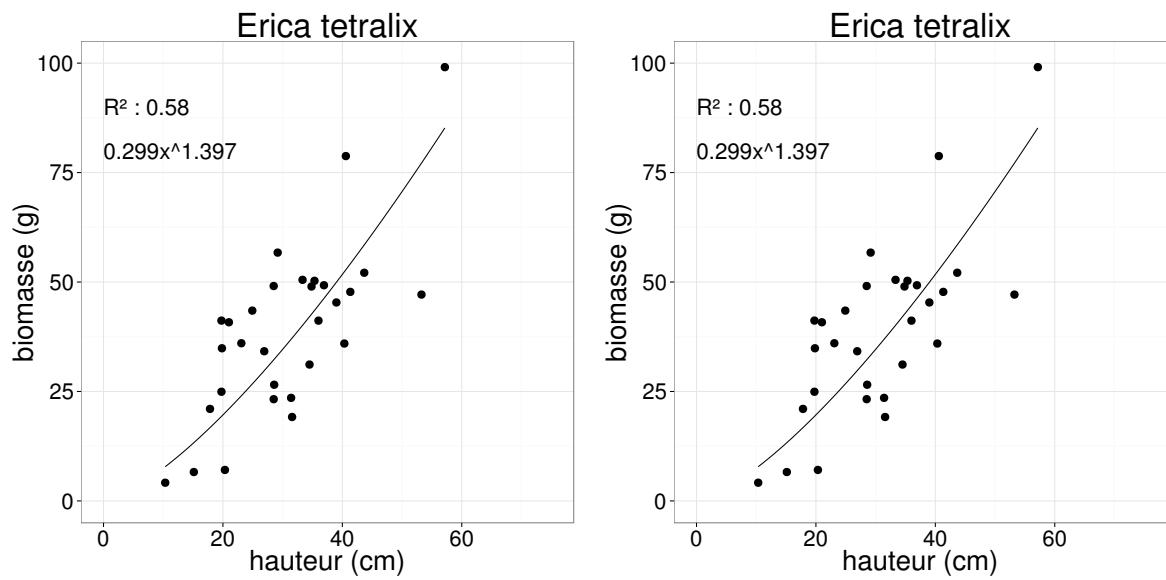


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

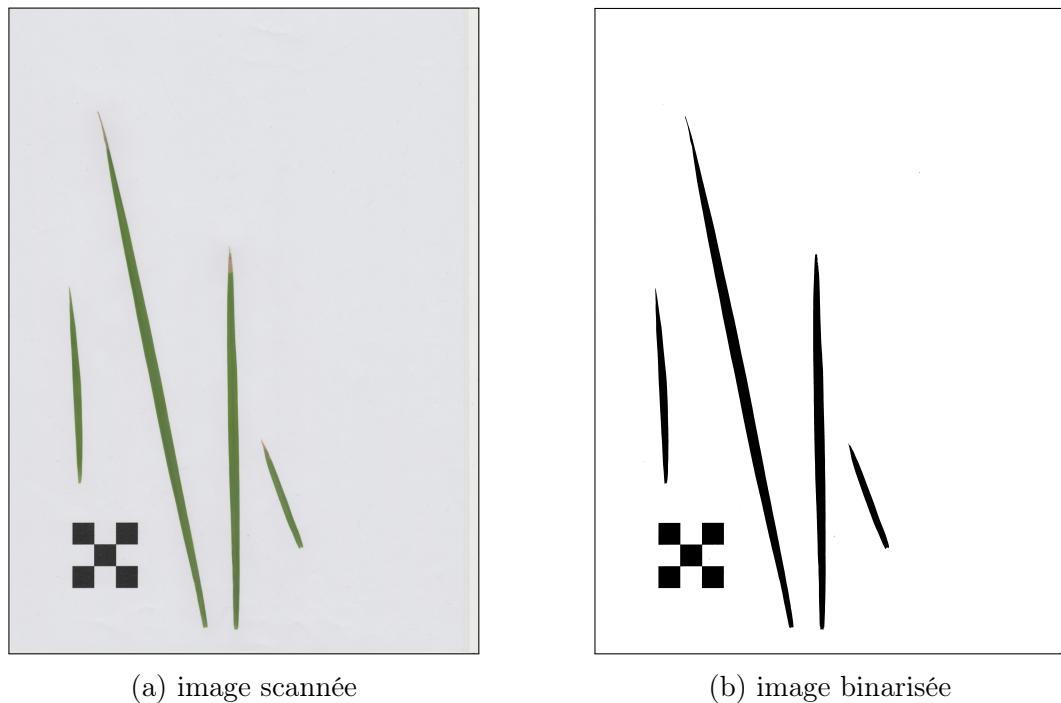
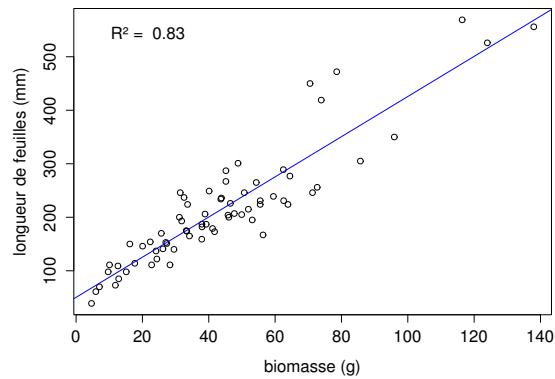
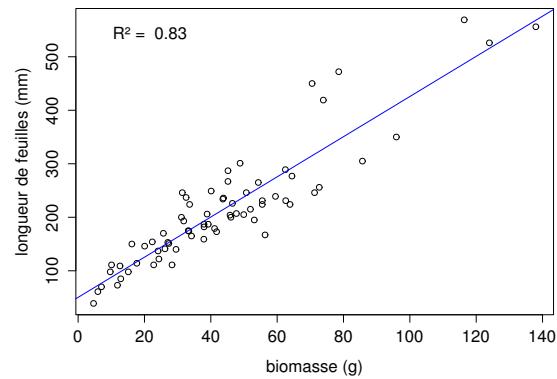


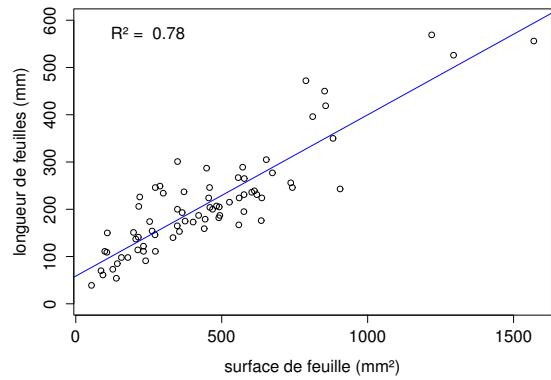
FIGURE 9 – Scanne des feuilles



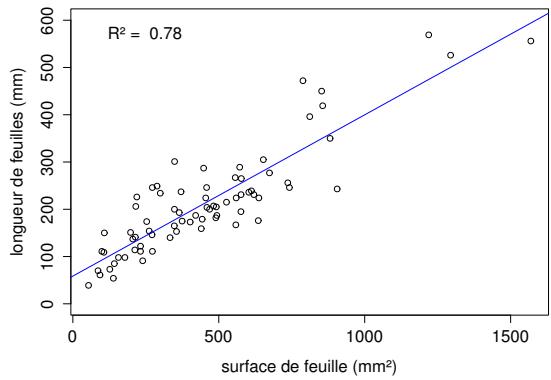
(a) *Molinia caerulea* – biomasse



(b) *Eriophorum* – biomasse



(c) *Molinia caerulea* – surface



(d) *Eriophorum* – surface

FIGURE 10 – Calibration de la biomasse herbacées pour *molinia Caerulea* (a), pour *eriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *molinia Caerulea* (c), pour *eriophorum* (d) en fonction de la hauteur

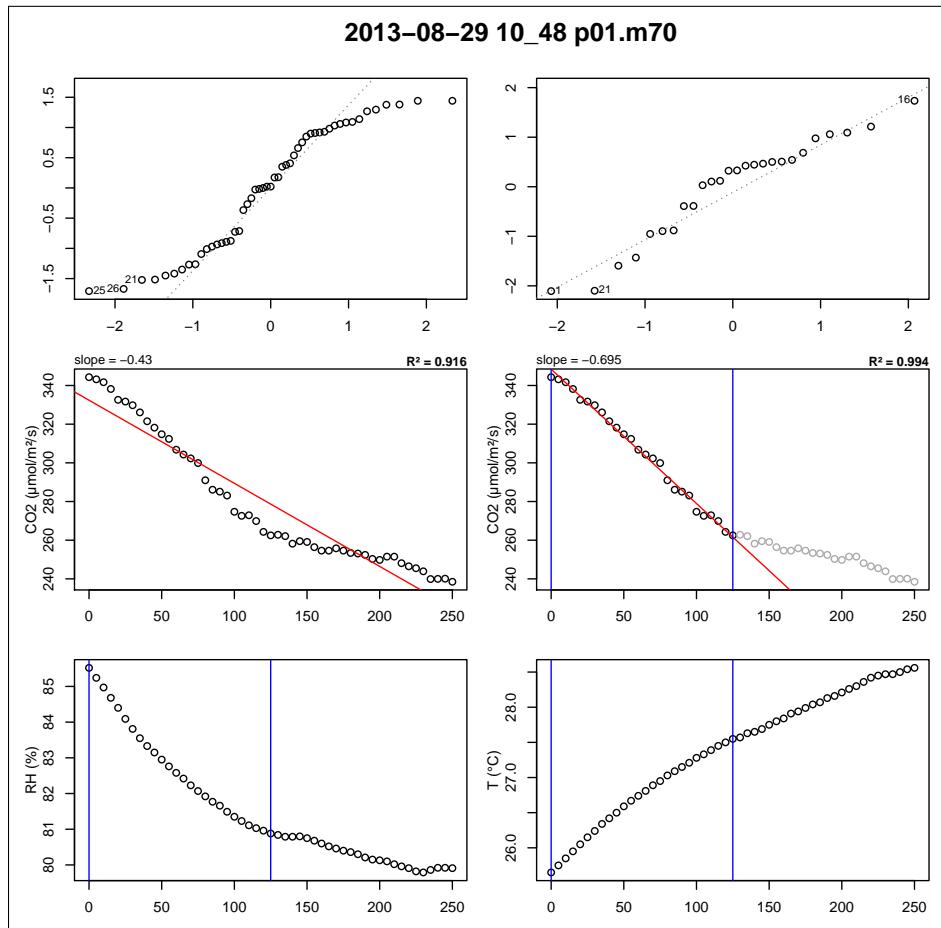


FIGURE 11 – Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO₂

C package m70r

Ce package contient une série de fonctions à utiliser avec le langage R et qui permettent de traiter les fichiers *.m70 issue des sondes Vaisala.

- Générer des planches de graphes pour diagnostiquer les flux (Figure 11)
- De comparer l'effet du retrait de certains points. La figure 11 montre ainsi une mesure pour laquelle l'assimilation de CO₂ par photosynthèse est tellement forte qu'elle semble être stoppée abruptement au delà d'un certain seuil.
- De conserver les changements effectués dans un fichier séparé du fichier source, qui reste donc intact.
- De calculer les flux net.

³⁴⁶⁹ D Résultats des ACP

³⁴⁷⁰ Les données de CH₄ étant moins nombreuses que les données de CO₂, deux ACP
³⁴⁷¹ ont été effectuées, l'une sans les données de CH₄ et l'autre avec, afin de maximiser le
³⁴⁷² nombre d'observation utilisés.

³⁴⁷³ D.1 ACP des flux de CO₂ et des facteurs contrôlants (sans ³⁴⁷⁴ CH₄)

³⁴⁷⁵ D.2 ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH₄)

³⁴⁷⁶ E Le projet CARBIODIV

³⁴⁷⁷ Ce projet vise à restaurer l'hydrologie de la tourbière de La Guette et de suivre les
³⁴⁷⁸ effets de cette restauration sur les flux de carbone et la biodiversité. Ce projet implique
³⁴⁷⁹ donc des laboratoires scientifiques (ISTO, LPC2E) une cellule de recherche et déve-
³⁴⁸⁰ loppement de l'Université d'Orléans (CETRAHE), des associations (SNE, CERCOPE,
³⁴⁸¹ LIN'Eco), et une entreprise (Environnement41).

³⁴⁸² Carte Nécessaire.

³⁴⁸³ F Calibrations flux de GES et facteurs contrô- ³⁴⁸⁴ lant

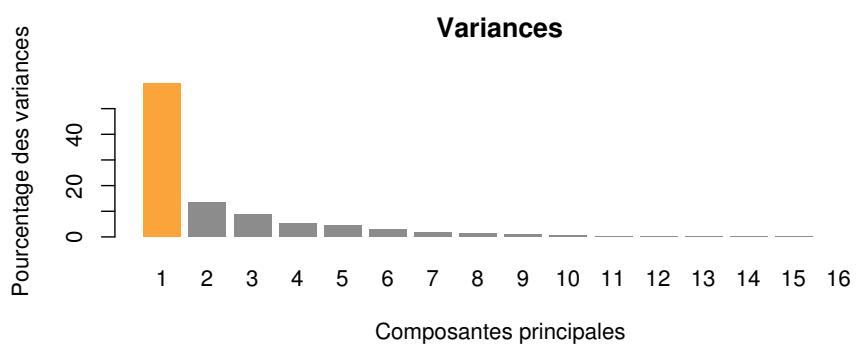
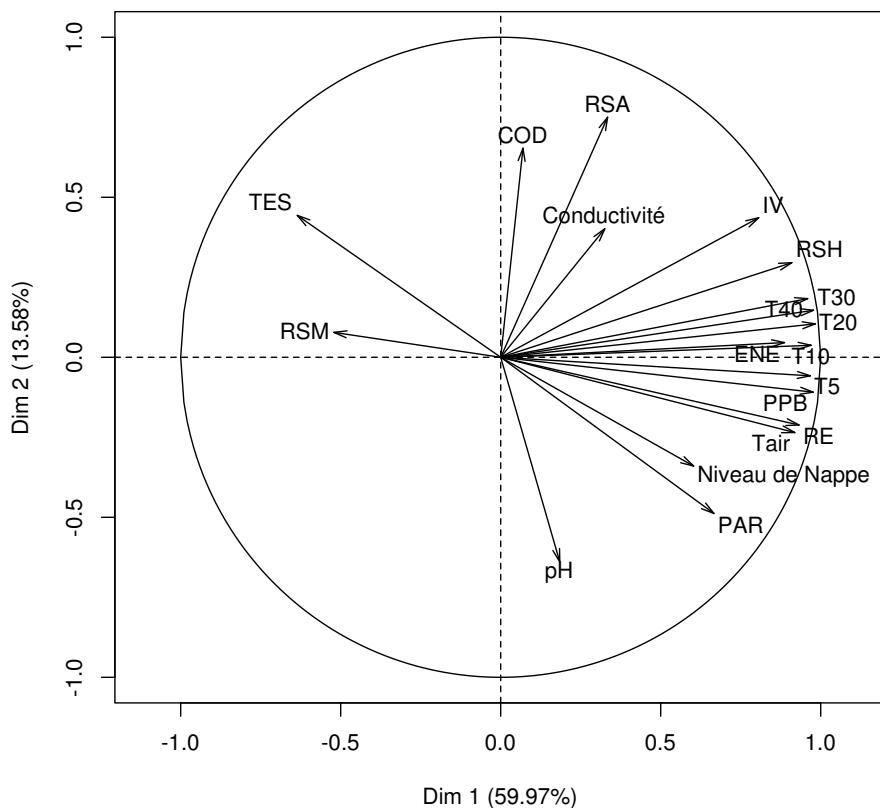


FIGURE 12 – Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliquée par dimension (en bas)

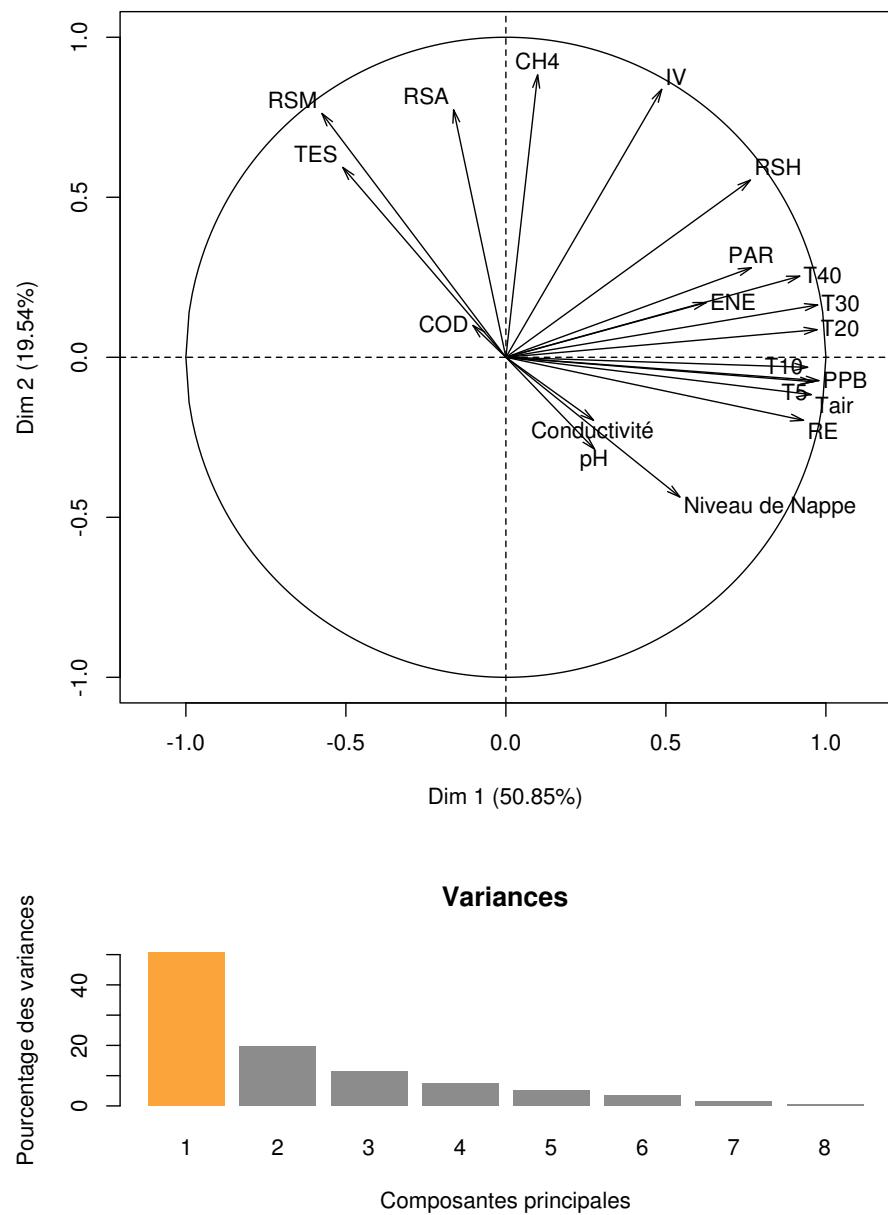


FIGURE 13 – Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)

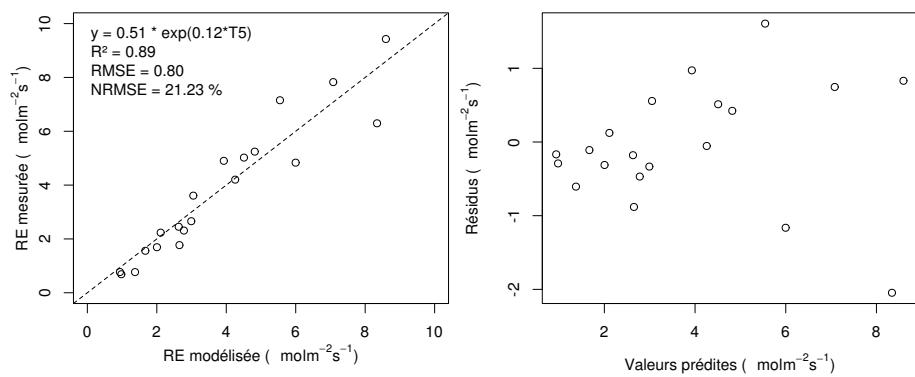


FIGURE 14 – Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à droite la distribution des résidus.

3485 G Cartes des flux par placettes

3486 G.1 PPB

3487 La calibration des placettes p05, p13 et p15 n'a pas convergée.

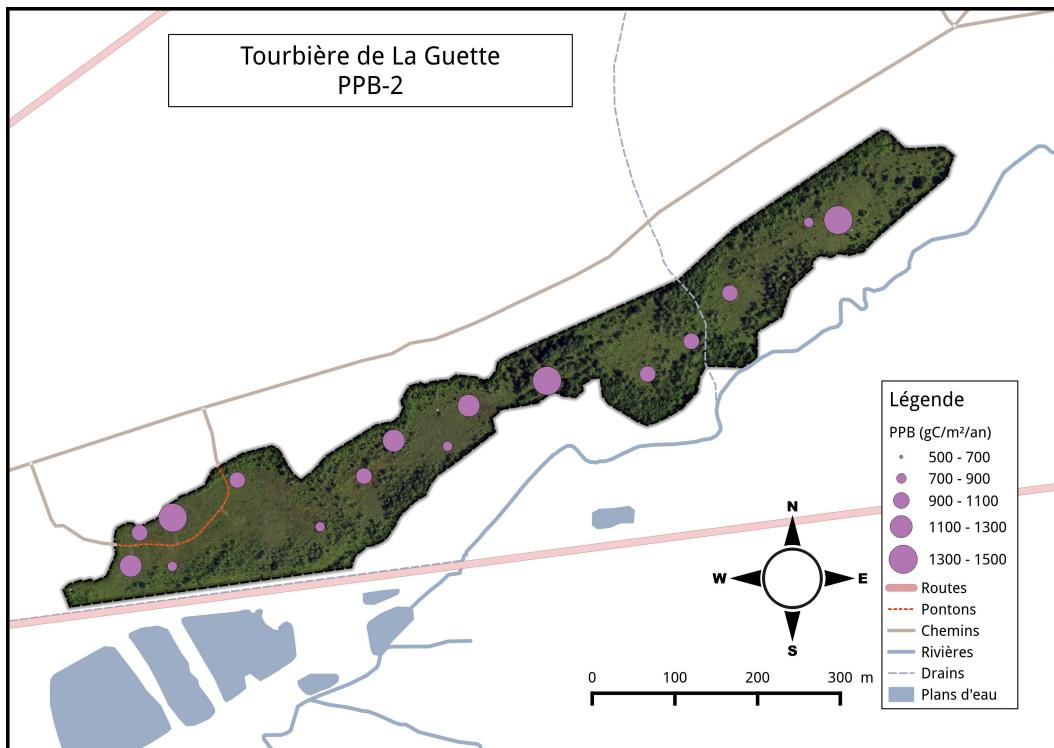


FIGURE 15 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle PPB-2

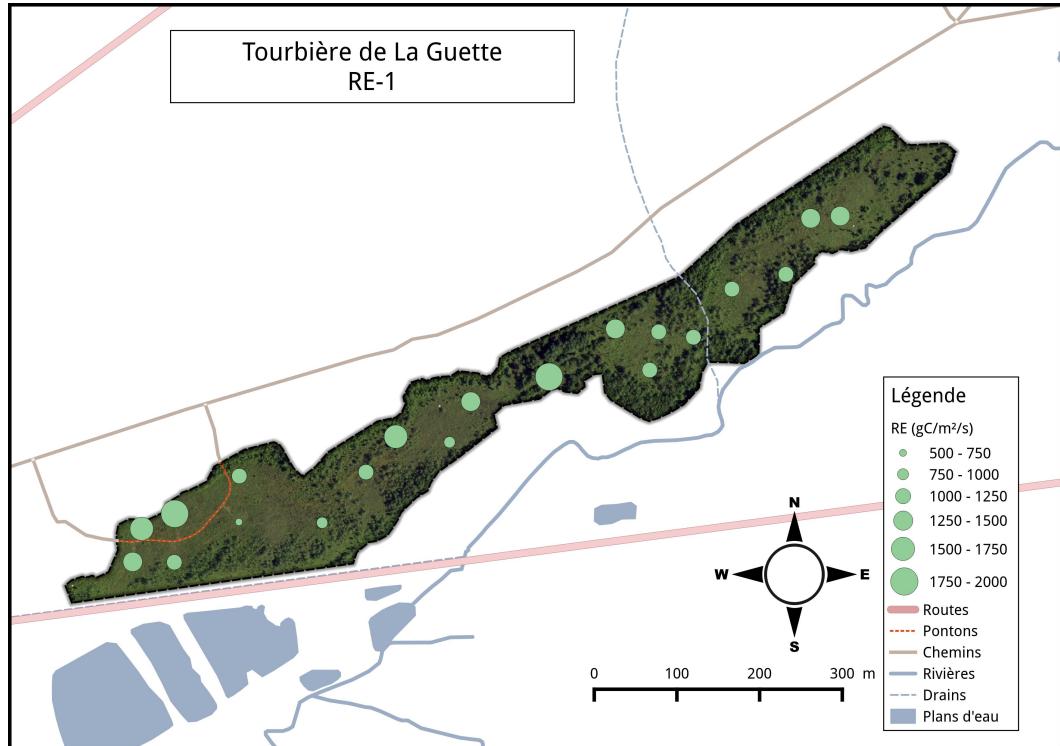


FIGURE 16 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-1

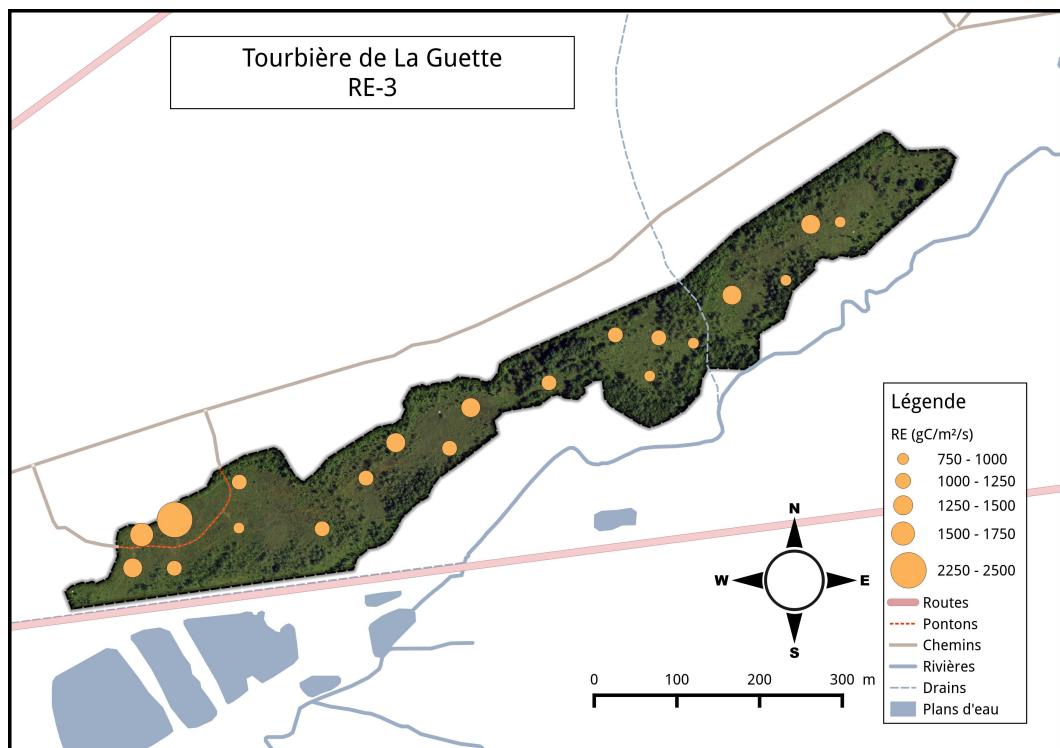


FIGURE 17 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-3

Tableau 3 – Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l’erreur standard (en %) et pval la p-value.

Groupe	a			b			c		
	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval
RE-1 – équation 3.7									
Mousse	0.23	19.90	0.000	0.11	6.47	0.000			
Mixe	0.48	18.80	0.000	0.09	7.11	0.000			
Herbe	0.32	41.44	0.027	0.11	13.47	0.000			
Arbuste	0.50	26.02	0.001	0.09	11.10	0.000			
RE-3 – équation 3.9									
Mousse	0.00	38.47	0.019	0.08	8.32	0.000	0.27	15.28	0.000
Mixe	0.00	219.38	0.654	0.09	7.93	0.000	0.49	19.16	0.000
Herbe	0.01	48.37	0.054	0.08	14.79	0.000	0.26	42.80	0.032
Arbuste	0.01	34.85	0.011	0.07	11.09	0.000	0.47	19.93	0.000

₃₄₈₉ H Tableau modélisation par groupe de végétation
₃₄₉₀

Tableau 4 – Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de PPB par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.

Groupe	a			b			c			d		
	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval
PPB-1 – équations 3.4 et 3.5												
Mousse	11.22	17.48	0.000	33.09	17.01	0.000	14.56	37.24	0.016			
Mix	1154.99	2997.91	0.974	167.22	521.44	0.850	64.49	304.55	0.747			
Herbe	80.90	930.16	0.916	72.30	283.52	0.729	32.24	216.07	0.650			
Arbuste	18.74	312.12	0.753	54.21	185.21	0.597	31.05	164.12	0.551			
PPB-2 – équations 3.6 et 3.5												
Mousse	16.74	49.53	0.062	31.87	14.40	0.000	14.60	34.89	0.012	2.12	202.80	0.629
Mix	42.91	70.19	0.175	51.49	47.42	0.052	30.34	43.26	0.035	-1.83	-256.27	0.702
Herbe	38.57	31.68	0.007	35.69	38.50	0.021	21.99	60.90	0.123	0.10	2122.54	0.963
Arbuste	23.96	33.90	0.010	33.27	47.74	0.054	23.57	70.42	0.176	0.27	910.80	0.914

I Tableau de données bibliographiques

Tableau 5 – Références et données utilisés. La colonne « Année » se réfère aux années de mesure, les flux (ENE, RE, PPB, CH₄, COD, BCNE) sont exprimés en gC m⁻² an⁻¹. La colonne « Classif. » décrit le type de tourbière (Haut-marais : bog ou Bas-marais : fen). La colonne « Manag. » décrit une éventuelle utilisation du site. Les colonnes « TMA » et « PMA » correspondent respectivement aux températures moyennes annuelles et aux précipitations moyennes annuelles. Les latitudes et longitudes (colonne « Lat/Lon ») sont exprimés en degrés décimaux

Année	ENE	RE	PPB	CH ₄	COD	BCNE	Flux considérés	Classif.	Manag.	TMA	PMA	Lat/Lon	Référence
1993	97,3	53,9	151,2	6,05	43,8	34,2	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	5,2	1953	54,69 ; -2,38	Worrall et al., 2009
1994	120,7	52,1	172,8	6,05	22,9	61,1							
1995	133,2	54,8	188	6,05	26,3	75,8							
1996	129,9	49,4	179,3	6,05	19,6	83,2							
1997	126,7	54,8	181,5	6,05	24,9	66							
1998	111,2	53	164,2	6,05	66,1	9,8							
1999	123,3	53,9	177,2	6,05	12,1	83,2							
2000	125,1	52,1	177,2	6,05	39,1	58,7							
2001	125,8	55,7	181,5	6,05	86,3	17,1							
2002	115,3	57,5	172,8	6,05	56,6	26,9							
2003	118,4	56,6	175	6,05	24,9	80,7							
2004	123,8	51,2	175	6,05	67,4	24,5							
2005	131,7	58,4	190,1	6,05	31,7	75,8							
1999	60,5			2,9	11,5	44,7	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,0	943	45,4 ; -75,48	Roulet et al., 2007
2000	34,6			4,3	13	17,3							
2001	2			2,9	11,5	-14,4							
2002	20,2			2,9	17,3	-0,3							
2003	14,4			3,2	17,3	-5,8							
2004	112,4			3,5	18,7	89,4							
2004	55			9	20,4	27	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	1,2	523	64,1 ; 19,33	Nilsson et al., 2008
2005	48			14	15,1	20							
2004	137,5	241,5	379	1,5		134	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,6	1417	47,2 ; 6,79	Bortoluzzi et al., 2006
2005	155,5	286,5	442	1,6		152,5							
2010	-244,1			6,6		-250,7	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	5,2	996	48,0 ; -69,43	Strack et Zuback, 2013
2003	66,8			3,8	13,5	49,6	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	10,6	2500	51,6 ; -9,55	Koehler et al., 2011
2004	67,2			3,6	13,1	50,5					2500		
2005	84			4,7	13,9	65,6					2500		
2006	12,5			4,6	16,5	-8,6					2952		
2007	13,5			4,2	11,9	-2,8					2235		
2008	42,7			3,6	15,0	24,1					2500		
2007	136			0,29	17,34	101	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	grazing	10	1155	55,8 ; -3,24	Dinsmore et al., 2010
2008	93,5			0,35	30,75	38,2							
2001	70	500	570	5	5	60	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,0	943	45,4 ; -75,48	Moore et al., 2002
1992	10,3	153,4	163,7	4,1	4,2	2	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural			63,7 ; 20,10	Waddington et Roulet, 2000
1993	3	196,5	199,5	3,9	6,7	-7,6							
2004	51,3					-31,9	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	3,3	713	61,8 ; 24,20	Aurela et al., 2007
2005	59,7					-40,3							
1994	-145					-145	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	8,2	1071	43,2 ; -71,06	Carroll et Crill, 1997
2010	75,8	759,5	835,3	0,05		75,8	CO ₂ , CH ₄	bog	natural	8,6	795	53,0 ; 7,32	Beyer et Höper, 2015
2010	201,7	856,3	1058	16,2		185,5							
2010	113,6	420,3	533,9	22,4		91,2							
2011	-9,2	997,3	988,1	0,11		-9,3							
2011	-29,7	1052,2	1022,5	20,2		-49,9							
2011	76,2	584,5	660,7	24,2		52							
2008	-142	2180				-142	CO ₂ , CH ₄	fen	grassland	8,9	695	52,3 ; 8,20	Beyer et al., 2015
2009	-565	2125				-565							
2010	-293	2010				-293							
2011	-245	2439				-245							
2011	-84		17		-102	CO ₂ , CH ₄	bog	natural	9,6	821	53,7 ; -9,8	Vanselow-Algan et al., 2015	
2011	-16		27		-44					9,6	821	53,7 ; -9,8	

2011	-67		40	-395			9,6	821	53,7 ; -9,8		
2009	-390	2894	2512	-390	CO ₂	fen	grassland	9,6	913	55,9 ; 8,43	
2009	-450	2539	2102	-450	CO ₂	fen	grassland	9,0	579	56,4 ; 10,40	
2009	-690	2839	2157	-690	CO ₂	bog	grassland	8,6	702	57,2 ; 9,83	
2004	144			144	CO ₂	fen	natural	2,1	504	55,0 ; -112,47	
1997	20			20	CO ₂	fen	naturel	-9,2	214	74,5 ; -20,57	
2008	61,98			3,56	55,77	CO ₂	fen	natural	-0,2	321	68,4 ; 19,05
2009	38,42			2,76	33,01				-0,4	281	Olefeldt <i>et al.</i> , 2012
2009	-404,1	858,2	454,1	-101,2	CO ₂	fen	natural	-4,28	738	54,1 ; 72,50	Trudeau <i>et al.</i> , 2014
2010	-272,4	755,6	483,2	-71,3	CO ₂						
2001	58	261	319	58	CO ₂	fen	natural	1,8	888	64,2 ; 19,55	Peichl <i>et al.</i> , 2014
2002	60	443	503	60				2,9	533		
2003	47	402	449	47				2,3	584		
2004	59	298	358	59				0,9	650		
2005	58	322	380	58				3,1	659		
2006	18	265	283	18				2,8	661		
2007	48	254	302	48				2,8	586		
2008	105	351	456	105				2,0	751		
2009	41	174	215	41				0,4	702		
2010	66	137	203	66				3,5	639		
2011	79	261	340	79				1,9	707		
2012	57	172	229	57				2,3	630		
1997	4			4	CO ₂	fen	natural	-1	470	69,1 ; 27,28	Aurela <i>et al.</i> , 2004
1998	21			21							
1999	8			8							
2000	6			6							
2001	37			37							
2002	53			53							
2008	-668	3518	2359	-668	CO ₂	fen	grassland	9,5	913	55,9 ; 8,4	Görres <i>et al.</i> , 2014
2008	-736	2836	2100	-736		fen	grassland	9,1	579	56,4 ; 10,4	
2008	-614	2727	2114	-614		bog	grassland	8,8	702	57,1 ; 9,8	

[Prénom NOM]
[Titre de la thèse (en français)]

Résumé : (1700 caractères max.)

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Proin volutpat ipsum id purus ultrices lobortis. Maecenas ornare enim quis eros. Nunc eget mauris ut quam malesuada mattis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae ; Integer vel tellus. Nam rutrum, purus non sodales rhoncus, quam magna imperdiet eros, sit amet euismod justo metus at orci. Suspendisse neque turpis, feugiat interdum, faucibus vel, aliquet quis, risus. Etiam est elit, eleifend a, consequat sit amet, scelerisque nec, odio. Quisque id odio quis libero iaculis tincidunt. Sed non mi. Morbi aliquam commodo nibh. Integer justo purus, pulvinar a, suscipit vel, iaculis a, justo. Morbi ut orci. Maecenas fringilla orci. Phasellus auctor, enim vitae tempus egestas, justo mi cursus sem, vel blandit leo turpis vitae quam. Etiam sit amet felis vitae eros ornare porttitor.

Curabitur felis velit, aliquam at, aliquet in, iaculis vitae, velit. Nunc lobortis magna id ligula. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae ; Integer congue ultrices mi. Isdem diebus Apollinaris Domitiani gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immodice scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepérunt scripta, qui cōpertis Antiochiae gestis per minorem Armeniam lapsus Constantinopolim petit.

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

[Titre de la thèse (en anglais)]

Résumé : (1700 caractères max.)

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Proin volutpat ipsum id purus ultrices lobortis. Maecenas ornare enim quis eros. Nunc eget mauris ut quam malesuada mattis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae ; Integer vel tellus. Nam rutrum, purus non sodales rhoncus, quam magna imperdiet eros, sit amet euismod justo metus at orci. Suspendisse neque turpis, feugiat interdum, faucibus vel, aliquet quis, risus. Etiam est elit, eleifend a, consequat sit amet, scelerisque nec, odio. Quisque id odio quis libero iaculis tincidunt. Sed non mi. Morbi aliquam commodo nibh. Integer justo purus, pulvinar a, suscipit vel, iaculis a, justo. Morbi ut orci. Maecenas fringilla orci. Phasellus auctor, enim vitae tempus egestas, justo mi cursus sem, vel blandit leo turpis vitae quam. Etiam sit amet felis vitae eros ornare porttitor.

Curabitur felis velit, aliquam at, aliquet in, iaculis vitae, velit. Nunc lobortis magna id ligula. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae ; Integer congue ultrices mi. Isdem diebus Apollinaris Domitiani gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immodice scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepérunt scripta, qui cōpertis Antiochiae gestis per minorem Armeniam lapsus Constantinopolim petit.

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

