

# **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, ISTIT, Orléans

## RAPPORTEURS :

**Prénom Nom** Titre, établissement  
**Prénom Nom** Titre, établissement

**JURY:**



# Table des matières

<b>Table des matières</b>	iii
<b>Liste des figures</b>	vii
<b>Liste des tableaux</b>	ix
<b>Remerciements</b>	xi
<b>Introduction</b>	1
<b>1 Synthèse Bibliographique</b>	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 . . . . .	16
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants . . . . .	20
1.2.1 GES et Tourbières . . . . .	20
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières . . . . .	21
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux . . . . .	25
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème . . . . .	33
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux . . . . .	35
<b>2 Sites d'études et méthodologies employées</b>	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 . . . . .	46
2.3.1 Les mesures de CO <sub>2</sub> . . . . .	46
2.3.2 Les mesures de CH <sub>4</sub> . . . . .	48
2.3.3 Le calcul des flux . . . . .	50
2.4 Facteurs contrôlants . . . . .	50
2.4.1 acquisitions automatisées . . . . .	50
<b>3 Bilan de C de la tourbière de La Guette</b>	53
3.1 Introduction . . . . .	54
3.2 Procédure expérimentale et analytique . . . . .	55
3.2.1 Méthodes de mesures . . . . .	55
3.2.2 Modélisation du bilan de C . . . . .	57
3.3 Résultats . . . . .	62
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette . . . . .	62
3.3.2 Sélection des modèles . . . . .	67

3.3.3	Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème . . . . .	75
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan . . . . .	82
3.4	Discussion . . . . .	84
3.4.1	Estimations des flux . . . . .	84
3.4.2	Estimations des bilans . . . . .	87
3.4.3	Sensibilité et limitations du bilan . . . . .	87
3.4.4	Représentativité locale du modèle . . . . .	88
3.4.5	Variation du bilan avec la végétation . . . . .	88
3.4.6	perspectives . . . . .	89
<b>4</b>	<b>Effets de l'hydrologie sur les flux de GES</b>	<b>91</b>
4.1	Introduction . . . . .	92
4.2	Procédure expérimentale . . . . .	93
4.2.1	Expérimentation A . . . . .	94
4.2.2	Expérimentation B . . . . .	94
4.2.3	traitement . . . . .	95
4.3	Résultats . . . . .	96
4.3.1	Expérimentation A . . . . .	96
4.3.2	Expérimentation B . . . . .	99
4.3.3	tendances générales . . . . .	102
4.4	Discussion . . . . .	102
4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i> . . . . .	102
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz . . . . .	104
4.4.3	Effet cycles multiples . . . . .	105
<b>5</b>	<b>Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)</b>	<b>107</b>
5.1	Introduction . . . . .	109
5.1.1	Study sites . . . . .	111
5.1.2	Data acquisition . . . . .	111
5.1.3	Data synchronisation . . . . .	112
5.1.4	Sensitivity of ER to temperature . . . . .	112
5.1.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature . . . . .	113
5.1.6	Physico-chemical characterisation of the peat . . . . .	113
5.2	Résultats . . . . .	114
5.2.1	Température de l'air et variabilité de RE . . . . .	114
5.2.2	Synchronisation RE et température du sol . . . . .	115
5.2.3	Équations utilisées . . . . .	116
5.2.4	Relation entre RE et la température . . . . .	117
5.2.5	Évolution du Q10 . . . . .	118
5.2.6	Différence entre mesures de jour et de nuit . . . . .	120
5.2.7	Caractérisation de la tourbe . . . . .	120
5.3	Discussion . . . . .	120
5.3.1	Différence de RE entre les différents sites . . . . .	120
5.3.2	Temps de latence entre température et RE . . . . .	124
5.3.3	La synchronisation entre RE et la température améliore la représentation de la sensibilité de RE à la température . . . . .	125

5.3.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit . . . . .	126
5.3.5	La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à la synchronisation . . . . .	126
5.4	Conclusions . . . . .	127
<b>Conclusions et perspectives</b>		<b>129</b>
5.5	Bilan du bilan (de C) ? . . . . .	130
5.6	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précèdent le BdC . . . . .	131
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures . . . . .	131
<b>Références bibliographiques</b>		<b>143</b>
<b>Index</b>		<b>144</b>
<b>Annexes</b>		<b>145</b>
A	Photos supplémentaires . . . . .	146
B	protocole végétation . . . . .	146
C	CARBODIV . . . . .	149
D	package m70r . . . . .	149



# Liste des figures

1.1	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013b) . . . . .	11
1.2	Global distribution of peatlands . . . . .	12
1.3	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après Manneville (1999) . . . . .	13
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006) . . . . .	18
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 <sup>e</sup> 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 <sup>e</sup> percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012)(IPCC2013). . . . .	19
1.6	Décroissance de la proportion de CO <sub>2</sub> de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est 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). . . . .	21
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère . . . . .	22
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993) . . . . .	26
1.9	Productivités moyennes des espèces de sphagnes en g m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup> . 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) . . . . .	28
2.1	Site d'études SNOT . . . . .	40
2.2	Carte de la tourbière de La Guette . . . . .	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 . . . . .	45
2.7	Mesures de CO <sub>2</sub> . . . . .	47
2.8	SPIRIT . . . . .	49
3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié. . . . .	55
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus (source ?) . . . . .	60

3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives) . . . . .	61
3.4	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	62
3.5	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015 . . . . .	63
3.6	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	63
3.7	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	64
3.8	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	64
3.9	Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015. . . . .	65
3.10	Évolution des flux de méthane moyen (N?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	67
3.11	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant . . . . .	68
3.12	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1 . . . . .	69
3.13	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3 . . . . .	71
3.14	RE modèles avec Tair . . . . .	73
3.15	RE modèles avec Tair . . . . .	74
3.16	CH <sub>4</sub> modèle H . . . . .	74
3.17	Flux de CO <sub>2</sub> interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2 . . . . .	77
3.18	Flux de CO <sub>2</sub> interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3 . . . . .	78
3.19	Flux de CO <sub>2</sub> interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3 . . . . .	78
3.20	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3 . . . . .	81
3.21	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2 . . . . .	82
3.22	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2 . . . . .	83
4.1	Prélèvement des mésocosmes . . . . .	95
4.2	Schéma d'un mésocosme . . . . .	96
4.3	Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH <sub>4</sub> , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu. . . . .	97
4.4	Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH <sub>4</sub> , 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. . . . .	100
4.5	Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe . . . . .	103
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT). . . . .	115

5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) . . . . .	116
5.3	Profile of R <sup>2</sup> 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. . . . .	119
5.4	Profile of Q <sub>10</sub> 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). . . . .	121
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). . . . .	122
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 . . . . .	130
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure. . . . .	146
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur . . . . .	147
9	Scanne des feuilles . . . . .	147
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 . . . . .	148



# Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements . . . . .	15
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002). . . . .	17
1.3	Vitesse apparente d'accumulation du carbon à long terme en $\text{gC m}^{-2} \text{s}^{-1}$	34
3.1	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. . . . .	76
3.2	Bilan des flux en gCm2an1 . . . . .	79
3.3	Bilan des flux en gCm2an1 . . . . .	79
3.4	Sensibilité relative (en %) du bilan de CO <sub>2</sub> (ENE) en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles. . . . .	80
3.5	Bilan des flux de CO <sub>2</sub> en gCm2an1, en utilisant PPB-2 et RE-3 . . . . .	83
4.1	Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations . . . . .	95
5.1	R <sup>2</sup> and NRMSE profile with depth for models using non-synchronised and synchronised data and for the three equations (linear : lin, exponential : exp, arrhenius : arr). . . . .	117
5.2	Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, $\Phi_T$ , $\Phi_R$ , $\Phi_E$ respectively in $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ , solid peat volumic fraction in $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ and the bulk density (Bd) in $\text{g.cm}^{-3}$ . . . . .	123



# Remerciements

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



# <sup>1</sup> Introduction

---

## <sup>2</sup> Contexte général

<sup>3</sup> En 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise  
<sup>4</sup> pour la première fois, un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration  
<sup>5</sup> de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère sur l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence  
<sup>6</sup> importante de ses mesures lui permirent de voir pour la première fois les variations  
<sup>7</sup> journalière et saisonnière des concentrations en CO<sub>2</sub> atmosphérique, mais également à  
<sup>8</sup> plus long terme leur tendance haussière [Harris \(2010\)](#). Le CO<sub>2</sub> est un gaz à effet de serre  
<sup>9</sup> (GES) et son accumulation dans l'atmosphère... **force ? comparaison ? explication**  
<sup>10</sup> **effet de serre ?** Ce constat a probablement joué un rôle considérable dans la prise de  
<sup>11</sup> conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude du  
<sup>12</sup> changement climatique et plus largement des changements globaux. Car si à l'époque  
<sup>13</sup> les concentration en CO<sub>2</sub> était inférieure à 320 ppm (partie par millions) elles ont  
<sup>14</sup> dépassées, au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm selon un communiqué  
<sup>15</sup> de l'Organisation Météorologique Mondiale. Les concentrations pré-industrielles (avant  
<sup>16</sup> 1800) sont quand à elles généralement estimée à 280 ppm [Siegenthaler et Oeschger](#)  
<sup>17</sup> ([1987](#)).

<sup>18</sup> Aujourd'hui, que ce soit pour le comprendre, le caractériser ou bien le prédire,  
<sup>19</sup> de nombreux **Combien ? cf fact sheet IPCC** scientifiques dans un grand nombre  
<sup>20</sup> de disciplines, travaillent directement ou indirectement sur les changements globaux.  
<sup>21</sup> Ils sont nombreux également à collaborer au sein du Groupe d'experts Intergouver-  
<sup>22</sup> nemental sur l'Évolution du Climat (GIEC), qui rassemble, évalue et synthétise les  
<sup>23</sup> connaissances internationales liée au sujet.

<sup>24</sup> De manière générale, parmi les flux de C mesurés entre la biosphère et l'atmosphère,  
<sup>25</sup> la respiration et la photosynthèse sont les plus important, 98 et 123 PgC/yr pour le flux  
<sup>26</sup> de respiration globale (+ les feux) et la photosynthèse respectivement [Bond-Lamberty](#)  
<sup>27</sup> et [Thomson \(2010\)](#); [Beer et al. \(2010\)](#). Pour comparaison les flux liés à la production  
<sup>28</sup> de ciment et aux ressources fossiles (charbon, pétrole et gaz) représentent 7.8 PgC/yr

29 Ciais *et al.* (2014).

30 Étroitement lié aux changements globaux, le cycle du carbone est particulièrement étudié, quels sont les réservoirs, quels sont les flux et comment vont-ils évoluer ?

32 **schéma ?**

33 Zones humides tourbières

34 historique des tourbières, généralités sur l'histoire des tourbières vis à vis des  
35 hommes Sujets principaux qui ont menés à l'étude des tourbières jusqu'à nos jours  
36 (Exploitation, effet de serre)

37 Pourquoi étudier les tourbières aujourd'hui ?

38 L'étude des tourbières se poursuit car, en plus de rendre de nombreux services éco-  
39 logiques (épuration du sol, régulation des flux hydriques, biodiversité), elles constituent  
40 un stock de carbone relativement important au regard de la surface qu'elle occupent.

41 Ainsi il est généralement admis que les tourbières contiennent un quart à un tiers  
42 du carbone présent Chiffres (**surfaces...**) dans l'ensemble des terres émergées tandis  
43 qu'elle ne constituent que 3 % des surfaces continentales (**Réf needed**). Ce ratio rela-  
44 tivement important, correspond à un stock d'environ 455 Gt Gorham (1991); Turunen  
45 *et al.* (2002) est à mettre perspective avec les autres stock du cycle du carbone. On  
46 observe que ce stock est du même ordre de grandeur que celui de la végétation

47 En conséquence dans un contexte \*\*d'augmentation des GES dans l'atm et de  
48 réchauffement\*\*, l'évolution de ce stock, sa pérennité ou sa remobilisation est un sujet  
49 d'étude important. De plus cette importance n'est à ce jour pas prise en compte de  
50 façon spécifique dans les modèles climatiques globaux.

51 En France les tourbières s'étendent sur environ 60 000 Ha ((**Réf needed**)).

52 Transition modèles

53 En octobre 2013 le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat  
54 (GIEC) a publié le rapport du groupe de travail I qui travaille sur les aspects scientifique  
55 physique du système et du changement climatique. S'il note que les connaissances ont  
56 avancées, il note également que de nombreux processus ayant trait à la décomposition  
57 du carbone sont toujours absents des modèles notamment en ce qui concerne le carbone

---

58 des zones humides boréales et tropicales et des tourbières. (Réf needed)

## 59 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

60 L'objectif de ces travaux est donc de mieux comprendre la dynamique du carbone  
61 au sein des tourbières. Tout d'abord en caractérisant la variabilité spatiale et temporelle  
62 des flux de carbone à travers l'établissement de bilan de carbone. De déterminer quels  
63 facteurs environnementaux contrôlent le fonctionnement comme puits ou source de  
64 carbone de ces écosystèmes. Enfin construire, dans un esprit de synthèse et d'ouverture  
65 et à l'aide des connaissances acquise, un modèle intégrateur permettant un lien avec  
66 les modèles globaux et notamment ORCHIDE, afin que ces écosystèmes puissent être  
67 pris en compte à cette échelle.

68 Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de trois volets  
69 **volet... t'as pas mieux ? Branche ? -\_-**" principaux : Dans un premier temps,  
70 l'**observation** régulière des flux de gaz ( $\text{CO}_2$  et  $\text{CH}_4$ ) ainsi que d'un certain nombre de  
71 paramètres environnementaux servant à la caractérisation des variabilités spatiales et  
72 temporelles, ainsi qu'à l'étude des facteurs contrôlant. Certains facteurs contrôlant qui  
73 sont, dans un second temps, étudiés plus spécifiquement à travers un volet **expérimenta-**  
74 **tion**. Ce dernier doit permettre une meilleure compréhension de processus clé avec  
75 notamment l'impact de l'hydrologie. Enfin un troisième volet axé sur la **modélisation**,  
76 avec le développement d'un modèle le plus mécaniste possible.

77 Cette thèse est structurée de la façon suivante : Le chapitre 1 est une synthèse  
78 bibliographique, un état de l'art des connaissances liées au sujet. Les chapitres 2 et  
79 3 rassemblent les travaux du volet observation, ils concernent respectivement le suivi  
80 XX et le suivi YY Les chapitres 4 et 5 développent la partie expérimentale à travers  
81 l'impact d'un assèchement et celui d'un rehaussement du niveau de l'eau. Le chapitre 6  
82 concerne plus spécifiquement la modélisation, même si ce volet interviendra par ailleurs  
83 de façon transverse dans les autres chapitres. Enfin une conclusions et des perspectives

<sup>84</sup> seront exposées.



# <sup>85</sup> 1 Synthèse Bibliographique

<sup>86</sup>

<sup>87</sup>	<b>1.1 Les tourbières et le cycle du carbone . . . . .</b>	<b>8</b>
<sup>88</sup>	1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies . . . . .	8
<sup>89</sup>	1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales . . . . .	14
<sup>90</sup>	1.1.3 Les tourbières et les changements globaux . . . . .	16
<sup>91</sup>	<b>1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants . . . . .</b>	<b>20</b>
<sup>92</sup>	1.2.1 GES et Tourbières . . . . .	20
<sup>93</sup>	1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières . . . . .	21
<sup>94</sup>	1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux . . . . .	25
<sup>95</sup>	1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème . . . . .	33
<sup>96</sup>	1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux . . . . .	35
<sup>97</sup>		
<sup>98</sup>		
<sup>99</sup>		

## **1.1. Les tourbières et le cycle du carbone**

---

100 La première partie de ce chapitre traite des tourbières de façon générale : Que  
101 sont ces écosystèmes ? Quelle terminologie y est associée ? Comment se forment-ils ?  
102 Quelle est leur situation dans le monde d'aujourd'hui ? La seconde partie traite plus  
103 spécifiquement des tourbières à travers le prisme des flux de carbone, principalement  
104 gazeux. Quels sont les facteurs qui contrôlent ces flux ? Quels bilans de carbone pour  
105 ces écosystèmes ?

### **106 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone**

107 Que se soit dans leurs définitions, leurs modes de formation, les tourbières sont  
108 indissociables du cycle du carbone.

#### **109 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies**

##### **110 Définitions**

111 Les tourbières font partie d'un ensemble d'écosystèmes plus large que l'on appelle les  
112 zones humides. Ces zones humides ne sont ni des écosystèmes terrestres au sens strict,  
113 ni des écosystèmes aquatiques. Elles sont à la frontière entre ces deux mondes et sont  
114 caractérisées par un niveau de nappe élevé, proche de la surface du sol, voire au dessus.  
115 Cette omniprésence de l'eau joue fortement sur l'aération du milieu et constraint, de  
116 façon plus ou moins importante, l'accès à l'oxygène. Les zones humides ont été définie  
117 en 1971, lors de la convention dite de RAMSAR<sup>1</sup> de la façon suivante :

---

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

**ZONES HUMIDES :**

«les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes<sup>2</sup>, 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)

Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones humides, un niveau de nappe élevé et donc une zone anaérobiose importante. Ceci induit le développement de communautés microbienne et végétales spécifiques, adaptées aux milieux fortement humides ou inondés.

Les tourbières représentent 50 à 70 % des zones humides Joosten et Clarke (2002). Leur définition est variable selon les régions ((Réf needed), exple). Deux définitions sont régulièrement utilisées :

**TOURBIÈRE :**

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

**TOURBIÈRE ACTIVE :**

Écosystèmes dans lesquels un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

133 Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-  
134 çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrières ces deux définitions se  
135 chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut  
136 avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être active. À l'in-  
137 verse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à 30 cm malgré  
138 un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux pouvant d'ailleurs  
139 avoir à la fois des zones correspondant à la première définition et d'autres à la seconde.  
140 Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des écosystèmes contenant ou des  
141 écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est ce que la tourbe ?

### TOURBE :

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

Définition traduite d'après [Joosten et Clarke \(2002\)](#)

143 Le seuil de 30 %, souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol orga-  
144 nique (histosol) au sens large, dans lesquels sont classés la majorité des sols tourbeux.  
145 D'autres définitions existent, faisant la distinction entre sols organiques et tourbes avec  
146 un seuil à 75 % ([Andrejko et al., 1983](#)) ou 80 % ([Landva et al., 1983](#)). Il est également  
147 nécessaire de préciser que, au delà de la classification utilisée, ce que les écologues  
148 considèrent comme de la tourbe contient généralement 80 % de matières organiques au  
149 minimum ([Rydin et Jeglum, 2013a](#)). Ce processus de formation est appelé la tourbifica-  
150 tion ou turfogénèse et les matières organiques accumulées proviennent majoritairement  
151 de la végétation. On définit les matières organiques de la façon suivante :

### MATIÈRES ORGANIQUES :

152 Matières constituées d'un assemblage de composés ayant une ou plusieurs  
liaisons C–H. Ces matières sont composées de nombreux éléments dont  
des carbohydrates (sucres, cellulose ...), des composés azotés (protéines,  
acides aminés ...) et phénoliques (lignine ...), des lipides (cires, résines,  
...) et d'autres<sup>3</sup>.

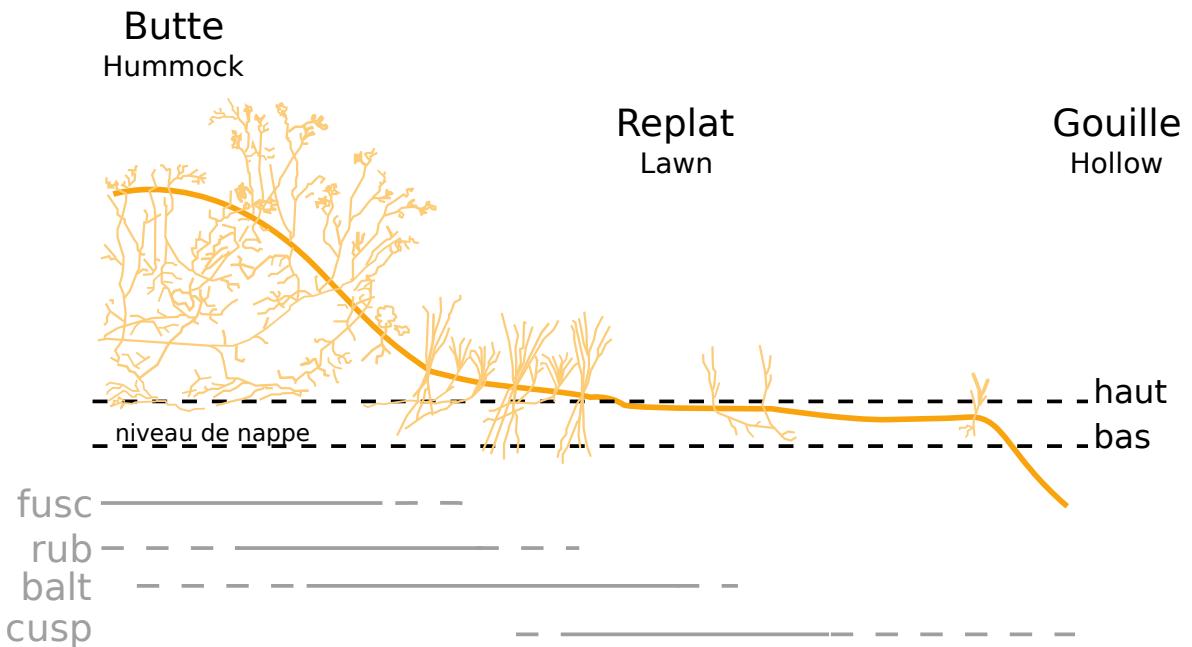


FIGURE 1.1 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d’après Rydin et Jeglum (2013b)

### <sup>153</sup> Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

<sup>154</sup> Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre  
<sup>155</sup> certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-  
<sup>156</sup> tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par  
<sup>157</sup> les tourbières à environ 4 000 000 km<sup>2</sup> (Lappalainen, 1996). Cette surface correspond  
<sup>158</sup> à 2 à 3 % de l’ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d’entre elles sont  
<sup>159</sup> situées dans l’hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales  
<sup>160</sup> (Strack, 2008) (Figure 1.2). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-  
<sup>161</sup> sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique  
<sup>162</sup> (**Réf needed**).

### <sup>163</sup> La formation des tourbières

<sup>164</sup> L’atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permet-  
<sup>165</sup> tant la formation des tourbières (Figure 1.3). Il s’agit pour le premier du comblement

3. Cette définition, utile pour définir simplement les matières organiques, est cependant limitée car elle inclue des composés traditionnellement considérés comme minéraux (le graphite) et exclue certains autres considérés comme organiques (acide oxalique) (Liste de diffusion ResMO).

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

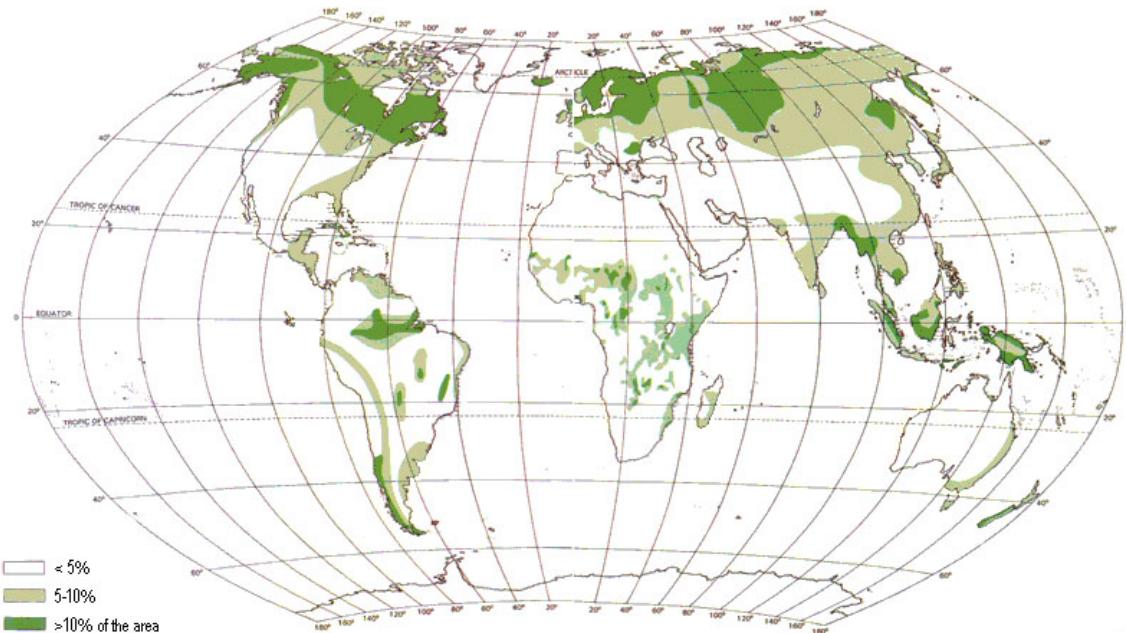


FIGURE 1.2 – Global distribution of peatlands

166 progressif d'une zone d'eau stagnante. La paludification est la formation de tourbe  
167 directement sur un sol minéral, grâce à des conditions d'humidité importante. Ces  
168 modes de formation ne sont pas exclusif, une tourbière pouvant se développer, selon  
169 les endroits considérés ou le temps, via des processus différents.

### 170 Classifications

171 Différentes classifications sont utilisées pour différencier ces écosystèmes. La plus  
172 générale et la plus utilisée dans la littérature distingue les tourbières dite haute, ou de  
173 haut marais, correspondant au *bog* anglais, et les tourbières basse, ou de bas marais,  
174 correspondant au *fen* anglais.

175 Les tourbières de haut-marais ont généralement une épaisseur de tourbe supérieure  
176 à 30 cm et sont alimentées principalement par les précipitations : elles sont dites ombro-  
177 trophes. Leur surface parfois bombée (tourbières élevées ou bombées) peut également  
178 être plate ou en pente. Cette géométrie situe une partie au moins de l'écosystème au  
179 dessus du niveau de la nappe. Elles ont une concentration en nutriments relativement  
180 faible : elles sont oligotrophes et sont fortement acide avec des eaux de surface dont le  
181 pH est autour de 4 voire moins.

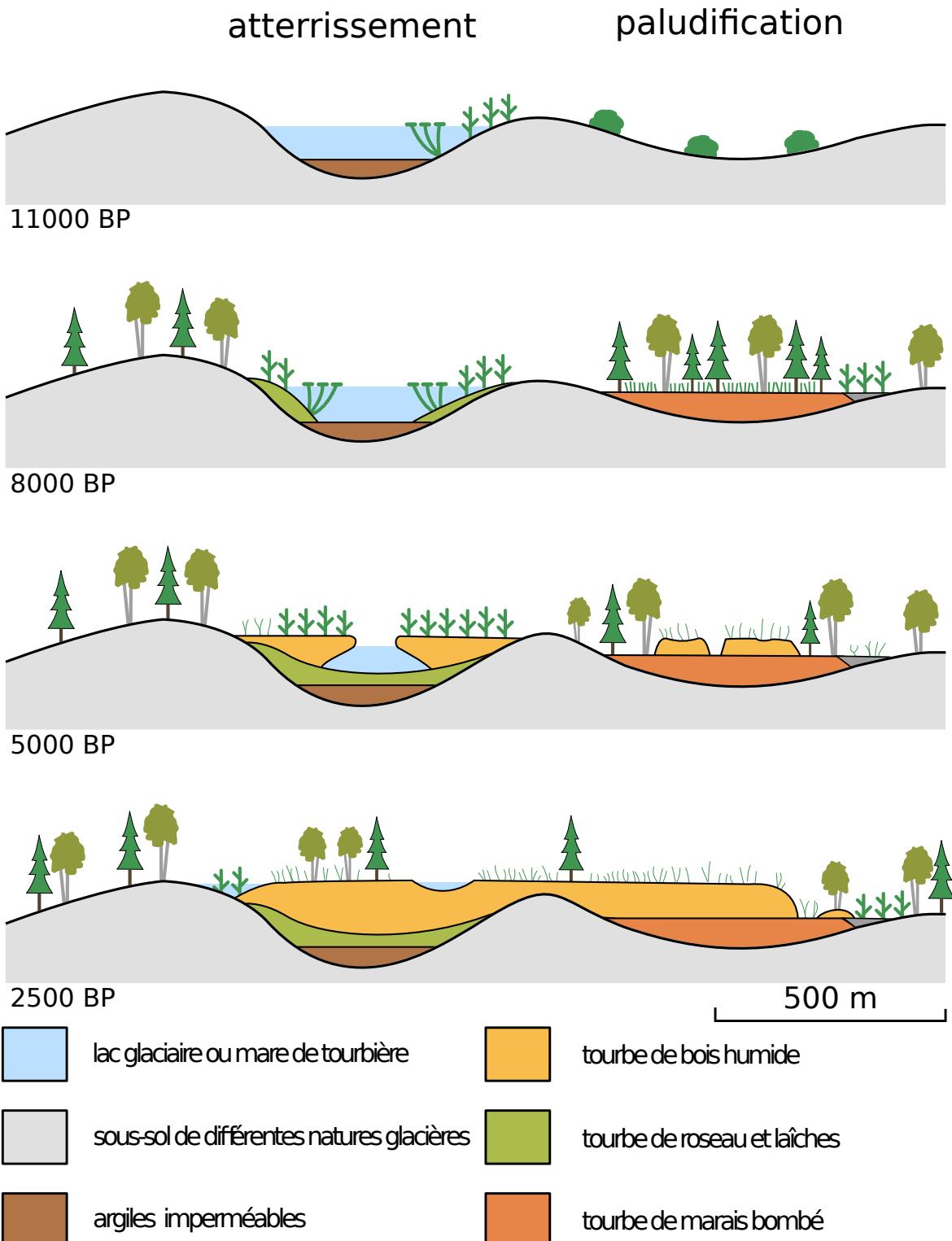


FIGURE 1.3 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après [Manneville \(1999\)](#)

## **1.1. Les tourbières et le cycle du carbone**

---

182 Les tourbière de bas-marais ont une épaisseur généralement supérieure à 30 cm avec  
183 un niveau de nappe très proche de la surface du sol. De forme concave ou en pente elles  
184 sont généralement alimentée en eaux par des sources ou par ruissellement et sont donc  
185 dites minerotrophes. Le pH de leur eaux de surface varient de 4 à 8. Les végétations  
186 dominantes de ces écosystèmes peuvent être des bryophytes, des graminées ou des  
187 arbustes bas.

### **188 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales**

#### **189 Biodiversité dans les tourbières**

190 Les tourbières sont le siège d'une biodiversité importante et spécifique. Ainsi les  
191 Sphaignes, qui sont des bryophytes, (des mousses) sont caractéristiques des écosystèmes  
192 tourbeux. Ce sont des espèces dites ingénierues, capables de modifier l'environnement  
193 dans lequel elles vivent afin de l'adapter à leurs besoins. Les sphaignes sont ainsi capable  
194 d'abaisser le pH, de capter des nutriments et de les séquestrer et ce même quand  
195 elles n'en ont pas besoin afin d'empêcher d'autres espèces notamment vasculaire d'en  
196 profiter. Plus précisément, le fait que les sphaignes captent les nutriments via leur  
197 capitulum leur permet de les intercepter avant qu'ils ne soient captés par d'éventuelles  
198 racines positionnées plus bas ([Malmer et al., 1994](#); [Svensson, 1995](#)). Les sphaignes,  
199 comme de nombreuse mousses ont des litières relativement récalcitrantes<sup>4</sup> ([Hobbie,](#)  
200 [1996](#); [Liu et al., 2000](#)). La vitesse de décomposition relative entre les différentes espèces  
201 de sphaignes est mal connue ([Cornelissen et al., 2007](#)). Des différences ont été observées  
202 entre espèces pour les parties jeunes de la plante, mais la différence est moindre pour  
203 les parties plus anciennes ([Limpens et Berendse, 2003](#)).

---

4. il est d'usage de parler de litières récalcitrantes sans plus de précision. Il s'agit en fait de litières difficilement dégradables

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

204 **Qualité des eaux**205 **Puits de carbone**

206 Par définition les tourbières stockent ou ont stocké du carbone. C'est cette fonction  
 207 de puits de carbone qui rend l'importance de ces écosystèmes non négligeable malgré  
 208 la faible surface qu'ils représentent. Les estimations du stock de carbone présent dans  
 209 les tourbières tempérées/boréales sont comprises entre 270 et 455 Gt C (Gorham, 1991;  
 210 Turunen *et al.*, 2002). Les différences entre les estimations sont liées aux incertitudes  
 211 de cartographie citées précédemment auxquelles s'ajoutent des incertitudes concernant  
 212 l'épaisseur et la densité moyenne de la tourbe. Le carbone stocké dans les tourbières  
 213 représente 10 à 25 % du carbone présent dans les sols et entre 30 et 60 % du stock de  
 214 carbone atmosphérique.

215 Ce stock est un héritage datant des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période  
 216 pendant laquelle se sont formés la majorité des tourbières (**Réf needed**) (Yu *et al.*,  
 217 2010). Le fonctionnement naturel de ces écosystèmes permet le stockage du C. C'est un  
 218 des services écologiques que rendent les tourbières et que l'on appelle la fonction puits  
 219 de carbone. Cette fonction est liée au niveau élevé de la nappe d'eau, qui rend l'accès à  
 220 l'oxygène est plus difficile diminuant d'autant l'activité aérobie, dont la respiration des  
 221 micro-organismes et des plantes. Cela se traduit par une dégradation relativement faible  
 222 des matières organiques. Elle est également liée à la production de litière récalcitrante  
 223 par les bryophytes.

224 En comparaison avec un sol forestier, l'accumulation de matières organiques n'est  
 225 donc pas lié à une production primaire plus forte, mais bien à une dégradation des

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

226 matières produites plus faible.

227 Ces perturbations peuvent induire des modifications de fonctionnement, notamment  
228 l'envahissement de ces écosystèmes par une végétation vasculaire, et changer cette  
229 fonction puits.

### 230 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

231 On définit les changements globaux comme l'ensemble des modifications environne-  
232 mentales plus ou moins rapides, ayant lieu à l'échelle mondiale, quelle que soit leur ori-  
233 gine. Les deux contraintes développées dans cette partie sont la pressions de l'homme :  
234 contrainte anthropique, et celle du climat : contrainte climatique.

#### 235 Contrainte anthropique

236 L'interaction entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières  
237 en particulier remonte probablement à l'aube de l'humanité. De grandes découvertes  
238 archéologiques ont été faites dans ces écosystèmes témoins d'époques révolues. Des  
239 chemins de rondins néolithique aux crannogs de l'époque romaine ([Buckland, 1993](#)).

240 L'utilisation de la tourbe et des tourbières a commencé relativement tôt, mais c'est  
241 à partir du 17<sup>e</sup> siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir en terres  
242 agricoles, s'est intensifié. Au 19<sup>e</sup> siècle, l'apparition de machines permettant une ré-  
243 colte industrialisée de la tourbe, a développé son utilisation comme combustible. Enfin  
244 depuis le milieu du 20<sup>e</sup> une part importante de ces écosystèmes ont été drainés pour  
245 développer la sylviculture. Aujourd'hui l'exploitation principale de la tourbe est liée à  
246 son utilisation comme substrat horticole ([Lappalainen, 1996; Chapman \*et al.\*, 2003](#)).

247 Suite à ces perturbations, la surface de tourbières altérée est estimée à 500 000 km<sup>2</sup> en-  
248viron, principalement du fait de leur reconversion pour l'agriculture et la sylviculture  
249 ([Tableau 1.2](#)). En France, suite à leur utilisation, principalement agricole, la surface  
250 des tourbières a été réduite par deux entre 1945 et 1998, passant de 1200 km<sup>2</sup> à 600 km<sup>2</sup> ([Lap-](#)  
[palainen, 1996; Manneville, 1999](#)).

252 Ces écosystèmes ont donc été et sont encore perturbés par différentes activités

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

Utilisation	Surface (km <sup>2</sup> )	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

<sup>253</sup> humaines.

## <sup>254</sup> Contrainte climatique

<sup>255</sup> Comme nous l'avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s'est majoritairement constitué pendant l'Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient influencés par le climat, et leur développement n'a pas été linéaire sur ces douze derniers milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très important au début de cette période entre il y a 12 000 et 8000 ans ([Smith et al., 2004](#); [MacDonald et al., 2006](#); [Yu et al., 2009](#)). Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud que aujourd'hui ([Kaufman et al., 2004](#)). Ce constat peu sembler paradoxal si l'on considère que dans la littérature concernant les tourbières et le réchauffement actuel, la crainte de voir ces écosystèmes se transformer en source de C est majoritaire. Cependant ces même auteurs qui ont montré cette relation, entre le HTM et le développement important des tourbières, ne préjugent pas de l'effet du réchauffement actuel. Notamment [Jones et Yu \(2010\)](#) expliquent que pendant cette période de maximum thermique, existe également une saisonnalité très importante, avec des été chauds et des hivers froid, qui a dû en minimisant la respiration hivernale de ces écosystèmes, jouer un rôle important dans leur développement.

<sup>271</sup> Cette forte saisonnalité n'est pas attendue lors du réchauffement actuel. L'effet estimé dans les hautes latitudes, semble plus important pendant l'hiver et l'automne,

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

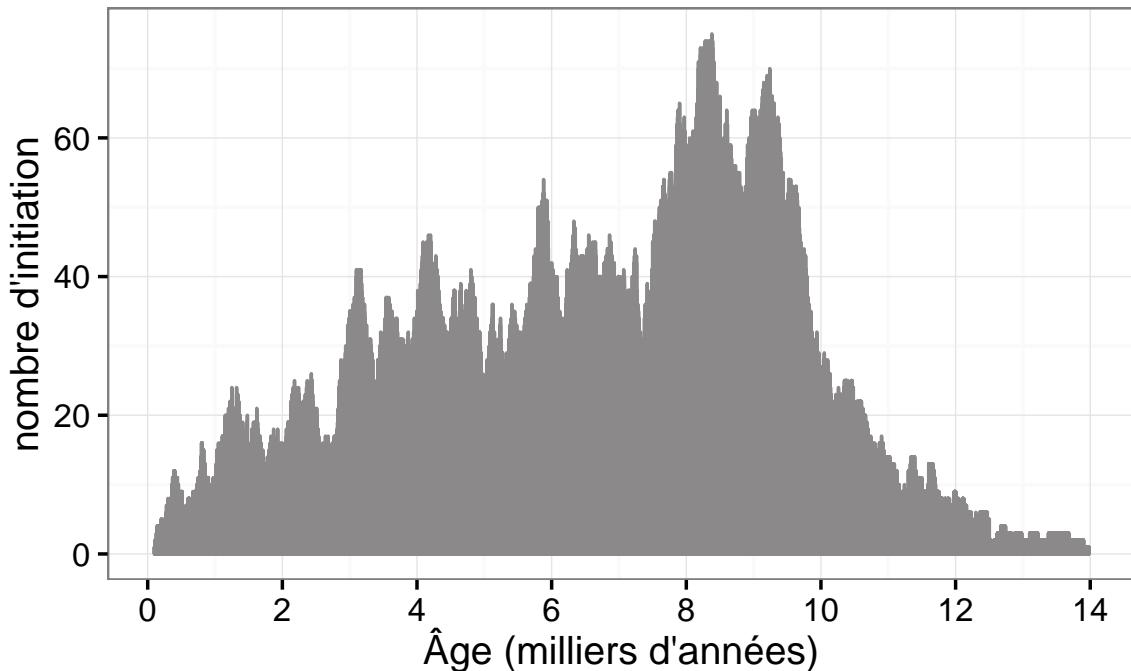


FIGURE 1.4 – Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après ([MacDonald \*et al.\*, 2006](#))

273 et tendrait donc à la minimiser ([Christensen \*et al.\*, 2007](#)). Les effets directs attendus  
274 du réchauffement dans les hautes latitudes à l'horizon 2100, sont une augmentation  
275 des températures de 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à 6 °C dans les zone  
276 tempérées, ainsi qu'une augmentation probable des précipitations ([Christensen \*et al.\*,](#)  
277 [2013; Frolking \*et al.\*, 2011](#)). De façon plus indirecte est attendue la fonte du permafrost,  
278 l'augmentation de l'intensité et de la fréquence de feux et des changements dans les  
279 compositions des communautés végétales.

280 Les tourbières, qui ont accumulées un stock de carbone important, sont donc sou-  
281 mises à des contraintes fortes qu'elles soient anthropiques ou climatiques. Afin de mieux  
282 cerner le devenir de ce carbone, l'étude de ces écosystèmes, des flux de carbone qu'ils  
283 échangent avec l'atmosphère, est une nécessité.

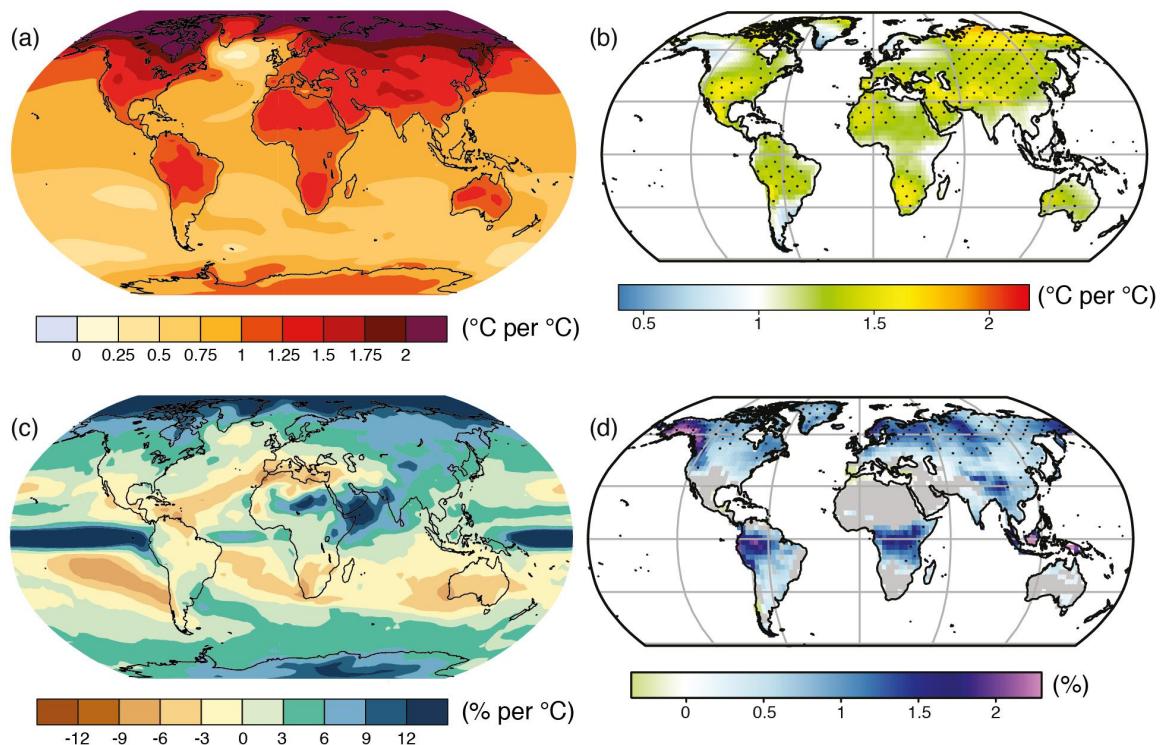


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90<sup>e</sup> percentile des températures journalières maximum par °C de 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<sup>e</sup> percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012)(IPCC2013).

<sub>284</sub> 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs  
<sub>285</sub> contrôlants

<sub>286</sub> Cette partie s'attache à décrire les GES et leurs liens avec les tourbières, les flux de  
<sub>287</sub> carbone et des processus qui y sont liés, puis facteurs contrôlants ces flux à l'échelle des  
<sub>288</sub> processus jusqu'aux individus et communautées (nécessaire afin de pouvoir appréhender  
<sub>289</sub> correctement ces flux à des échelles plus large), les facteurs contrôlant à l'échelle de  
<sub>290</sub> l'écosystème (colonne de tourbe, site complet) et enfin les bilans de carbone.

<sub>291</sub> 1.2.1 GES et Tourbières

<sub>292</sub> Dans l'atmosphère le carbone est principalement présent dans l'atmosphère sous  
<sub>293</sub> forme de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) et de méthane ( $\text{CH}_4$ ).

<sub>294</sub> La concentration en  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère fluctuait avant l'ère industrielle entre  
<sub>295</sub> 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle sa concentration était de 280 ppm  
<sub>296</sub> environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd'hui (moyenne annuelle en  
<sub>297</sub> 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). Différents processus permettent d'extraire du  $\text{CO}_2$  de l'at-  
<sub>298</sub> mosphère, la photosynthèse, la dissolution du  $\text{CO}_2$  dans l'océan et enfin l'altération de  
<sub>299</sub> silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s'effectuent avec des  
<sub>300</sub> échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de  $\text{CO}_2$ , il ne reste que  
<sub>301</sub> 40 % de cette émission après 100 ans, mais il reste toujours plus de 20 % après 1000 ans  
<sub>302</sub> et plus de 10 % après 10 000 ans ([Joos et al., 2013](#); [Ciais et al., 2014](#)) (Figure 1.6).

<sub>303</sub> La concentration en méthane de l'atmosphère est estimée à 350 ppb il y a 18 000 ans  
<sub>304</sub> environ lors de la dernière glaciation, à 720 ppb en 1750, et à 1800 ppb aujourd'hui  
<sub>305</sub> (ou plutôt en 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). À l'inverse du  $\text{CO}_2$  sa durée de vie dans  
<sub>306</sub> l'atmosphère est limitée : moins de 10 ans ([Lelieveld et al., 1998](#); [Prather et al., 2012](#)).  
<sub>307</sub> Malgré cela son potentiel de réchauffement global<sup>5</sup> (PRG) est important notamment à

---

5. indice permettant de comparer le pouvoir de réchauffement des différents GES en donnant une équivalence par rapport au  $\text{CO}_2$ . Le PRG du  $\text{CO}_2$  vaut donc 1 par définition.

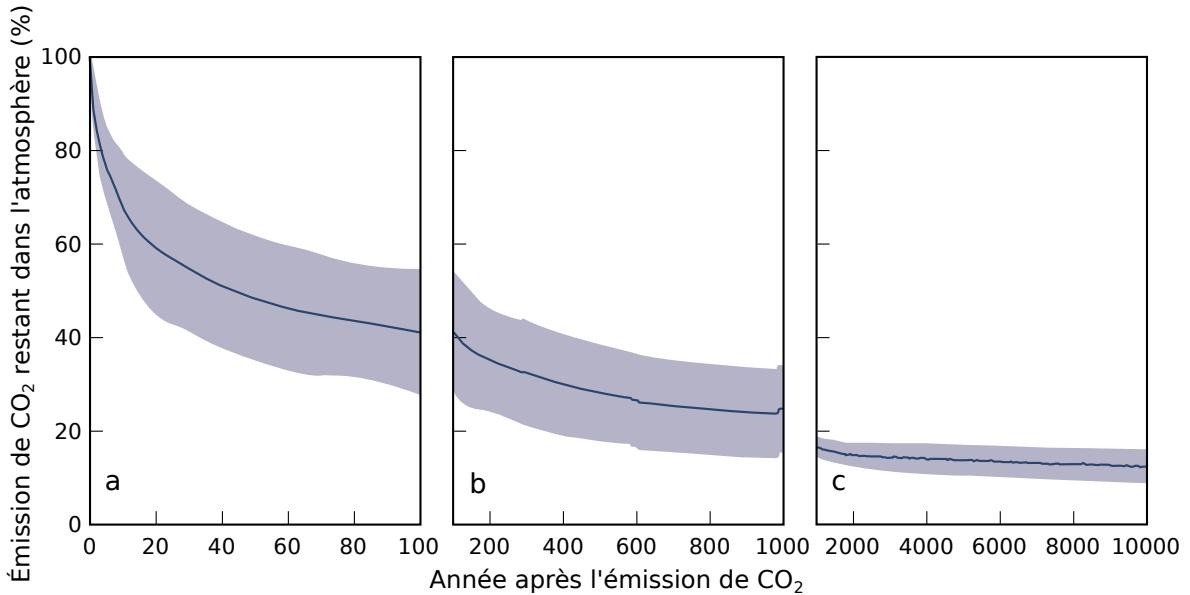


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

308 court terme, 72 à 20 ans. À plus long terme sont effet relativement au CO<sub>2</sub> diminue et  
 309 atteint 25 à l'horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de  
 310 CH<sub>4</sub> atmosphérique pour avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an<sup>-1</sup>  
 311 (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014) (Tableau ?). Les  
 312 tourbières de l'hémisphère nord comptent pour 46 Tg an<sup>-1</sup> (Gorham, 1991) (**pas de**  
 313 **source plus récente ?**).

314 À l'échelle globale, le stockage de C par les tourbières, prenant en compte à la fois  
 315 le CO<sub>2</sub> et le CH<sub>4</sub>, est estimé à 70 Tg an<sup>-1</sup> (Clymo *et al.*, 1998).

### 316 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

#### 317 De l'atmosphère à l'écosystème

318 Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du  
 319 carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait sous la forme de CO<sub>2</sub>, assimilé lors de la  
 320 photosynthèse. Principalement par les végétaux supérieurs, et éventuellement, bien que  
 321 dans de moindre proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosyn-  
 322 thétiques Girard *et al.* (2011). On peut écrire la réaction de photosynthèse de la façon

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

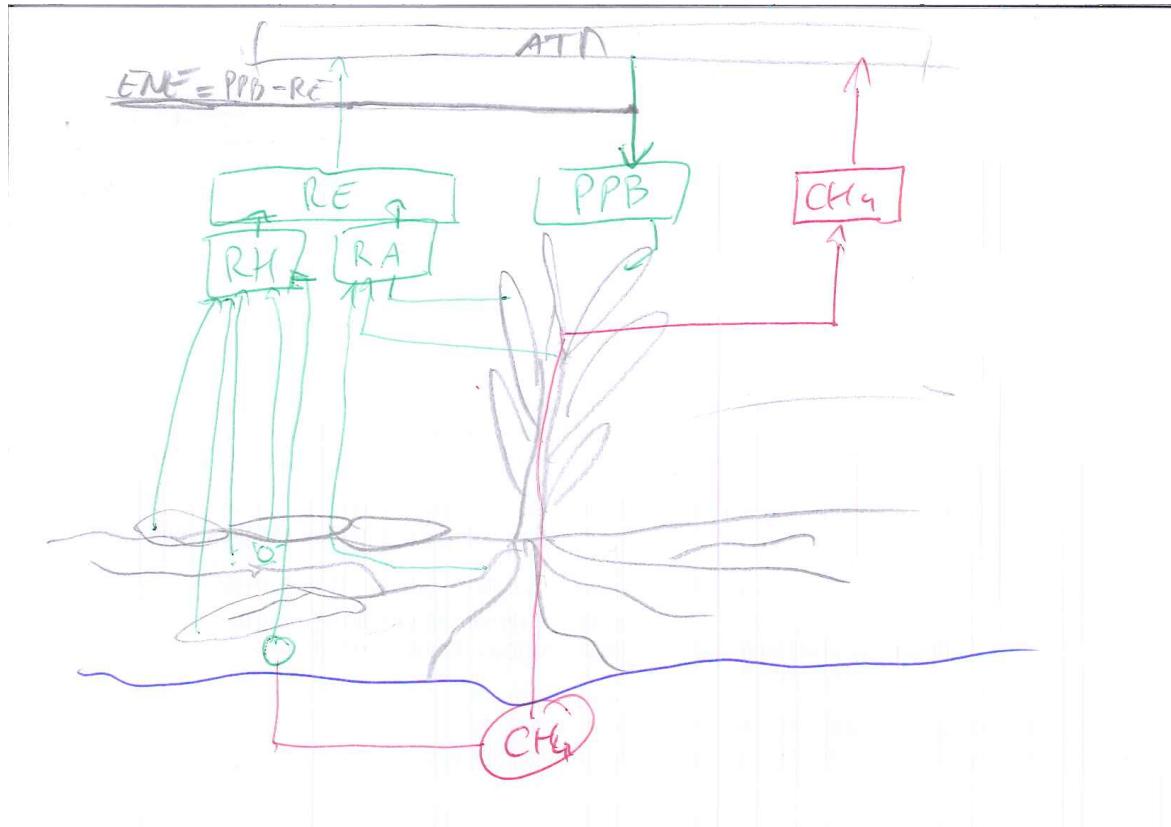


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

323 suivante :



324 Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du  $CO_2$ , il existe d'autres  
325 voies métaboliques permettant la capture du  $CO_2$  de l'atmosphère. Par exemple les  
326 micro-organismes chemolithotrophes (**expliquer**) sont capables d'assimiler le  $CO_2$  en  
327 utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la  
328 chimiosynthèse, mais leur importance est moindre.

329 On défini la **Production Primaire Brute** (PPB), *Gross Primary Production*,  
330 (*GPP*) en anglais comme :

### PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

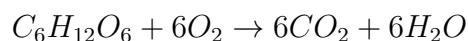
Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à environ 500 gC m<sup>-2</sup> (Francez, 2000). La strate muscinale pouvant jouer/participer/produire jusqu'à 80 % de la production primaire (Francez, 2000). Cette production primaire n'est pas particulière élevée (**Réf needed**) et c'est en fait la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone.

Il n'y a pas de flux direct de CH<sub>4</sub> de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres. 90 % du CH<sub>4</sub> présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux hydroxyles, cette réaction à lieu majoritairement dans la troposphère.

### De l'écosystème à l'atmosphère

Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples. D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO<sub>2</sub> et le CH<sub>4</sub>, éventuellement du N<sub>2</sub>O, et certains d'entre eux peuvent être produit par différentes sources. Au niveau cellulaire, la respiration peut être écrite sous la forme :



Le CO<sub>2</sub> est produit par différents processus, la respiration aérobie (le plus gros contributeur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO<sub>2</sub>, sont représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique là, ou plutôt, les respirations sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle de feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**. De l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**, la respiration de la rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières

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

---

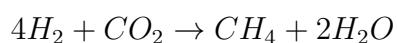
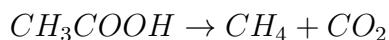
353 et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH<sub>4</sub> par les  
354 organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

355 Quantité de carbone émise sous forme de CO<sub>2</sub> par l'écosystème dans l'atmosphère. Elle englobe la respiration autotrophe et hétérotrophe en incluant ses composantes aériennes et souterraines. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

356 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration  
357 du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la  
358 partie aérienne ([Luo et Zhou, 2006a](#)). Cependant, dans la littérature la respiration du  
359 sol semble parfois être considérée comme équivalente à la respiration de l'écosystème,  
360 ou du moins cette terminologie est parfois utilisée de façon synonyme à la respiration  
361 de l'écosystème ([Raich et Schlesinger, 1992](#)). Les études discriminant RS et RE montrent  
362 ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE [Lohila et al.](#)  
363 ([2003](#)) La production de CO<sub>2</sub> est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble  
364 de la colonne de tourbe. C'est cette multitude de processus qui rend l'estimation de ce  
365 flux difficile, en effet chacune des respirations n'aura pas la même sensibilité vis à vis  
366 de facteurs contrôlant.

367 Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone  
368 anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH<sub>4</sub>. Il est produit  
369 par des Archaea méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau  
370 de la nappe. En moyenne des flux de CH<sub>4</sub> mesurés dans les tourbières s'étendent  
371 de 0 à plus 0,96 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, avec généralement des flux compris entre 0,0048 et  
372 0,077 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ([Blodau, 2002](#)). Le CH<sub>4</sub> est principalement produit à partir d'acétate (CH<sub>3</sub>COOH) ou de dihydrogène (H<sub>2</sub>), ces deux composés étant dérivés de la décomposition préalable de matières organiques ([Lai, 2009](#)).



375 Le CH<sub>4</sub> produit est transporté dans l'atmosphère par diffusion, ébullition ou à travers  
 376 certaines plantes ([Joabsson et al., 1999](#); [Colmer, 2003](#)). Pendant ce transport le CH<sub>4</sub>  
 377 peut être oxydé par des organismes méthanotrophes. (**Détailler dégradation CH<sub>4</sub>**)  
 378 Cette transformation produit tour à tour différents composés (méthanol, formaldéhyde,  
 379 formate) aboutissant à la production de CO<sub>2</sub> ([Whalen, 2005](#)).



380 On définit le flux de CH<sub>4</sub> comme :

FLUX DE CH<sub>4</sub> (F<sub>CH<sub>4</sub></sub>) :

381 Quantité de carbone émise sous forme de CH<sub>4</sub> par l'écosystème dans l'atmosphère, suite au bilan des processus de création et de destruction de la molécule. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

382 Cette partie montre donc que si le flux de carbone de l'atmosphère à l'écosystème  
 383 à pour source quasiment unique la réaction de photosynthèse des plantes, le flux de  
 384 carbone de l'écosystème vers l'atmosphère est multi-source avec un nombre important  
 385 de réactions de respirations et de fermentations. La variabilité du premier vient donc  
 386 majoritairement de la composition des communautés végétales et de leurs sensibilités  
 387 aux conditions environnementales. Celle du second est multiple, liée à la diversité des  
 388 réactions et communautés végétales ou animales impliquées, de leur sensibilité aux  
 389 conditions environnementales.

### 390 1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

391 Dans cette partie seront décrit les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en  
 392 commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l'écosystème qui  
 393 nous intéresse plus particulièrement. Cette échelle inclue la colonne de tourbe, le mé-  
 394 socosme, en tant que partie d'un ensemble plus vaste, en tant que sous-écosystème.  
 395 Elle inclue forcément l'écosystème dans son sens général, regroupant les écosystèmes

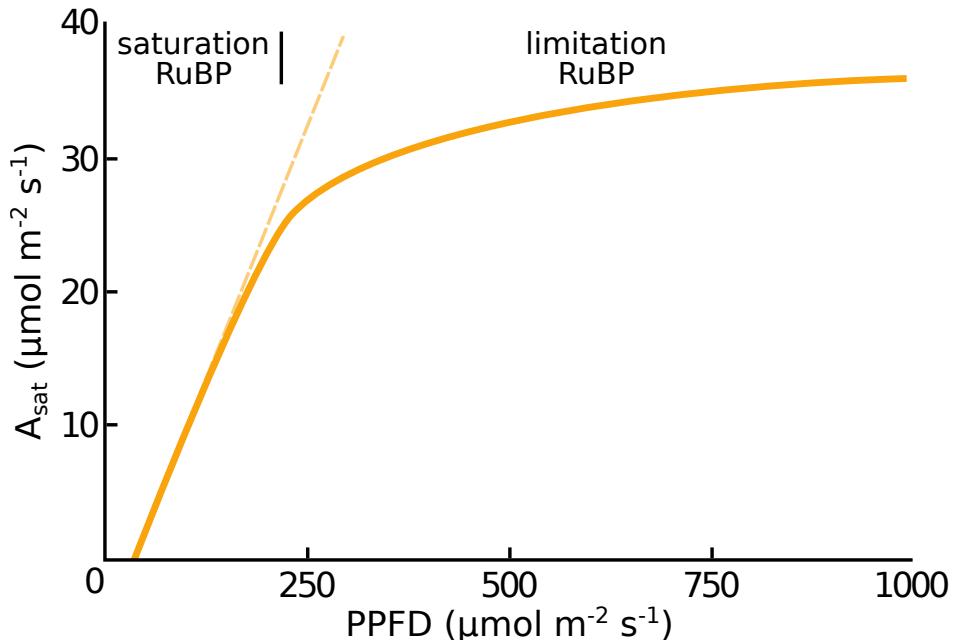


FIGURE 1.8 – todo, modifié d'après [Long et Hällgren \(1993\)](#)

<sup>396</sup> tourbeux mais également l'écosystème au sens plus spécifique de l'entité étudiée.

<sup>397</sup> Les facteurs majeurs qui contrôlent ces flux de carbone sont globalement connus.

<sup>398</sup> Comme bon nombre de réactions biochimiques les vitesses de réaction des processus  
<sup>399</sup> décrit précédemment sont fonction de la température. Cette relation est connue depuis  
<sup>400</sup> longtemps. Elle a été mise en évidence par un chimiste suédois en 1889 : Svante August  
<sup>401</sup> Arrhenius sur la base de travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus  
<sup>402</sup> Henricus Van't Hoff. Le niveau de la nappe, interface entre un monde oxique et un  
<sup>403</sup> monde anoxique, et la teneur en eau du sol vont également jouer sur ces flux. La  
<sup>404</sup> végétation également que ce soit de façon directe comme siège de la photosynthèse ou  
<sup>405</sup> indirecte, en fournissant des nutriments de son vivant à travers les exsudats racinaires,  
<sup>406</sup> ou à sa mort en devenant litière.

#### <sup>407</sup> la photosynthèse

<sup>408</sup> À l'échelle d'espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosynthèse  
<sup>409</sup> est fonction de la quantité de lumière reçue ([Long et Hällgren, 1993](#)). La quantité  
<sup>410</sup> de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant

411 d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco<sup>6</sup>, nécessaire à la fixation  
412 du CO<sub>2</sub> (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de la  
413 partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de  
414 l'espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la  
415 photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de  
416 ce transport est liée à la température et est traditionnellement décrit par une équation  
417 d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar  
418 *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l'eau va également influer  
419 sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l'eau.  
420 Wagner et Titus (1984) montent par exemple que deux espèces de sphaignes ont des to-  
421 lérances différentes à la dessiccation : celle vivant dans les gouilles étant plus résistante  
422 à celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de ré-  
423 végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montre que différentes espèces  
424 de sphaignes vont se développer de façon optimale à différents niveaux de nappe selon  
425 leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est également mise  
426 en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9).

427 Cette variabilité de la productivité primaire est également visible entre les com-  
428 munautés végétales. Les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les  
429 graminées ou que les arbustes. En plus de ces différences entre groupes de végétaux,  
430 il existe également des différences de productivité pour un même groupe selon le type  
431 de tourbière (Moore *et al.*, 2002 dans Rydin et Jeglum, 2013a). Weltzin *et al.* (2000)  
432 montrent par exemple que dans les tourbières de haut-marais, les sphaignes et les ar-  
433 bustes ont une productivité importante, les herbacées et graminées ont une productivité  
434 beaucoup plus faible. À l'inverse ce sont les herbes et les graminées qui ont la plus forte  
435 productivité dans les tourbières de bas-marais pauvres. devant les sphaignes puis les  
436 arbustes. Toujour à cette échelle, le niveau de la nappe constraint la teneur en eau du sol  
437 et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint généralement la surface tant  
438 que le niveau de la nappe ne descend pas en dessous de 30 à 40 cm (Laiho, 2006). La

---

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

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

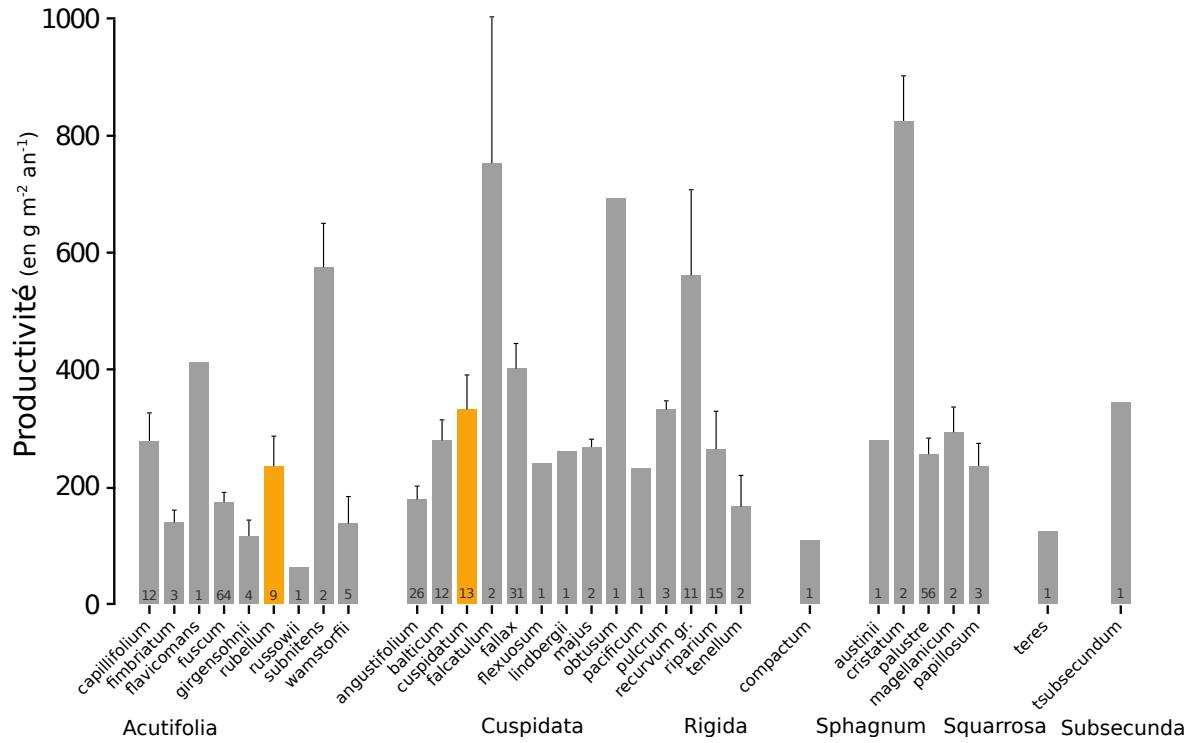


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphaignes en  $\text{g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. modifié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

439 hauteur du niveau d'eau va influer sur le bien-être des différentes communautés végé-  
 440 tales. Un niveau d'eau important risque de diminuer l'accès de la végétation vasculaire  
 441 à l'oxygène par leur racines et aux substrats tandis qu'il sera propice au développement  
 442 de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau faible risque de faciliter le développement de  
 443 certains végétaux vasculaires au détriment des bryophytes (**Réf needed**). Cette com-  
 444 pétition entre espèces va déterminer, à long terme, l'évolution des communautés et  
 445 donc jouer sur la PPB. Sur cet aspect Gornall *et al.* (2011) montre que les effets des  
 446 mousses sur les plantes vasculaires sont en partie positif et en partie négatif et que leur  
 447 «effet net» peu varier, notamment en fonction de l'épaisseur de la strate muscinale.  
 448 La composition des communautés végétales va donc influer sur le potentiel photosyn-  
 449 thétique de l'écosystème. Ce potentiel qui peut varier selon le végétal considéré et les  
 450 conditions environnementales dans lesquelles il se trouve (Moore *et al.*, 2002).

451 À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain, ces facteurs, la température, la végé-  
 452 tation, le niveau de l'eau, covarient et rend la discrimination de leurs effets respectifs

453 difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de  
454 temps considérée, jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs  
455 n'est pas anodin, la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de  
456 variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. [Cai et al. \(2010\)](#)  
457 ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmenter  
458 la PPB. L'effet du niveau de la nappe peut varier selon le contexte : Dans une étude  
459 des effets à long terme de variation du niveau de la nappe, [Ballantyne et al. \(2014\)](#)  
460 montrent qu'une baisse du niveau de la nappe entraîne une augmentation de la PPB en  
461 facilitant l'accès des plantes vasculaire à l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement,  
462 la hausse d'un niveau de nappe, initialement bas et entraînant un stress hydrique important,  
463 conduira également à une augmentation de la PPB ([Strack et Zuback, 2013](#)).  
464 Ces effets sont variables selon les communautés végétales et le contexte dans lequel  
465 elles se trouvent. Pour un gradient de niveau de nappe qui augmente dans une tourbière de haut-marais, [Weltzin et al. \(2000\)](#) montrent une diminution de la productivité  
466 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un  
467 gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est  
468 pas affectés tandis que celle des graminées augmente. Un opposition similaire est également  
469 relevé concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de  
470 les réchauffer. Ces dernières voient leur productivité diminuer dans la tourbière de  
471 haut-marais et augmenter dans la tourbière de bas-marais. [Munir et al. \(2015\)](#) isolent  
472 également l'effet de la température en utilisant des OTC (*Open Top Chamber*). Ces  
473 dispositifs, ressemblent à des serres ouvertes et permettent de réchauffer une zone de  
474 la tourbière. Ils montrent que dans les zones sans manipulation du niveau de la nappe,  
475 le réchauffement des OTC, augmente la PPB.

## 477 La RE

478 La respiration, au sens de la réaction biochimique telle que décrite par l'équation  
479 [1.2.2](#) est catalysée par la température. Cette réaction est limitée par la quantité  
480 de substrat et la présence d'oxygène. Dans les tourbières la limitation en substrat n'a

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

---

481 de sens que vis-à-vis de communautés spécifiques. Les substrats facilement utilisable,  
482 typiquement les sucres peuvent devenir limitant (**Réf needed**). La tourbière n'est  
483 qu'un tas de substrat de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur, plus les  
484 substrats sont facilement utilisable plus leur utilisation est rapide est plus ils risquent  
485 de devenir limitant. Inversement moins les substrats sont dégradables plus leur utili-  
486 sation est lente et plus ils s'accumulent. Mais l'accès à l'oxygène rendu difficile par les  
487 hauteurs élevées du niveau de la nappe est prépondérant (**Réf needed**). La qualité du  
488 substrat (la facilité qu'il aura à être dégradé) va donc jouer sur la vitesse de respiration)  
489 Par ailleurs, la photosynthèse en libérant des substrat, les exsudats racinaires, permet  
490 influe également sur la respiration.

### 491 Partitionnement de la RE

492 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corré-  
493 lation positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et](#)  
[Schlesinger, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006b](#)). Cependant la diversité cumulée des proces-  
494 sus, communautés et des conditions environnementales qui joue sur la respiration, font  
495 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Malgré tout, la majorité d'entre-elles  
496 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi  
497 dans les tourbières, des études de terrain ont montré que dans des conditions plus  
498 chaude, mais également plus sèche étant donné que ces deux conditions sont diffi-  
499 cilement séparable sur le terrain, la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#);  
500 [Cai et al., 2010](#); [Ward et al., 2013](#)). Des études à base de mésocosmes<sup>7</sup> prélevés sur  
501 le terrain ont également montré la relation entre les variation de RE et celle de la  
502 température([Updegraff et al., 2001](#); [Weedon et al., 2013](#)).

504 Le niveau de nappe, conditionnant l'accès à l'oxygène, joue également un rôle im-  
505 portant. Un niveau qui diminue se traduit généralement pas une hausse de la RE que  
506 ce soit à long terme ([Strack et al., 2006](#); [Ballantyne et al., 2014](#)) ou à plus court terme  
507 ([Aerts et Ludwig, 1997](#)).

508 De façon plus indirecte, le type de végétation joue sur la vitesse de décomposition

---

7. définition méso

des litières. La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présent dans la rhizosphère<sup>8</sup> via la libération d'xsudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

## 511 l'ENE

512 À l'échelle de l'écosystème et selon les méthodes employées le CO<sub>2</sub> est parfois étudié  
513 comme un seul flux, généralement appelé l'échange net de l'écosystème.

### L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

Bilan de la quantité de CO<sub>2</sub> émise par l'écosystème, calculée comme différence entre la Photosynthèse 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.

515 Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend  
516 l'atmosphère comme référence<sup>9</sup> (ENE=-NEE) (Chapin *et al.*, 2006).

517 Les facteurs contrôlants l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB  
518 et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à vis de  
519 PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la nature  
520 de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut parfois être contrôlée  
521 majoritairement soit par la PPB soit par la RE soit par les deux. Par exemple, une  
522 baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE.  
523 Cependant certains attribuent cette baisse à une augmentation de la Respiration (Alm  
524 *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008) (aurela2013, oechel1993) quand d'autres l'attribuent à  
525 une diminution de la photosynthèse (Sonnenntag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014). Enfin  
526 certains voient un effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution  
527 de la photosynthèse (Strack et Zuback, 2013).

528 À noter un article particulièrement intéressant (Lund *et al.*, 2012) dans lequel,  
529 dans un même site une baisse du niveau de la nappe 2 années différentes entraînera  
530 une baisse de l'ENE dans les 2 cas, mais dans l'un des cas cette baisse est contrôlée

8. zone du sol impacté par les racines

9. Attention cependant, certains auteurs changent cette convention

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

---

531 par un augmentation de la respiration et dans l'autre cas cette baisse est contrôlée par  
532 une diminution de la photosynthèse.

533 Également un article de [Ballantyne \*et al.\* \(2014\)](#) qui lui ne note pas d'effet d'une  
534 baisse du niveau de la nappe sur l'ENE car l'augmentation de la respiration est com-  
535 pensée par une augmentation de la photosynthèse.

### 536 Le CH<sub>4</sub>

537 La production du CH<sub>4</sub>, par des Archaea méthanogènes principalement à partir  
538 d'H<sub>2</sub> et d'acétate, est contrôlée par la disponibilité de ces substrats ([Segers, 1998](#)).

539 L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, éthanol) tend à  
540 augmenter les émissions de CH<sub>4</sub> [Coles et Yavitt \(2002\)](#). Le niveau de la nappe est un  
541 autre facteur contrôlant les flux de CH<sub>4</sub>. Généralement plus le niveau est important plus  
542 la zone potentiel de production du CH<sub>4</sub> est importante et plus les émissions sont fortes  
543 ([Pelletier \*et al.\*, 2007](#)). Par contre une augmentation du niveau de la nappe au dessus de  
544 la surface peut conduire à une diminution des émissions de CH<sub>4</sub> (bubier1995,sundh1995  
545 dans lai2009) Les flux sont d'autant plus forte en présence de végétation ([Pelletier \*et al.\*,](#)  
546 [2007](#)). Enfin la température joue généralement un rôle important, augmentant la vitesse  
547 de production et pouvant faciliter son transport par ébullition ou via la végétation ([Lai,](#)  
548 [2009](#)).

549 Le niveau de la nappe et la température semblent être les facteurs prépondérant du  
550 contrôle des flux de méthane

551 Enfin certaines plantes vasculaires, adaptées aux conditions de saturations en eau,  
552 peuvent faciliter l'échange de gaz entre l'atmosphère et l'écosystème grâce à un espace  
553 intercellulaire agrandit, l'Aerenchyme.

### 554 Conventions

555 Dans ce document les flux (RE, PPB et F<sub>CH<sub>4</sub></sub>) sont exprimés en valeur absolue afin  
556 de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans seront établis en prenant l'écosystème  
557 comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème est compté positivement et le

558 carbone sortant négativement. Les flux RE et  $F_{CH_4}$  seront comptés négativement et  
559 la PPB positivement. Par la suite l'abréviation PPB et le mot photosynthèse seront  
560 employés de façon inter-changeable de même que RE et respiration et se rapportera à  
561 ces flux tels que définis dans les encadrés précédents, sauf mention contraire.

562 Si les facteurs de contrôle des flux sont relativement connus, la sensibilité de ces  
563 flux à ces facteurs ne fait pas consensus. Elle peut varier selon les conditions environ-  
564 nementales ou l'échelle de temps ou d'espace considérée.

565 La prépondérance relative des ces différents flux, va donc impacter le fonction-  
566 nement des tourbières. Soit elles stockent du carbone, en accumulant des matières  
567 organiques, et donc fonctionnent comme des puits ou soit elle relâchent du carbone et  
568 fonctionnent comme des sources.

#### 569 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

570 L'étude individuelle de tel ou tel flux avec tel ou tel facteur contrôlant est nécessaire  
571 afin de comprendre ce qu'il se passe au niveau des processus. Il est tout aussi nécessaire  
572 d'arriver à intégrer l'ensemble de la complexité naturelle. C'est l'intérêt d'établir des  
573 bilans de carbone.

574 Le calcul d'un bilan de carbone à l'échelle d'un écosystème permet de détermi-  
575 ner si l'équilibre (où le déséquilibre) des flux tend à stocker du carbone, le système  
576 fonctionnant alors comme un puits, ou à libérer du carbone, le système fonctionnant  
577 alors comme une source. Il existe différentes façons de réaliser le bilan de carbone d'une  
578 tourbière que l'on peut séparer en deux approches principales. La première approche  
579 consiste à utiliser l'archive tourbeuse pour estimer des vitesses d'accumulation de la  
580 tourbe. Cette méthode permet d'étudier la fonction puits sur des temps long (derniers  
581 millénaires) et de lier d'éventuels changements dans les vitesses d'accumulation à des  
582 facteurs environnementaux. La seconde approche se base d'avantage sur des mesures  
583 actuelles des différents flux afin d'étudier, sur des temps forcément plus court, l'évolu-  
584 tion de la prépondérance puits/source d'un écosystème. Les deux approches sont donc  
585 complémentaires.

Tableau 1.3 – Vitesse apparente d'accumulation du carbon à long terme en gC m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

min – max	moyenne	référence
20 – 140	?	Mitra2005
?	18.6	Yu2009
	17.2	Gorham2012
	20	Jones2010
	16.2	Borren2004
	18.5	Packalen2014
	19.4	Vitt2000
	19	Turunen2004
5.74 – 129.31	33.66	Xing2015

586 **Estimation des bilans de carbone passé**

587 long-term apparent rate of carbon accumulation (LORCA) datations + dry bulk

588 density + carbon content (Tableau 1.3)

589 **tableau LORCA ajouter colonne contexte (exple : 7 tourbières ombro-**  
590 **trophes)**

591 **Estimation des bilans de carbone contemporain**

592 Dans cette approche on estime les flux actuels de carbone entrant et sortant de

593 l'écosystème afin de déterminer un bilan. Un certain nombre de flux de carbone sont

594 présent au sein des écosystèmes terrestre (équation (1.1))

$$BCNE = \frac{dC}{dt} = \overbrace{PPB - Re}^{ENE} - F_{COD} - F_{COP} - F_{CH_4} - F_{CID} - F_{COV} - F_{CO} \quad (1.1)$$

595 — ENE : Échange Net de l'Écosystème

596 — PPB : Production Primaire Brute

597 — Re : Respiration de l'Écosystème

598 —  $F_{COP}$  : Flux de Carbone Organique Dissous

599 —  $F_{COP}$  : Flux de Carbone Organique Particulaire

600 —  $F_{CH_4}$  : Flux de Méthane

601 —  $F_{CID}$  : Flux de Carbone Inorganique Dissous  
602 —  $F_{COV}$  : Flux de Composés Organique Volatils  
603 —  $F_{CO}$  : Flux de Monoxyde de Carbone  
604 Les bilans les plus complets réalisées sur les tourbières comprennent la partie ga-  
605 zeuse, dissoute...  
606 Dans les tourbières, les flux de  $CO_2$  sont généralement les plus importants (**Réf**  
607 **needed**), puis les flux de  $CH_4$  et/ou de COD et enfin les flux de COP.  
608 Pour estimer ces flux différentes techniques existent, notamment l'eddy covariance  
609 et les méthodes de chambre pour les flux de gaz.  
610 D'autres méthodes, moins souvent utilisées, existent comme l'utilisation du ratio  
611 C :N (Kirk2015)

### 612 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

#### 613 Mesure des flux de gaz

614 De nombreuses techniques permettent de mesurer des flux de gaz, avec en premier  
615 lieu les méthodes de chambres.  
616 Les chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le  
617 gaz à l'intérieur de la chambre à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans  
618 ce cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur.  
619 Elles peuvent également être dynamiques, lorsqu'un système de pompe, permettant  
620 notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le  
621 système est sans flux artificiel.

622 Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord les chambres **dynamiques**  
623 **ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent une différence de concen-  
624 tration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre non. Cette méthode  
625 nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite les chambres **dy-**  
626 **namiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du gaz au sein de la  
627 chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du gaz dans un analyseur

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

---

628 externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent également l'évolution de  
629 la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un système de pompe ne soit  
630 présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la chambre, soit des prélèvements  
631 sont fait à intervalles réguliers puis analysés par la suite en chromatographie gazeuse.

632 Il faut noter que les dénominations anglaises de ces méthodes doit faire l'objet d'une  
633 attention particulière. *Closed chamber* par exemple est parfois utilisé pour se référer  
634 à l'état ou non d'équilibre, comme défini dans ce document, mais parfois également  
635 pour désigner les méthodes de chambre sans système de flux ce qui peut prêter à  
636 confusion [Pumpanen et al. \(2004\)](#). Souvent utilisées les dénominations *open/closed* et  
637 *dynamic/static* sont décrites dans [Luo et Zhou \(2006c\)](#), une autre convention peut être  
638 rencontrée : *flow-through/non-flow-through* et *steady state/non-steady state* [Livingston](#)  
639 [et Hutchinson \(1995\)](#)

640 Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients.

641 Ces méthodes sont souvent utilisées car elles ont un coût modeste, et sont très ver-  
642 satiles ce qui permet leur utilisation dans de nombreuses situations. D'autres méthodes  
643 plus globales existent comme les méthodes d'Eddy Covariance.

644 Les méthodes d'Eddy Covariance se base sur...

645 Comparaison entre les méthodes de chambre et les méthodes d'Eddy Covariance.

### 646 Estimation des flux

647 Quand ils ne peuvent pas être mesurés avec une haute fréquence, que ce soit à  
648 l'aide de tour Eddy-covariance ou de chambres automatiques, les flux sont estimés à  
649 partir de mesures ponctuelles. La respiration est généralement estimée en utilisant la  
650 température que ce soit celle de l'air ([Bortoluzzi et al., 2006](#)) ou celle du sol à différentes  
651 profondeurs : -5 cm ([Görres et al., 2014; Ballantyne et al., 2014](#)), -10 cm [Kim et Verma](#)  
652 ([Zhu et al. \(2015\)](#)). Le niveau de la nappe est parfois pris en compte ([Strack et](#)  
653 [Zuback, 2013; Munir et al., 2015](#)), plus rarement la végétation ([Bortoluzzi et al., 2006;](#)  
654 [Karki et al., 2015](#)).

655 Il existe donc une variabilité importante dans les équations utilisées, dans la nature

656 et le nombre des facteurs pris en compte ainsi que dans la manière dont ils sont pris  
657 en compte.

658 L'estimation de la PPB est indirecte car très difficile/impossible à mesurer de façon  
659 directe à l'échelle d'un écosystème. Elle est donc déduite à partir d'autres mesures :  
660 Celles de l'ENE pour les méthodes micro-météorologiques qui utilisent l'ENE mesurée  
661 la nuit pour estimer la RE et en déduire la PPB. Celles de l'ENE et de la RE pour  
662 les méthodes de chambre qui le permettent, ce qui permet là encore de déduire l'ENE  
663 (grâce à l'équation X)



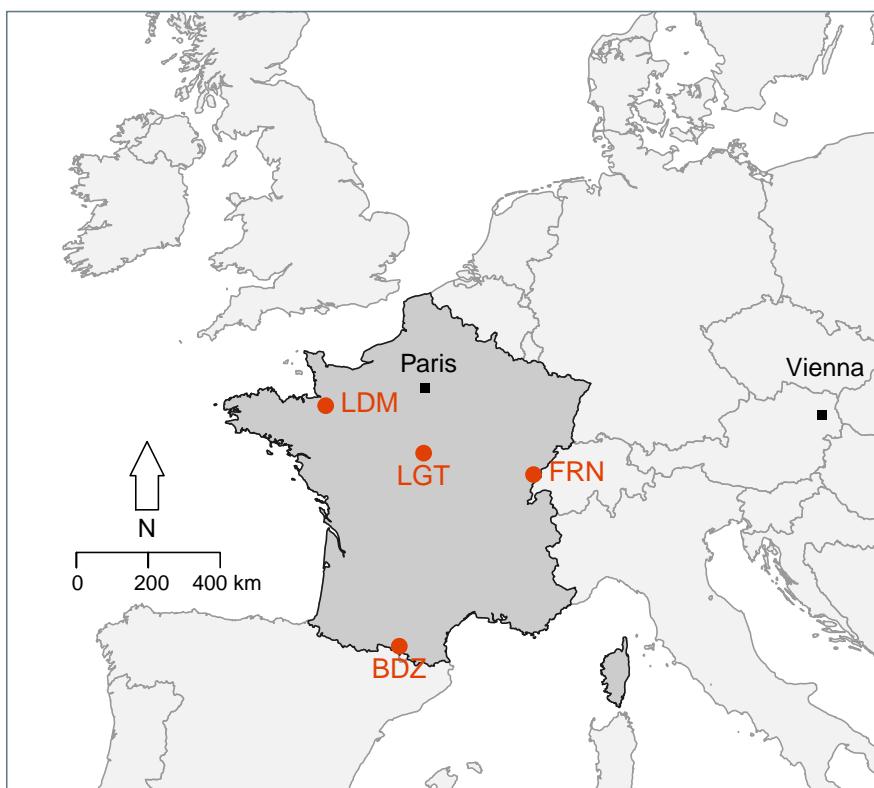
## <sup>664</sup> 2 Sites d'études et méthodologies employées

<sup>665</sup>

<sup>666</sup>	<b>2.1 Présentation de la tourbière de La Guette</b>	40
<sup>667</sup>	<b>2.2 Autres sites du service national d'observation</b>	45
<sup>668</sup>	<b>2.3 Mesures de flux de gaz</b>	46
<sup>669</sup>	2.3.1 Les mesures de CO <sub>2</sub>	46
<sup>670</sup>	2.3.2 Les mesures de CH <sub>4</sub>	48
<sup>671</sup>	2.3.3 Le calcul des flux	50
<sup>672</sup>	<b>2.4 Facteurs contrôlants</b>	50
<sup>673</sup>	2.4.1 acquisitions automatisées	50
<sup>674</sup>		
<sup>675</sup>		
<sup>676</sup>		

## 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

Le site d'étude, la tourbière de La Guette, est l'un des quatre sites du service national d'observation des tourbières (SNOT) qui vise à étudier la fonction puits de carbone des tourbières tempérées notamment vis-à-vis des changements globaux (<http://www.sno-tourbiere.cnrs.fr/>).



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

FIGURE 2.1 – Site d'études SNOT

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

689 est de 80 cm avec des maximums locaux atteignant 180 cm. La tourbière de La Guette  
690 est probablement topogène, formée par l'accumulation d'eau de pluie dans une cuvette  
691 imperméabilisée par une couche d'argile issue d'alluvions de la rivière du même nom  
692 (La Guette) (**Réf needed**). Les précipitations annuelles moyennes sur le site sont de  
693 880 mm et les températures moyenne annuelle de 11 °C. L'eau du site à une conductivité  
694 généralement inférieure à  $80 \mu\text{S m}^{-2}$  et un pH compris entre 4 et 5. Ces caractéristiques  
695 classe la tourbière parmi les tourbières minérotrophes pauvres en nutriments (*poor fen*).  
696 Les datations effectuées sur le site permettent de dire que les premiers dépôts tourbeux  
697 remontent à environ 5 à 6000 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  
701 1979 des pins noirs (*Pinus nigra*) sont plantés au nord du site. Enfin 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 composée  
706 de pins (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula verrucosa* et *pubescens*). [Viel et al.](#)  
707 ([2015](#)) a pu calculé, grâce à l'étude de photos aérienne, la vitesse de fermeture du site,  
708 entre 1945 et 2010, estimée à  $2020 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$  avant l'incendie de 1976 et à  $3469 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$   
709 après. La tourbière est également envahie de façon importante par la molinie bleue  
710 (*Molinia caerulea*) de la famille des *Poaceae* (Figure 2.3c). Leur présence favorisant la  
711 dégradation des matières organiques ([Gogo et al., 2011](#)). Sont également présentes sur  
712 le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières comme les sphaignes,  
713 principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*, qui forment des tapis.  
714 Un tapis de sphaignes en cours de formation est visible sur la photo 2.3a. Sur cette  
715 même photo sont également visible des Linaigrettes à feuilles étroites (*Eriophorum*  
716 *augustifolium*), une plante de la famille des *Cyperaceae* caractéristique des marais et  
717 des landes tourbeuses ([Rameau et al., 2008](#)). Des bruyères sont également présentes de

## 2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

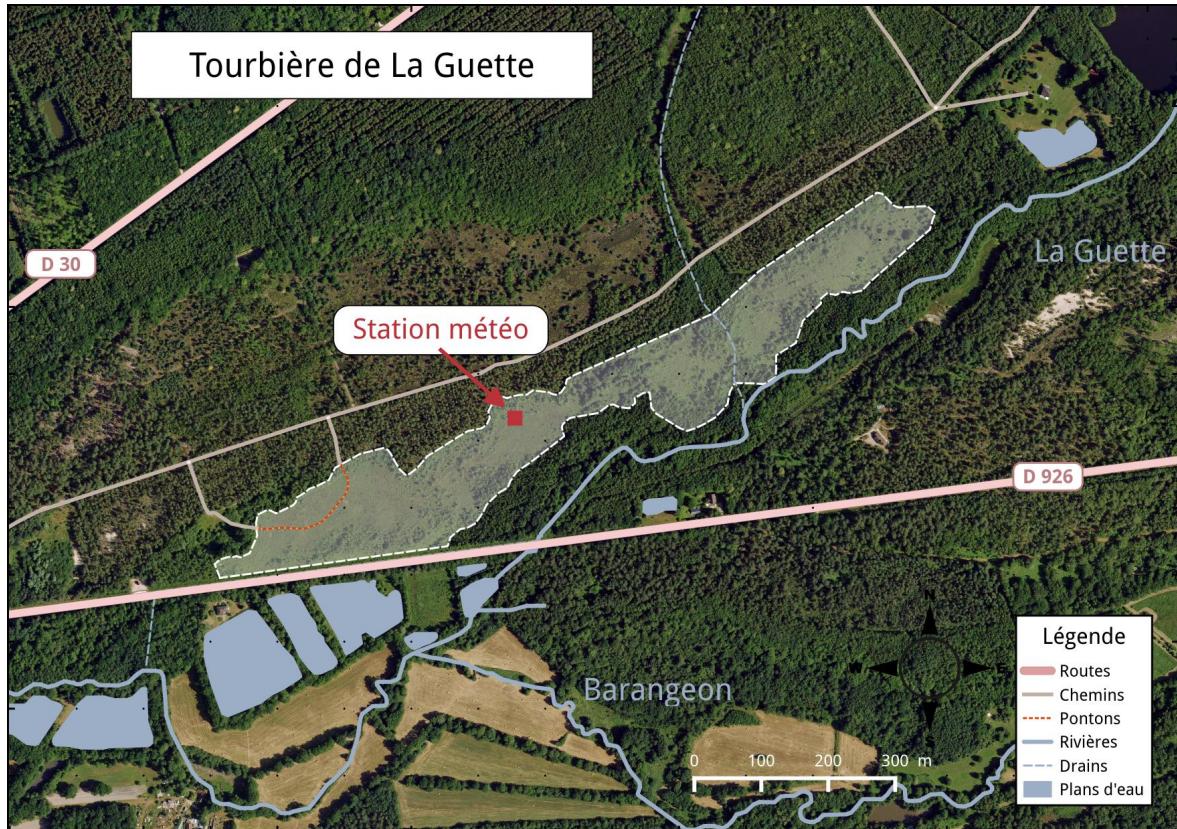


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

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 nutriment (Rameau *et al.*, 2008). D'autres espèces sont présentes sur ce site notamment, *Rhynchospora alba* de la famille des *Cyperaceae*, *Juncus bulbosus* (image annexe ?), 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 sont beaucoup moins importants sur le site (Figure 2.6). Les variations inter-annuelles



(a) *Sphagnum – Eriophorum austifolium*



(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

---

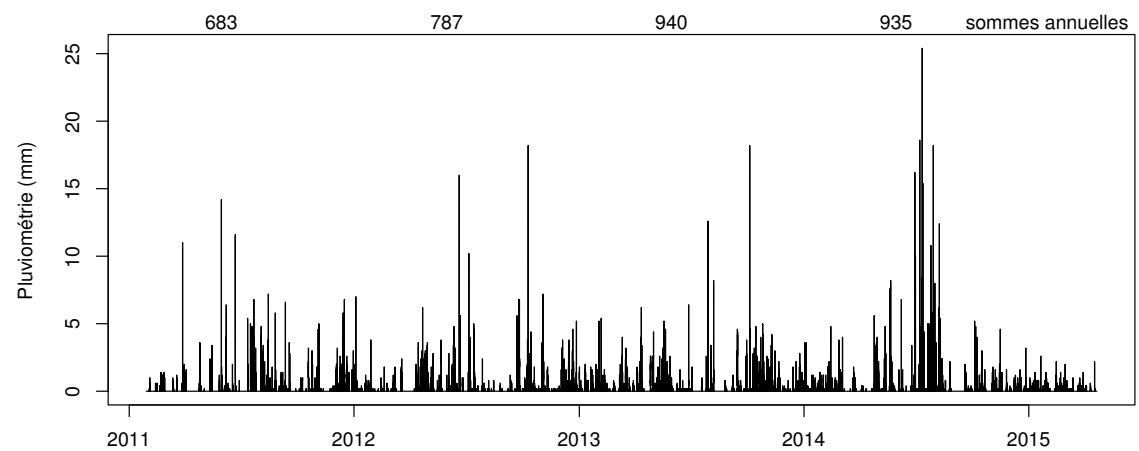


FIGURE 2.4 – Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

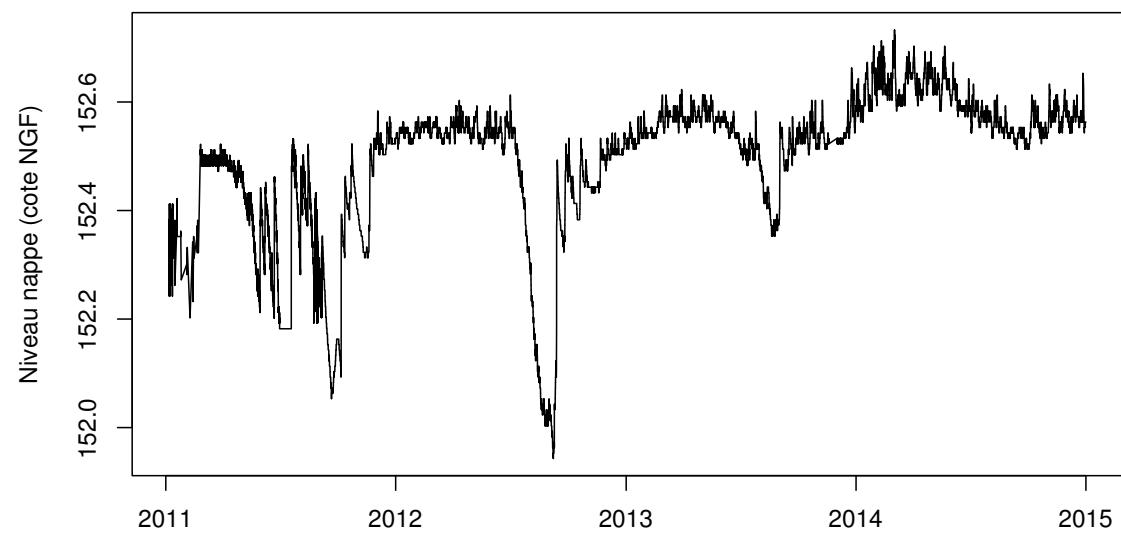


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

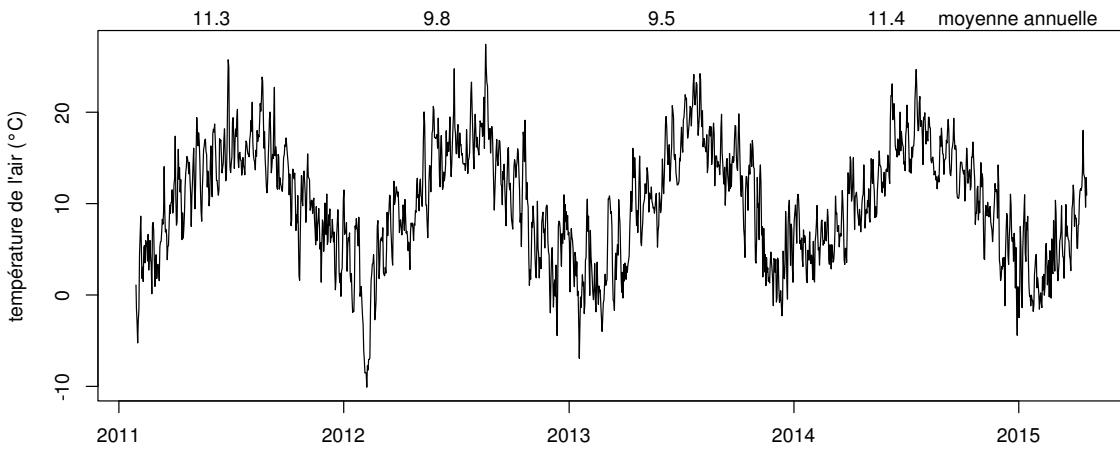


FIGURE 2.6 – Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

<sup>732</sup> de la température moyenne de l'air semblent moins marquées. L'année 2011 est très  
<sup>733</sup> proche de 2014 avec une température moyenne supérieure à 11 °C. De la même façon  
<sup>734</sup> les années 2012 et 2013 sont très proches avec des températures moyennes inférieures  
<sup>735</sup> à 10 °C.

## <sup>736</sup> 2.2 Autres sites du service national d'obser- <sup>737</sup> vation

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

## 2.3. Mesures de flux de gaz

---

746        Au sein du SNOT et à travers les différentes expérimentations et observations réa-  
747 lisées sur les sites, de nombreuses mesures ont été effectuées : des mesures de CO<sub>2</sub> et  
748 de CH<sub>4</sub> ainsi que d'un certain nombre de facteurs contrôlant. La méthodologie utilisée  
749 pour les mesurer étant transverse aux différentes expérimentations elle sera détaillée  
750 dans ce chapitre.

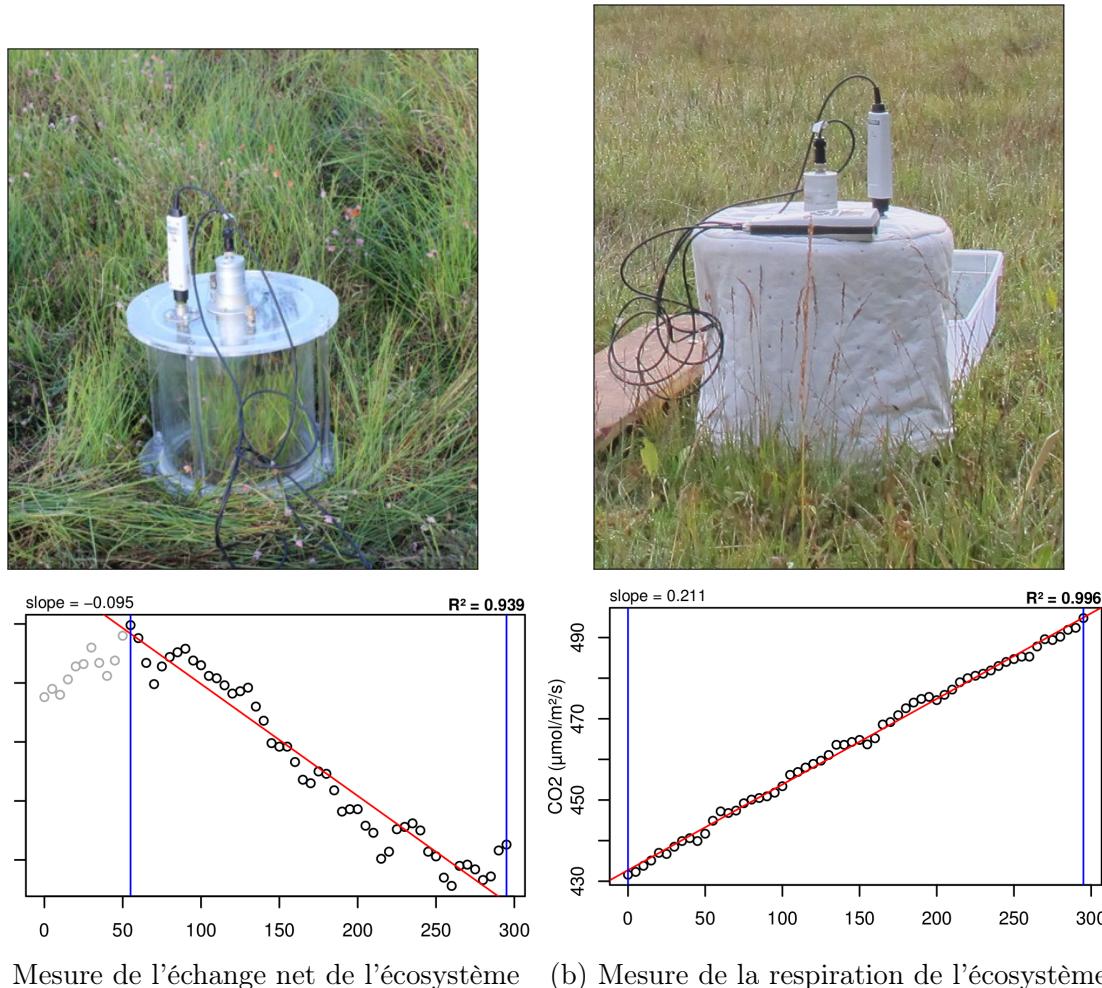
## 751      2.3    Mesures de flux de gaz

### 752      2.3.1    Les mesures de CO<sub>2</sub>

753        Toutes les mesures de CO<sub>2</sub> présentées par la suite ont été faite avec les mêmes ma-  
754 tériels et le même protocole. Les chambres utilisées sont en plexiglass et ont été conçue  
755 (LPC2E) et fabriquées (ISTO) au CNRS. Ce sont des chambres transparentes, cylin-  
756 drique, de 30 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Les mesures de CO<sub>2</sub> à proprement  
757 parler ont été faite à l'aide d'une sonde Vaisala CARBOCAP® GMP 343. La sonde est  
758 directement insérée dans la chambre ainsi qu'une sonde Vaisala HUMICAP® HMP 75  
759 mesurant d'humidité et la température dans la chambre.

760        Avant toute mesure, des embases sont installées sur le site. Ce sont des cylindres  
761 de PVC d'une hauteur de 15 cm pour 30 cm de diamètres, insérés dans le sol sur 8  
762 à 10 cm. La partie basale et enterrée de ces cylindres (sur 7 cm) a été préalablement  
763 percée d'une quarantaine de trous (1 cm de diamètre) afin de minimiser les impacts de  
764 l'embase sur le développement racinaire et permettre les écoulements d'eau.

765        Pour les raisons détaillée précédemment, la méthode mise en œuvre est celle de  
766 la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. la chambre  
767 est posée sur l'embase, elle contient l'analyseur de CO<sub>2</sub> qui mesure la variation de  
768 la concentration en gaz au cours du temps. Un ventilateur de faible puissance est  
769 également présent à l'intérieur de la chambre afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de  
770 stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant  
771 y être liés. Ensuite l'enregistrement est lancé, avec l'acquisition toutes les 5 s pendant


 FIGURE 2.7 – Mesures de CO<sub>2</sub>

772 5 min de la concentration en CO<sub>2</sub>, de la température et de l'humidité. La mesure se  
 773 déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser le dés-  
 774 équilibre avec le milieu extérieur. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement  
 775 raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci  
 776 notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient  
 777 supposer une différence rapidement importante vis-à-vis des conditions extérieures.  
 778 Généralement, deux acquisitions de CO<sub>2</sub> sont faites à la suite sur une même embase.  
 779 La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE  
 780 (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occul-  
 781 tant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et  
 782 donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

783 De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitable. D'abord le placement

## 2.3. Mesures de flux de gaz

---

784 de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-  
785 bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphaignes  
786 gelées, recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire  
787 impossible. Enfin selon l'heure de la journée des gradients de concentrations peuvent  
788 être présent et augmenter localement les concentrations de CO<sub>2</sub> de façon importante  
789 allant jusqu'à saturer la sonde.

790 Au vu du volume de données acquises et souhaitant garder l'intérêt de mesures  
791 manuelles, à savoir le contrôle humain des flux et des conditions de mesure, il a été  
792 nécessaire de développer un outil de traitement facilitant le contrôle et le calcul des flux.  
793 Ceci afin d'éviter de recourir à des seuils arbitraires (typiquement une valeur de R<sup>2</sup>)  
794 pour le contrôle qualité des données, mais également de permettre une reproductibilité  
795 et un traçage des modifications effectuées sur les données brutes. (donner des exemples)  
796 Ce travail est présenté dans l'annexe D.

### 797 2.3.2 Les mesures de CH<sub>4</sub>

798 Les mesures de CH<sub>4</sub> ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires  
799 à celles utilisées pour les mesures de CO<sub>2</sub> à l'exception de l'interface avec l'analyseur.  
800 La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures,  
801 elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO<sub>2</sub> puisqu'elle nécessite la mise en  
802 oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. Les mesures  
803 de concentration en CH<sub>4</sub> ont été réalisée à l'aide du SPIRIT (Figure 2.8).

804 C'est un SPectrometre Infra Rouge In-situ Troposphérique développé par le LPC2E.  
805 La spectrométrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement  
806 infrarouge par des molécules conduisant Cet instrument profite de l'expertise acquise  
807 par le laboratoire dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le  
808 développement de son ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption  
809 de Lasers Embarqués). Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé  
810 en différentes versions, fonction des usages. Il existe actuellement une version sol et  
811 une version avion de l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées



FIGURE 2.8 – SPIRIT

à deux éléments. Premièrement l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le  
 LPC2E (Robert, 2007), permettant d'adapter facilement la longueur du parcours optique en fonction de la concentration des gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de lasers à cascades quantique (QCL), dont la puissance permet d'augmenter le nombre de réflexion et la sensibilité des mesures d'absorption. Les QCL installés émettent séquentiellement dans le moyen infra-rouge (2,5 à 25 µm) (Choix dicté par l'absorbance à ces longueurs d'onde d'un grand nombre d'espèce d'intérêt et l'intensité importante des raies d'absorption.) et dans une fenêtre spécifique aux espèces que l'on souhaite mesurer. Après son émission, le laser est divisé en deux. La première partie traverse une cellule de référence, contenant un gaz de concentration connue. La seconde partie traverse une cellule de mesure, contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du laser débouchent finalement sur les détecteurs. Le fonctionnement détaillé du SPIRIT-sol est décrit dans Guimbaud *et al.* (2011).

825 **2.3.3 Le calcul des flux**

826 Que ce soit pour le CO<sub>2</sub> ou le CH<sub>4</sub>, le flux de gaz est calculé à l'aide de l'équation  
827 suivante :

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

828 Avec :

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

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

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

832 R : la constante des gaz parfaits en  $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2} \text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$

833 T : la température dans la chambre en K

834 V : le volume de la chambre en m<sup>3</sup>

835 S : la surface occupée par l'embase en m<sup>2</sup>

836 **2.4 Facteurs contrôlants**

837 Afin de déterminer l'impact de facteurs contrôlants sur ces flux, mesurer les flux  
838 ne suffit pas il faut également mesurer les variables environnementales dont on pense  
839 qu'elles seront des facteurs contrôlants importants. La description des techniques et  
840 matériels communs aux différentes expérimentations utilisées est développée ci-dessous.  
841 Cependant leur mise en œuvre ou caractéristiques spécifiques, comme la fréquence des  
842 mesures, sera décrite individuellement au niveau des parties détaillant chacune des  
843 expérimentations.

844 **2.4.1 acquisitions automatisées**

845 Les paramètres météorologiques ont été mesurés, en un point, au centre de la tour-  
846 bière (Figure 2.2)(carte ?) à l'aide d'une station d'acquisition Campbell installée sur le

site en 2008. Les variables ont été acquises à une fréquence horaire jusqu'au 20 février 2014 puis toutes les demi-heures par la suite. Les paramètres enregistrés sont la pression atmosphérique, l'humidité relative de l'air, la pluviométrie, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction du vent. (**détail du matos ?**). Cette même station a également permis l'acquisition de la température de l'air et de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm. Installées à la même époque, quatre sondes **OTT ?** de mesure du niveau de la nappe d'eau permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.



### **854 3 Bilan de C de la tourbière de La Guette**

855		
856	<b>3.1 Introduction</b>	54
857		
858	<b>3.2 Procédure expérimentale et analytique</b>	55
859	3.2.1 Méthodes de mesures	55
860	3.2.2 Modélisation du bilan de C	57
861	<b>3.3 Résultats</b>	62
862	3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière	
863	de La Guette	62
864	3.3.2 Sélection des modèles	67
865	3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle	
866	de l'écosystème	75
867	3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	82
868	<b>3.4 Discussion</b>	84
869	3.4.1 Estimations des flux	84
870	3.4.2 Estimations des bilans	87
871	3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan	87
872	3.4.4 Représentativité locale du modèle	88
873	3.4.5 Variation du bilan avec la végétation	88
874	3.4.6 perspectives	89
875		
876		

<sub>877</sub> 3.1 Introduction

<sub>878</sub> La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un bilan de carbone a été es-  
<sub>879</sub> timé, se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord comme par exemple en  
<sub>880</sub> Suède ([Waddington et Roulet, 2000; Peichl \*et al.\*, 2014](#)), en Finlande ([Alm \*et al.\*, 1997](#)),  
<sub>881</sub> au Canada ([Trudeau \*et al.\*, 2014](#)). Les tourbières situées plus au sud ont fait l'objet de  
<sub>882</sub> rare estimation de bilan (e.g. tourbière du Jura français par [Bortoluzzi \*et al.\* \(2006\)](#)).  
<sub>883</sub> L'étude de ces écosystèmes présent à la limite sud de leur extension est importante car  
<sub>884</sub> ils expérimentent des conditions plus extrêmes que les autres qui sans être identiques,  
<sub>885</sub> peuvent se rapprocher de celles que subiront d'autres écosystèmes tourbeux suite au  
<sub>886</sub> réchauffement climatique. Par ailleurs, concernant la tourbière de La Guette, ce site  
<sub>887</sub> est représentatif d'une grande partie des tourbières dans les perturbations qu'elle su-  
<sub>888</sub> bie : son drainage et son envahissement par une végétation vasculaire (cf Chapitre 2)  
<sub>889</sub> Le premier objectif de ce chapitre est donc d'établir le bilan de C de la tourbière de  
<sub>890</sub> La Guette. Le second objectif est de caractériser la variabilité spatiale de ces flux de  
<sub>891</sub> GES à travers ce bilan de C. En effet les tourbières sont des écosystèmes avec des  
<sub>892</sub> conditions environnementales qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple le niveau  
<sub>893</sub> de la nappe, à cause de variation micro-topographique peut être plus ou moins élevé,  
<sub>894</sub> faire des flaques d'eau libre ou au contraire être quelques dizaines de centimètres sous  
<sub>895</sub> la surface du sol. Conséquence de ces variations, ces micro-environnements abritent  
<sub>896</sub> des communautés végétales et microbiennes différentes. Finalement ces conditions en-  
<sub>897</sub>vironnementales contrôlant les flux, ceux-ci varient également. Estimer ces variations  
<sub>898</sub> est donc nécessaire afin de préciser dans quelle mesure elles influent sur le bilan de C.

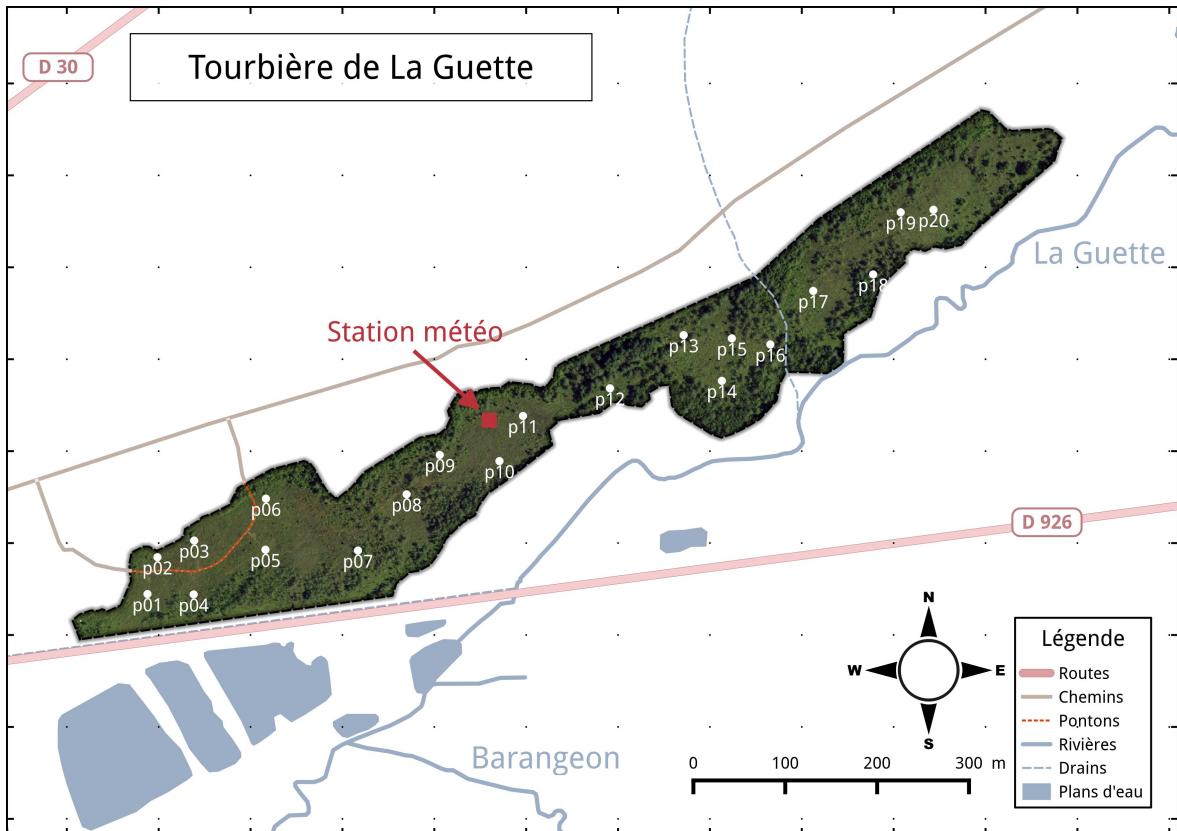


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

## 899 3.2 Procédure expérimentale et analytique

### 900 3.2.1 Méthodes de mesures

#### 901 Mesures de flux de gaz

902 Les mesures des flux de CO<sub>2</sub> et de CH<sub>4</sub> ont été effectuées en utilisant la méthode  
 903 décrite dans la partie 2.3. En juin 2011, 20 placettes ont été installées <sup>1</sup> selon un échan-  
 904 tillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de  
 905 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette.  
 906 La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de  
 907 la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en

1. je remercie ici Sébastien Gogo pour avoir installé ces placettes sur le terrain avant même mon arrivée.

### 3.2. Procédure expérimentale et analytique

908 étant assuré d'avoir une représentativité homogène du site. Les placettes, délimitées  
909 par des piquets, occupaient une surface de  $4\text{ m}^2$  ( $2 \times 2\text{ m}$ ), à l'intérieur de laquelle ont  
910 été installé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure  
911 des flux de gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.1). Usuelle-  
912 ment les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.1), avec des  
913 embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau  
914 libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent  
915 traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé  
916 (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Ceci a l'avantage de permettre une  
917 distinction fine des capacités sources/puits mais a l'inconvénient du placement proche  
918 des embases les unes des autres limitant la représentativité spatiale des mesures. Elles  
919 peuvent également être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais *versus* bas-  
920 marais, ou réhabilité *versus* non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale,  
921 la taille du site le permettant, il a été décidé de positionner des placettes sur l'ensemble  
922 du site. De plus, du fait de l'omniprésence de végétation vasculaire, et de la taille des  
923 chambres par rapport à la micro-topographie une telle approche était difficile à mettre  
924 en oeuvre.

925 Les flux de  $\text{CO}_2$  et de  $\text{CH}_4$  sont mesurés. Des tests effectués sur la tourbière ayant  
926 montré des émissions nulles de  $\text{N}_2\text{O}$ , ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de  $\text{CO}_2$   
927 ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle  
928 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures). Les mesures de  $\text{CH}_4$  ont été effectuées avec  
929 une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases). Ceci  
930 a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT (lourd,  
931 difficilement transportable dans un milieu tourbeux).

932 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le  
933 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-  
934 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),  
935 le niveau de la nappe d'eau. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour  
936 mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de

937 flux). Les échantillons ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration  
938 en carbone organique dissout. Ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régu-  
939 lièrement, des planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles pour limiter  
940 les perturbations. La dispersion des placettes sur l'ensemble du site a rendu impossible  
941 une installation plus permanente.

942 Les mesures automatiquement acquise via une station météo Campbell sont la tem-  
943 pérature de l'air, température de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm de profondeur,  
944 vitesse et direction du vent, humidité relative de l'air, rayonnement solaire, pression  
945 atmosphérique.

### 946 3.2.2 Modélisation du bilan de C

#### 947 Estimation du bilan et variabilité temporelle

948 Pour estimer le bilan de carbone du site il est nécessaire d'établir des modèles  
949 reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute  
950 fréquence (e.g. relation entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air).  
951 Ces relations empiriques permettront d'interpoler les données acquises mensuellement  
952 sur l'ensemble des deux années de mesure et de reconstituer ainsi une chronique de flux  
953 dont l'intégration dans le temps permettra d'estimer une quantité sur l'année. Pour  
954 établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées par campagne  
955 de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité  
956 spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les relations entre  
957 flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux.

958 La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain. Cependant afin d'établir  
959 le bilan de C tout en gardant une discrimination entre flux d'entrée et de sortie la RE et  
960 la PPB (obtenue grâce à l'équation  $PPB = ENE - RE$ ) ont été modélisé séparément.  
961 Les flux en phase gazeuse ont été modélisés en partant d'équations usuellement utilisées  
962 et dans lesquelles la température est le facteur contrôlant majeur. Puis les résidus<sup>2</sup> de  
963 ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant.

---

2. Valeurs moyennes - Valeurs moyennes estimées

### 3.2. Procédure expérimentale et analytique

964 Dans le cas où une tendance est visible, le facteur est intégré.

965 Les modèles ont été comparés avec différents indicateurs : Le coefficient de dé-  
966 termination ( $R^2$ ), l'erreur standard normalisée (*Normalised Root Mean Square Error*,  
967 NRMSE) et le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC). Le  
968  $R^2$  est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée  
969 par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la  
970 moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées  
971 et les données modélisées. L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un  
972 paramètre sur la représentation des données par le modèle.

973 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles  
974 de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à  
975 la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus forte. Concernant la respiration  
976 de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La tem-  
977 pérature la plus utilisée est la température du sol à -5 cm ([Ballantyne et al., 2014](#)).  
978 La température de l'air et la température du sol à -10 cm sont aussi régulièrement  
979 utilisées ([Bortoluzzi et al., 2006](#); [Kim et Verma, 1992](#)). Cette profondeur, -5 cm, est  
980 régulièrement utilisée car c'est dans la tourbe, proche de la surface que la respiration  
981 du sol est la plus importante. **production CO2 ? profils ?** C'est également à des  
982 profondeurs relativement faibles que se situent la majorité des racines (**Réf needed**).  
983 La respiration liée aux racines (autotrophe et hétérotrophe stimulée par les exsudats  
984 racinaires) peut contribuer à la respiration du sol (**de l'écosystème ?**) pour 35 à 60 %  
985 ([Silvola et al., 1996](#); [Crow et Wieder, 2005](#)). La RE est estimée directement à partir  
986 des données acquises moyennées en partant de la température connue pour contrô-  
987 ler une grande partie de ce flux. Les modèles les plus fréquemment utilisés (linéaire,  
988 exponentiel, arrhénius) ont été testés.

989 Pas de consensus émerge de la littérature quant aux facteurs contrôlant les émissions  
990 de CH<sub>4</sub>. La température, ([Alm et al., 1999](#); [Bubier et al., 1995](#)), le niveau de la nappe  
991 ([Bubier et al., 1993](#)) et/ou la végétation ([Bortoluzzi et al., 2006](#)) peuvent être utilisés  
992 isolément ou conjointement.

993       Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles  
994       ont été évalués à l'aide de données indépendantes issues d'une autre expérimentation  
995       réalisée sur le même site en 2014. Les méthodes de mesures des flux sont strictement  
996       identiques à celles utilisées pour établir le bilan de carbone. En revanche le position-  
997       nement des placettes est beaucoup plus classique : proches les unes des autres, et avec  
998       différents traitements. Afin de pouvoir les comparer, seule les placettes de contrôles,  
999       (n'ayant donc subie aucune manipulation) de cette expérimentation seront utilisées soit  
1000      4 placettes dans une station en amont et 4 en aval de la tourbière de La Guette (plus  
1001      de détails dans l'annexe C). Le terme d'évaluation est préféré à celui de validation car  
1002      le nouveau jeu de données utilisé bien qu'indépendant de celui utilisé pour la calibra-  
1003      tion n'a pas été acquis de manière strictement identique, notamment au niveau de la  
1004      répartition des embases sur le site.

1005       Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés au pas de mesure de la station  
1006       météo présente sur le site, c'est-à-dire à l'heure. Pour des données dont l'acquisition  
1007       est manuelle uniquement, comme la végétation, une interpolation linéaire est faite  
1008       entre les points de mesures. Pour les données acquises à la fois automatiquement par  
1009       la station météorologique et manuellement, comme la température de l'air ou de la  
1010       tourbe, l'interpolation est faite à partir de la relation entre les mesures continues et  
1011       ponctuelles. Les flux sont ensuite recalculés (en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) à l'échelle horaire sur  
1012       les deux années de mesure puis sommés afin d'estimer les bilans de carbone. Ces bilans  
1013       sont par la suite exprimés en  $\text{gC m}^{-2}$  par période de temps (souvent l'année).

#### 1014      **Étude de la variabilité spatiale**

1015       Deux approches ont été testées afin de caractériser la variabilité spatiale des flux et  
1016       du bilan. La première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la  
1017       modélisation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi calculer des flux  
1018       par placette et éventuellement un bilan. L'inconvénient de cette méthode étant le faible  
1019       nombre de points permettant la calibration des modèles conduisant éventuellement à  
1020       une forte erreur sur l'estimation des paramètres voire à la non convergence des modèles.

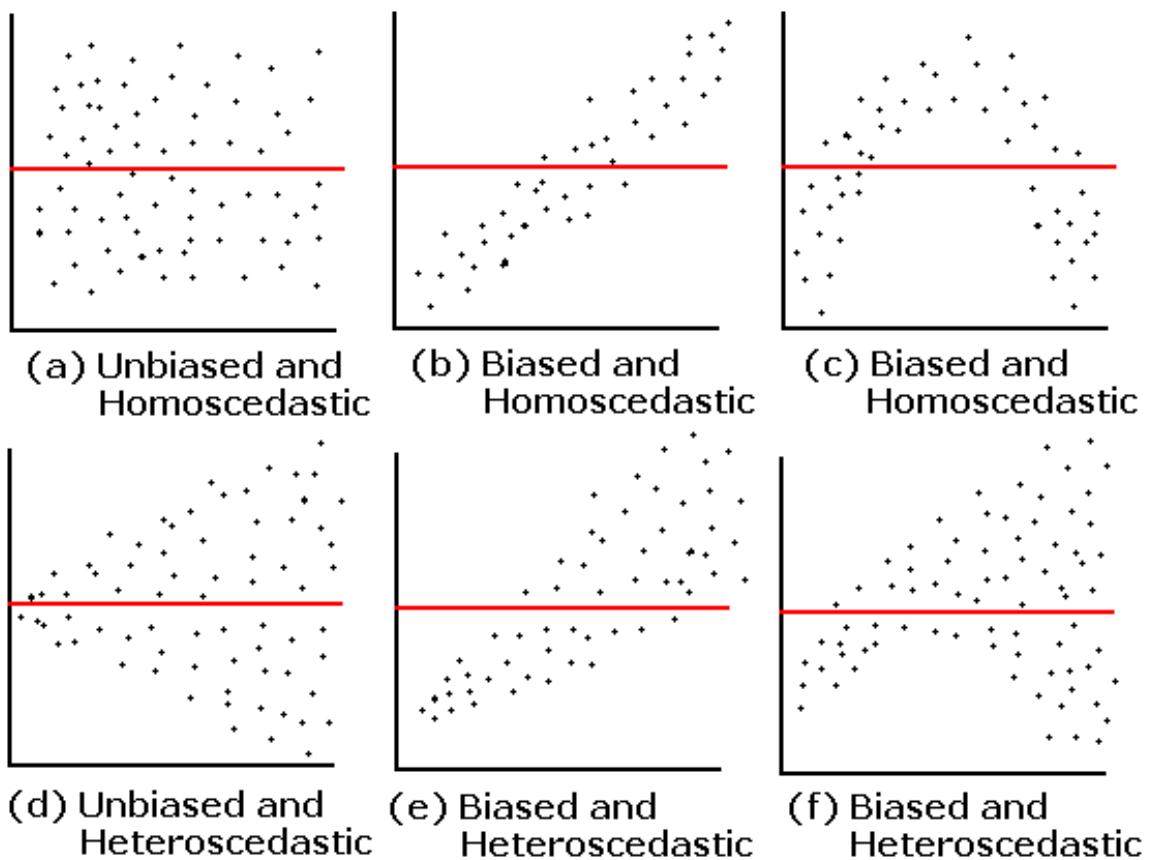


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)

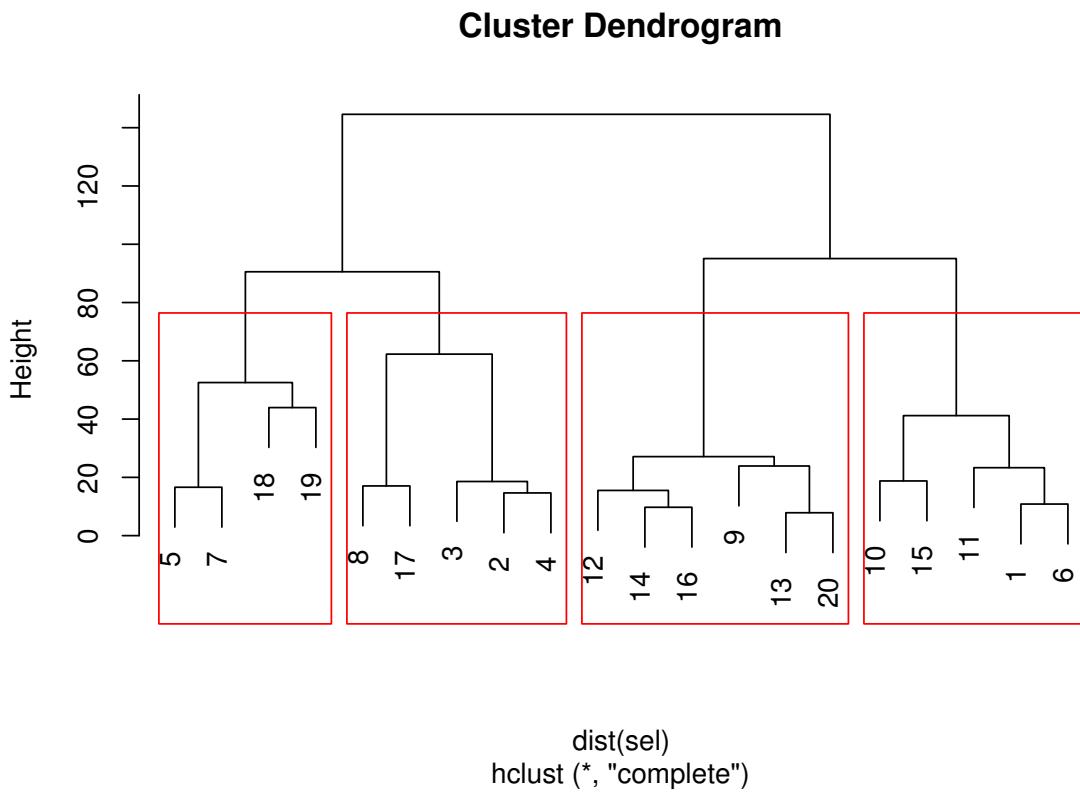


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

1021 La seconde approche permet de palier en partie à ce souci en faisant des groupes de  
 1022 placette. Ces ensembles de placette ont été fait en regroupant les placettes ayant la  
 1023 composition végétale la plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation  
 1024 joue un rôle important tout en étant délicate à prendre en compte. La température,  
 1025 plus facile à mesurer et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblait des choix  
 1026 moins pertinent. Le partitionnement a été fait via une classification hiérarchique et  
 1027 quatre groupes ont été déterminés (Figure 3.3).

### 3.3. Résultats

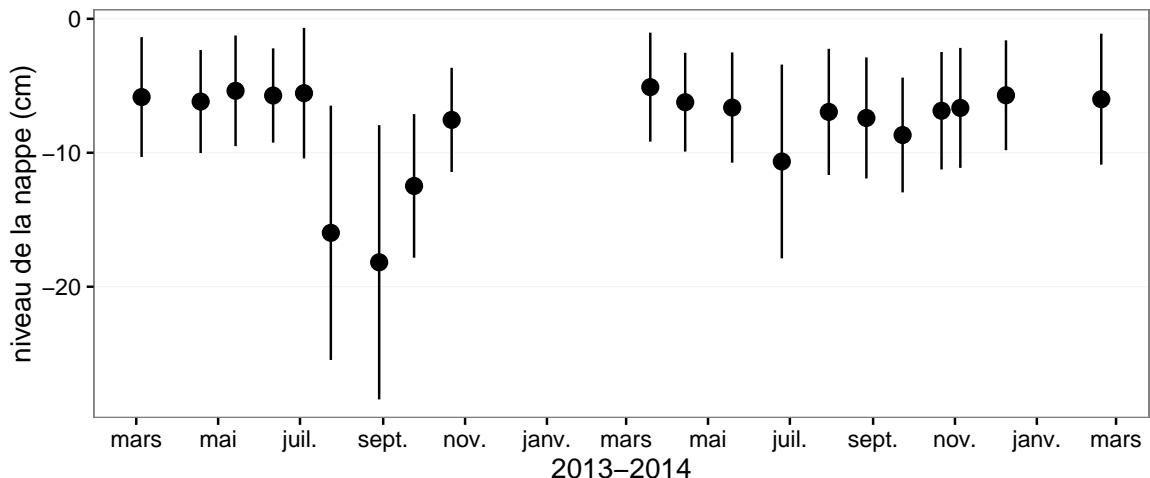


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

## 1028 3.3 Résultats

### 1029 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tour- 1030 bière de La Guette

#### 1031 Les Facteurs contrôlant

1032 L'évolution du niveau de la nappe des 20 placettes est marquée par un étiage d'une  
1033 vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et l'absence d'un étiage net en 2014  
1034 (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend pas sous la barre des  $-10\text{ cm}$   
1035 avec  $-9,2 \pm 7,6$  et  $-7,1 \pm 4,8\text{ cm}$  respectivement pour 2013 et 2014. Ces observations  
1036 sont cohérentes avec les mesures haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage  
1037 particulièrement haut de ces 2 années vis-à-vis des précédentes.

1038 La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière  
1039 cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la  
1040 température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une  
1041 diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.5)

1042 La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre  $35$  and  $55\text{ }\mu\text{S m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  (fi-  
1043 gure 3.6).

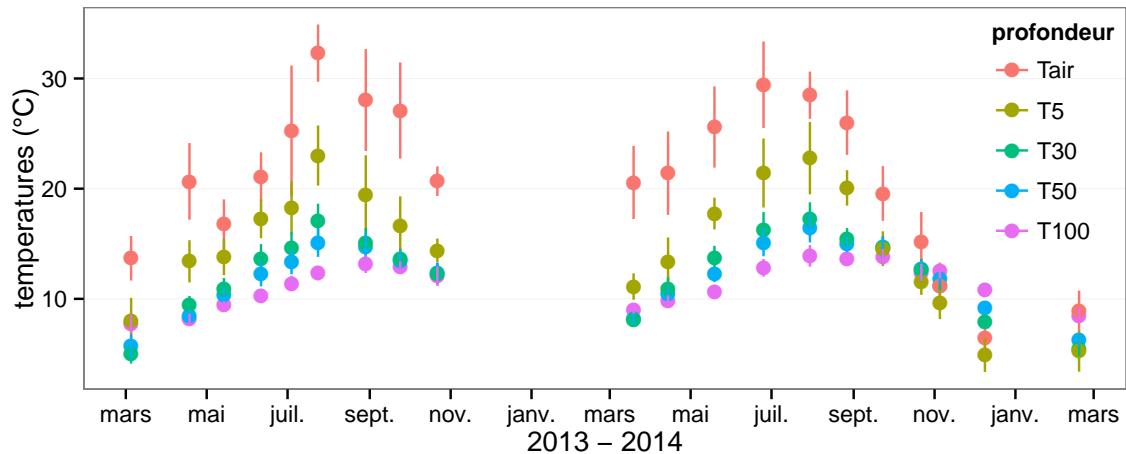


FIGURE 3.5 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

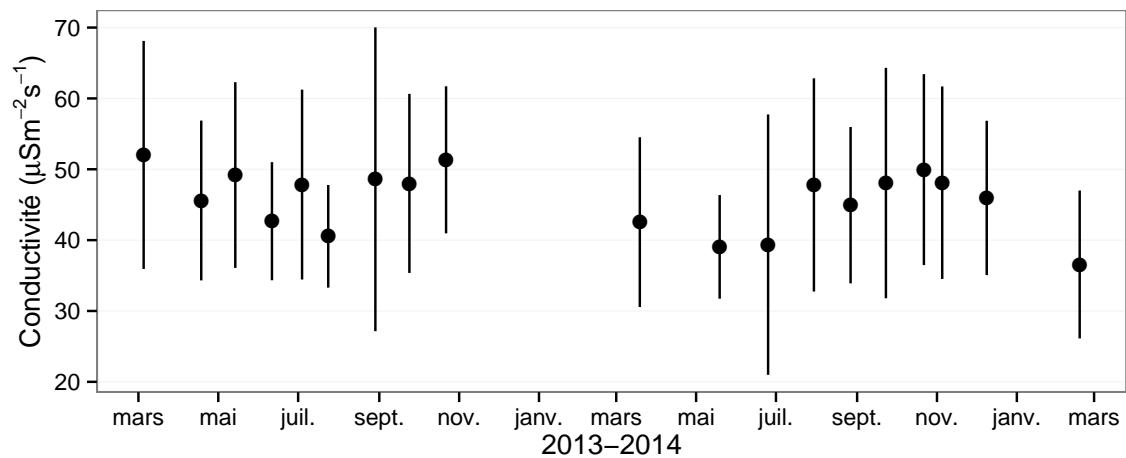


FIGURE 3.6 – Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

### 3.3. Résultats

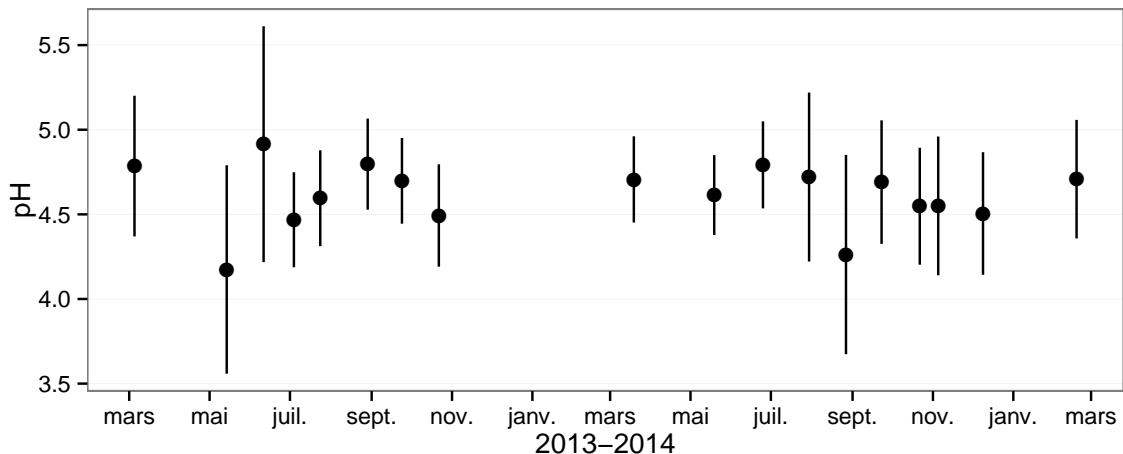


FIGURE 3.7 – Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

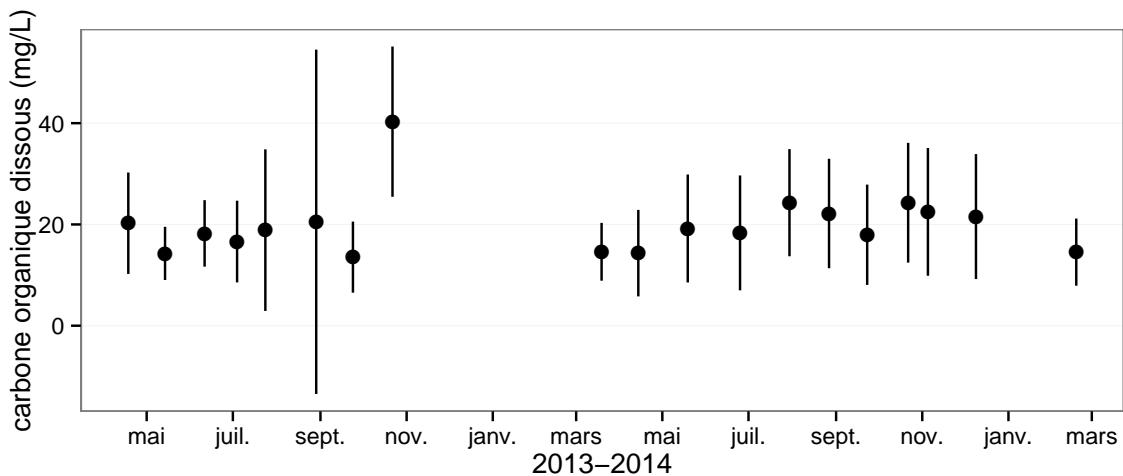


FIGURE 3.8 – Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1044 En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre 4 et 5  
1045 (figure 3.7). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site .  
1046 La concentration en carbone organique dissous présente dans l'eau de la tourbière  
1047 est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L<sup>-1</sup> (figure 3.8).

#### 1048 Les flux de carbone

1049 L'ensemble des mesures de CO<sub>2</sub> s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant  
1050 de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompues suite à des problèmes  
1051 techniques. Les deux saisons de végétation, ont pu être mesurées dans leur ensemble,

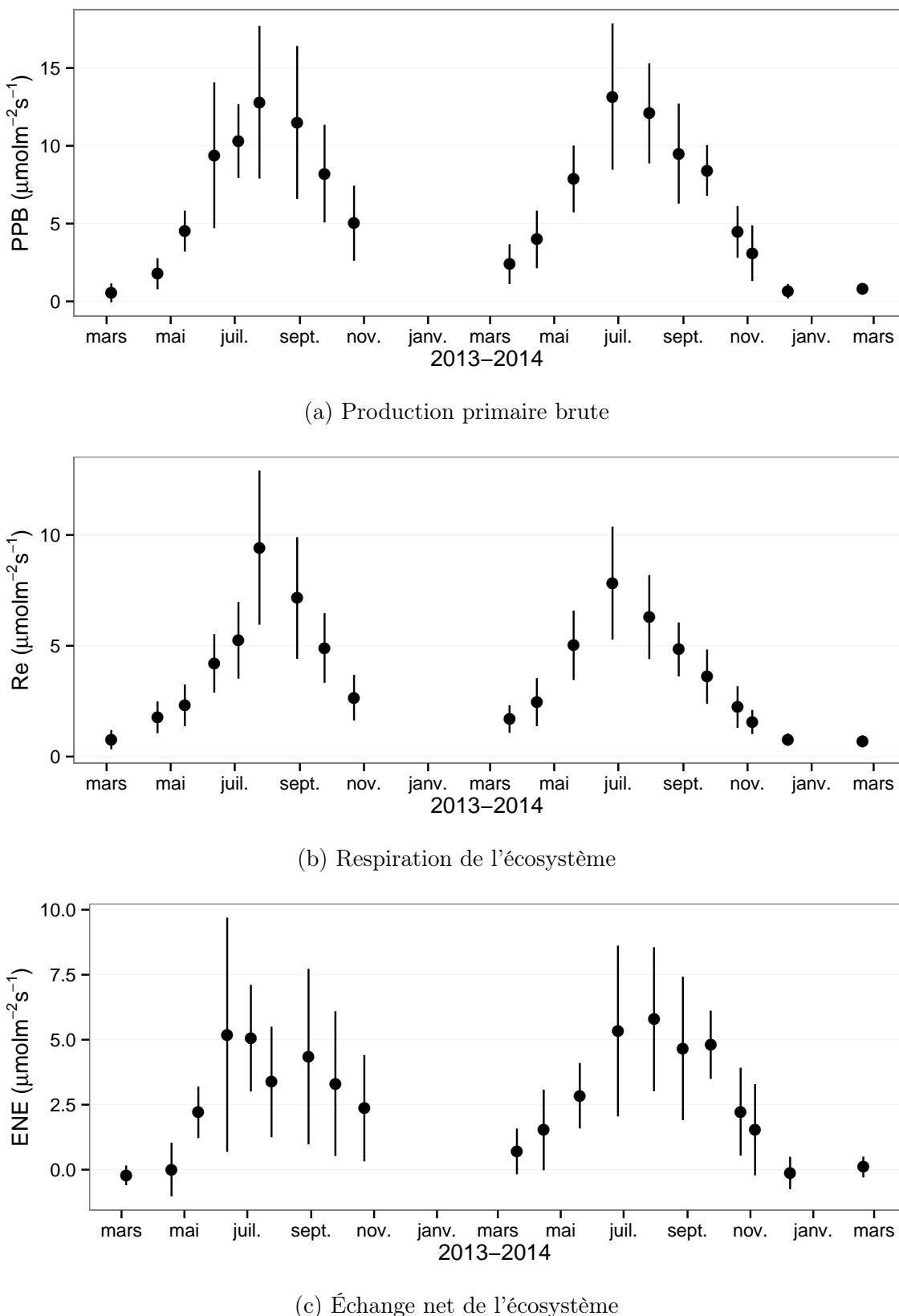


FIGURE 3.9 – Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

### 3.3. Résultats

---

1052 permettant d'avoir un jeu de données représentatif sur le fonctionnement de l'écosys-  
1053 tème. À noter également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente  
1054 avec les valeurs mesurées.

1055 En 2013, les valeurs de la PPB (flux de CO<sub>2</sub> entrant dans l'écosystème) augmentent  
1056 au printemps et une partie de l'été avec un maximum de  $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
1057 atteint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.9a). En 2014 la PPB  
1058 maximale est atteinte en juin ( $13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), soit environ un mois plus tôt  
1059 que l'année précédente. Puis pendant l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à  
1060 être proche de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de  $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
1061 en 2013 et de  $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en 2014 (Figure 3.9a).

1062 La RE (flux de CO<sub>2</sub> sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le prin-  
1063 temps et une partie de l'été (Figure 3.9b). Elle atteint un maximum de  $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
1064 en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus  
1065 tôt, en juin à  $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avant de décroître jusqu'en hiver pour approcher  
1066 des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de  $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  
1067 ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 :  $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figure 3.9b).

1068 Concernant l'ENE (bilan des flux de CO<sub>2</sub> entrant et sortant), elle augmente en 2013  
1069 jusque  $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , avec un maximum en juin, avant de diminuer jusqu'à  
1070 la fin de l'année. Cependant, cette baisse est moins uniforme que celle des deux flux  
1071 précédents, avec notamment une augmentation de l'ENE entre juillet et août 2013.  
1072 Ceci étant, il faut également noter les valeurs importantes de la déviation standard  
1073 particulièrement en juin et en août. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet  
1074 avec  $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avant qu'elle ne décroisse. Cette baisse est cependant plus  
1075 homogène qu'en 2013. les moyennes de l'ENE en 2013 et 2014 sont très proches sont  
1076 respectivement de  $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et  $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figure 3.9c).

1077 Les flux de CH<sub>4</sub> comme ceux du CO<sub>2</sub> montrent une variabilité saisonnière importante.  
1078 Cependant les flux de CH<sub>4</sub> mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux  
1079 mesurés pour le CO<sub>2</sub> (Figure 3.10). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de  
1080 CH<sub>4</sub> mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants

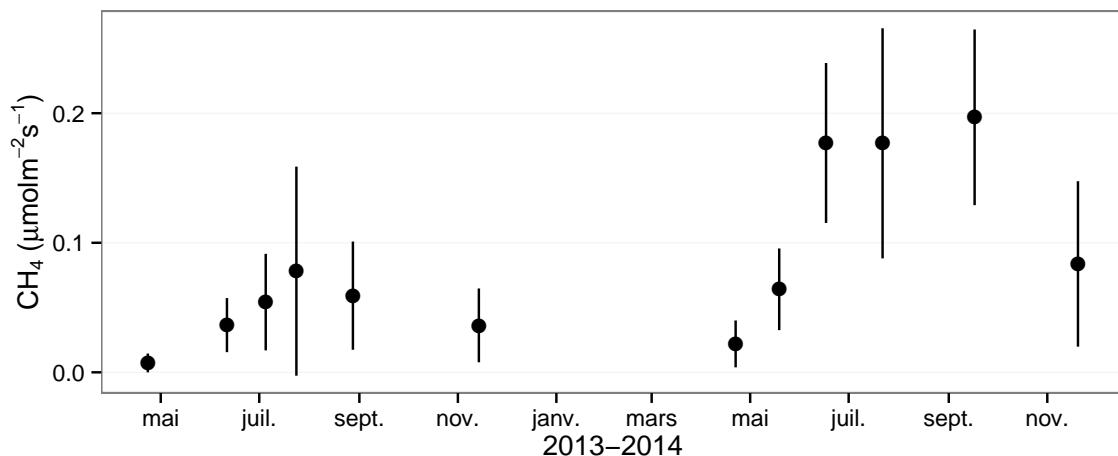


FIGURE 3.10 – Évolution des flux de méthane moyen (N?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1081 qu'en 2014 avec des maximum de  $0,078$  et  $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivement.

### 1082 Les relations flux gazeux et facteurs contrôlant

1083 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant les  
 1084 deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre les flux  
 1085 et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO<sub>2</sub> (PPB et RE) ou le CH<sub>4</sub> (Figure 3.11).  
 1086 La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température de l'air,  
 1087 et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins claires,  
 1088 particulièrement pour la RE (Figure 3.11). Le CH<sub>4</sub> quant à lui ne présente pas de  
 1089 relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis-à-  
 1090 vis de l'indice de végétation (Figure 3.11). (**CH<sub>4</sub> et Température dans la tourbe ?**)

### 1091 3.3.2 Sélection des modèles

#### 1092 La Production Primaire Brute

1093 L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le  
 1094 potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière  
 1095 saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et  
 1096 a été déterminé en utilisant l'équation de (June *et al.*, 2004) qui relie la vitesse de

### 3.3. Résultats

---

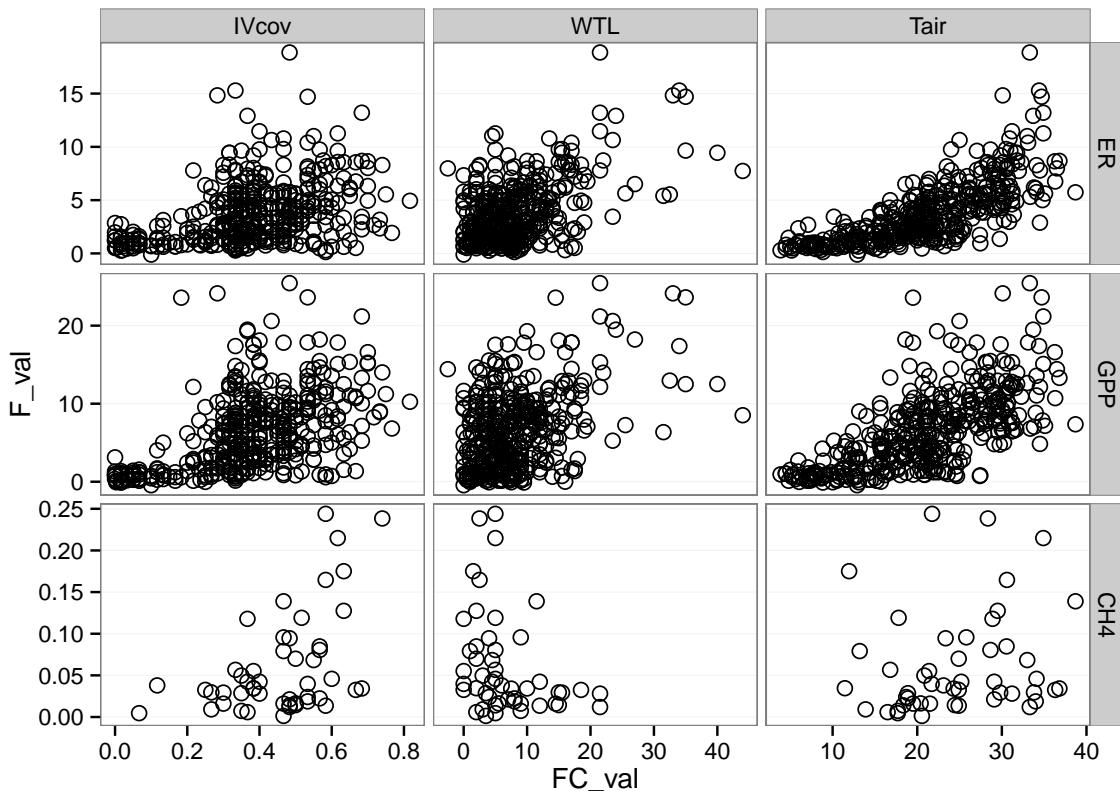


FIGURE 3.11 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

1097 transport des électrons photosynthétiques à lumière saturante à la température :

$$PPB_{sat} = a * \exp\left(\frac{Tair - b}{c}\right)^2 \quad (3.1)$$

1098 Avec a la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante, b  
1099 la température optimale pour ce transport et c la différence de température à laquelle  
1100 à laquelle PPB<sub>sat</sub> vaut e<sup>-1</sup> de sa valeur à la température optimale. À partir de ce  
1101 potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en compte la lumino-  
1102 sité. On utilise l'équation 3.2 proposée par ([Bubier \*et al.\*, 1998](#)) et régulièrement et  
1103 majoritairement utilisée ([Bortoluzzi \*et al.\*, 2006; Worrall \*et al.\*, 2009](#)) :

$$PPB = \frac{PPB_{sat} * a * PAR}{PPB_{sat} + a * PAR} \quad (3.2)$$

1104 L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable  
1105 explicative de la PPB<sub>sat</sub>, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une

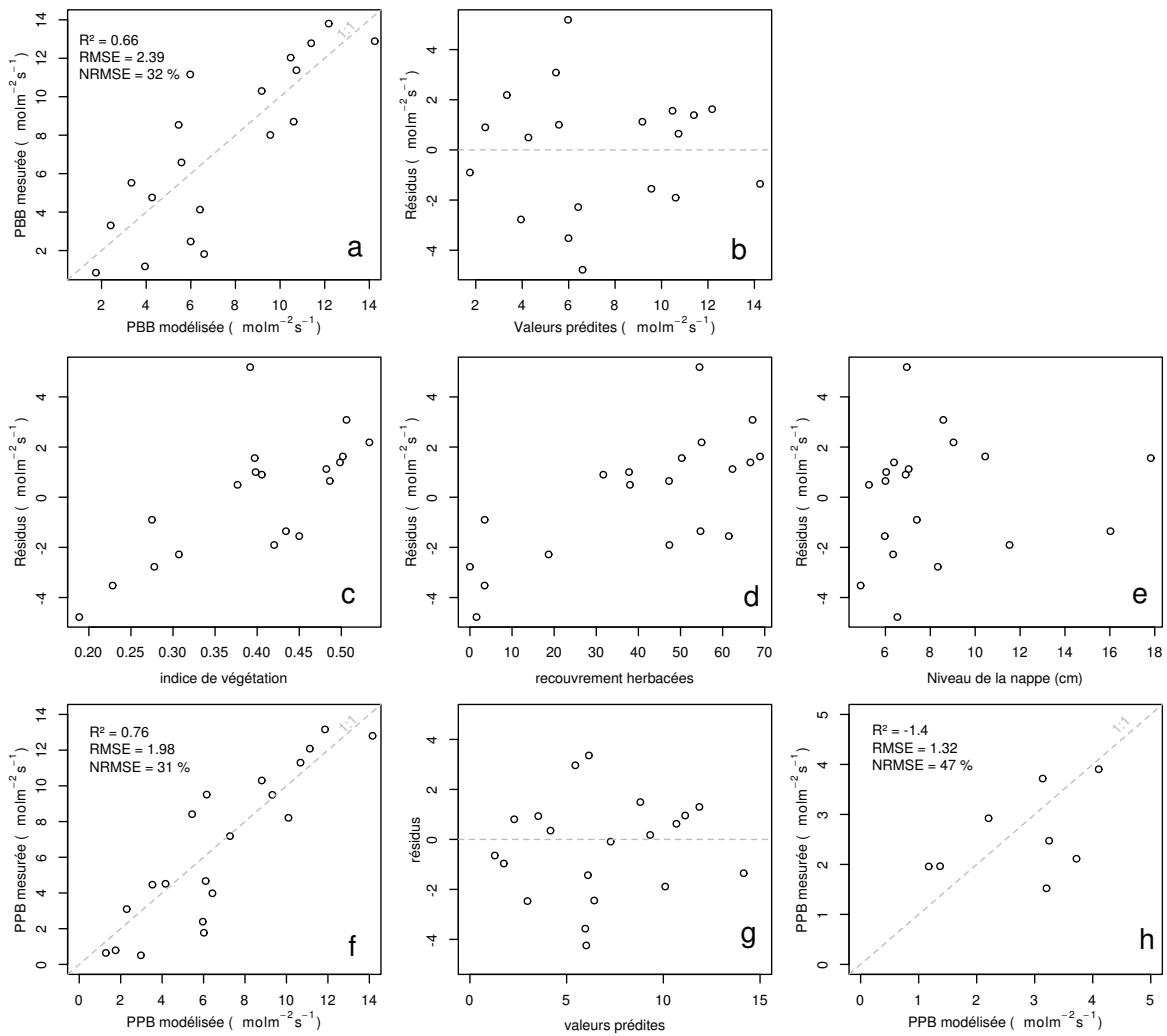


FIGURE 3.12 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1

### 3.3. Résultats

---

erreur standard de l'estimation de 32 % (Figure 3.12-a). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-b). Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.12-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.12-d). Par contre aucune tendance particulière n'est visible vis-à-vis du niveau de la nappe (Figure 3.12-e) Le recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir de l'équation 3.1 montre une erreur standard de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests montre une erreur standard de l'estimation plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.12-h). Par ailleurs une forte incertitude est présente concernant l'estimation des paramètres qui ont tous une erreur standard importante, parfois plus importante que la valeur du paramètre, et une faible significativité (Tableau 3.1). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) le modèle est adapté pour y intégré une fonction linéaire de la végétation :

$$PPBsat = (a * IV + d) * \exp\left(\frac{T - b}{c}\right)^2 \quad (3.3)$$

Cette nouvelle équation permet d'expliquer une part plus importante des variations de PPBsat ( $R^2 = 0,85$ ) et augmente la proximité entre les données mesurées et les données modélisées : l'erreur standard diminue à 21 %. (Figure 3.13-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. On observe notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de valeur supérieur à 4. Le biais reste malgré tout léger au regard de l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont mis en relation avec des facteurs contrôlant tel que les recouvrements végétaux (sphaignes, herbacées), ou le niveau de la nappe (Figure 3.13-c,d,e). Comme précédemment, l'erreur standard de la PPB, de 19 %, est du même ordre de grandeur que celle de PPBsat. Pour PPBsat

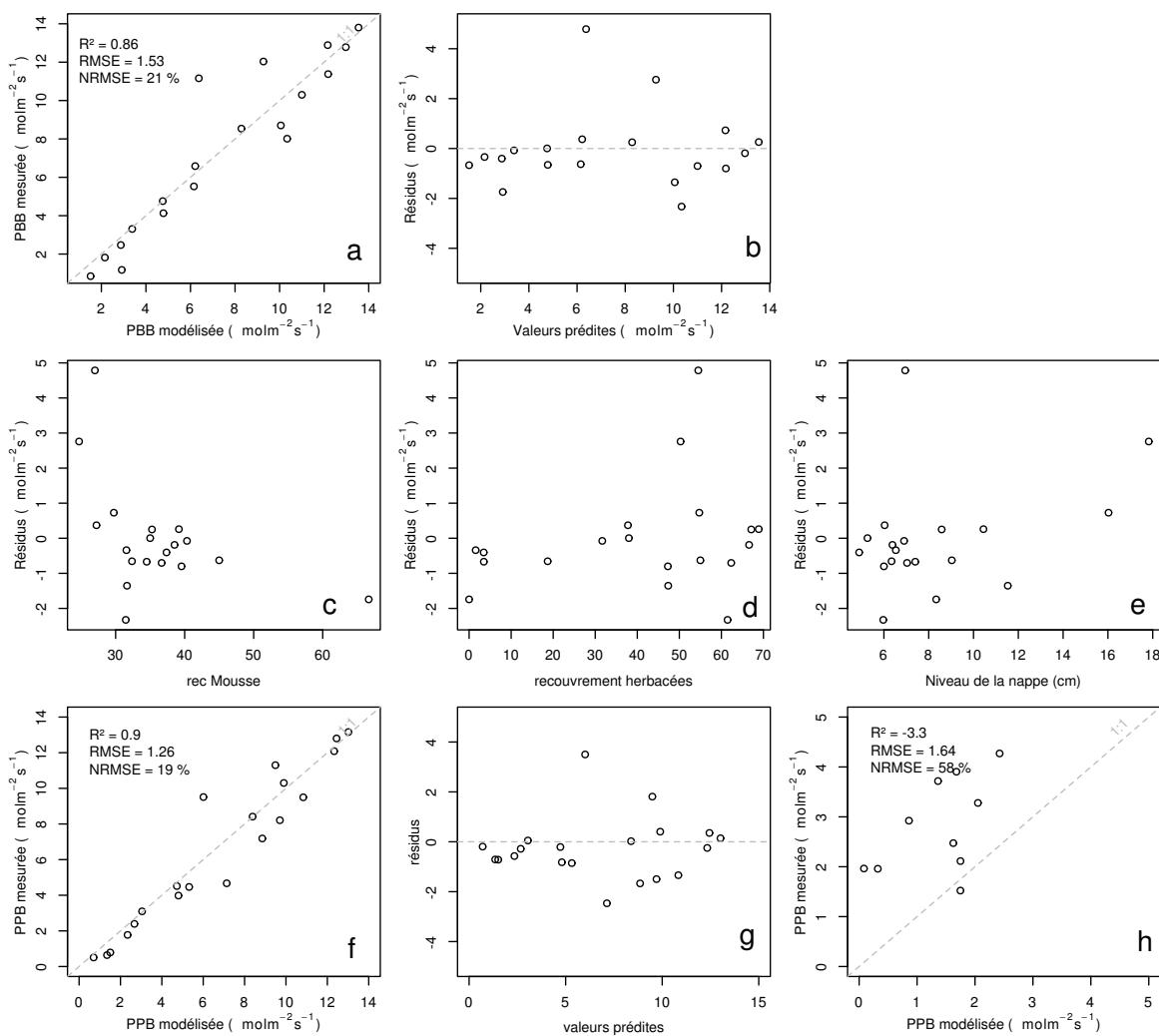


FIGURE 3.13 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3

### 3.3. Résultats

comme pour PPB l'erreur standard diminue avec l'ajout de l'indice de végétation lors de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une erreur importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation. 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 standard 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 3.1 et 3.2 sera nommé PPB-1 et celui utilisant les équations 3.3 et 3.2 sera nommée PPB-2.

#### **1142 La Respiration de l'Écosystème**

1143 L'estimation de la RE s'effectue avec l'équation :

$$RE = a * \exp(b * T) \quad (3.4)$$

La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 % des variations de la respiration de l'écosystème avec une erreur standard de 18 % (Figure 3.14-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon non-biaisée, pas de tendance dans le nuage de point (Figure 3.14-b). L'évaluation de ce modèle montre une erreur standard de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées. Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. Très souvent utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proche mais moins bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus (**Fig Annexe ?** nope : M&M). On adapte l'équation 3.4 pour intégrer le signal de végétation :

$$RE = (a * IV + c) * \exp(b * T) \quad (3.5)$$

$$RE = (a * H + c) * \exp(b * T) \quad (3.6)$$

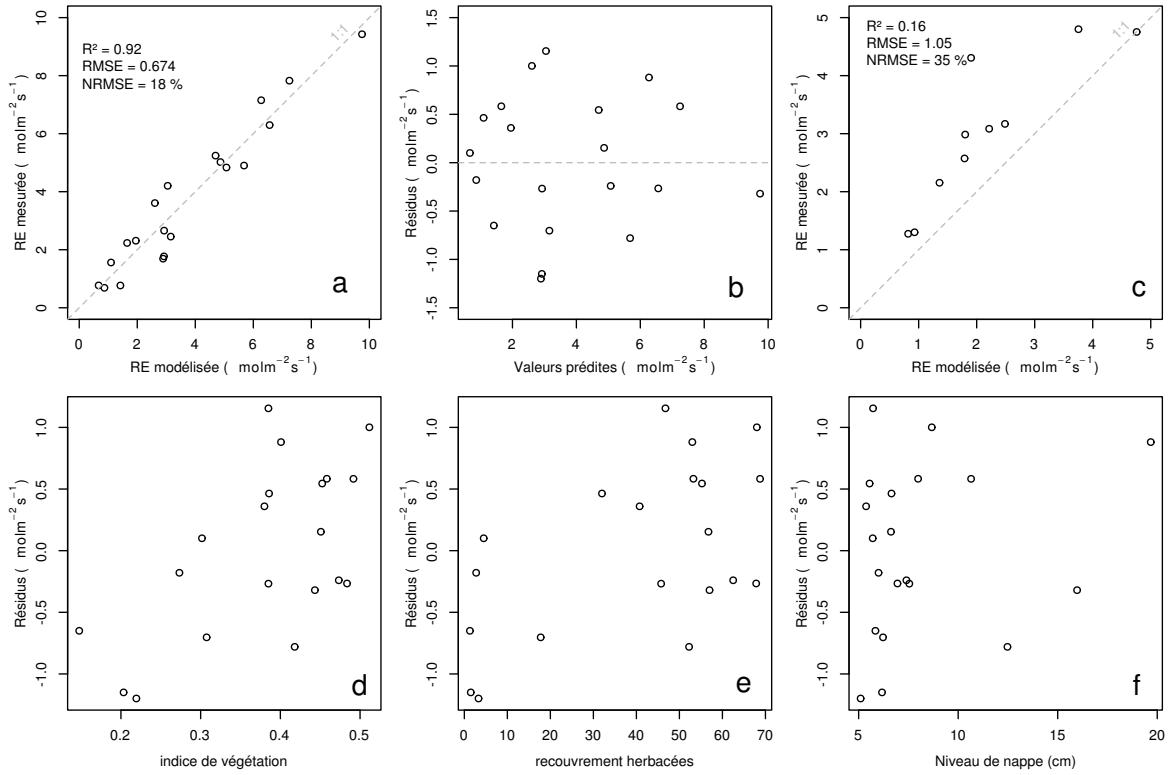


FIGURE 3.14 – RE modèles avec Tair

1154 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.14-a,b et  
 1155 3.14-d,e respectivement. Dans les deux cas, l'erreur diminue pour avoisiner 13 %, avec  
 1156 des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations  
 1157 montre cependant des différences : D'un côté l'équation 3.5 ne permet pas de diminuer  
 1158 l'erreur standard qui vaut 34 %, et est donc très proche des 35 % calculé pour l'évalua-  
 1159 tion du modèle n'intégrant pas la végétation. De l'autre l'évaluation de l'équation 3.6  
 1160 montre une erreur standard plus faible s'établissant à 23 %. Les paramètres des diffé-  
 1161 rentes équations sont présentés dans le tableau 3.1, les modèles RE-1, RE-2, et RE-3  
 1162 correspondent respectivement aux équations 3.4, 3.5 et 3.6. À l'inverse de la PPB les  
 1163 paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2,  
 1164 une significativité importante et une erreur standard faible.

### 1165 Le flux de CH<sub>4</sub>

1166 Les relations entre les facteurs contrôlant mesurés et le CH<sub>4</sub> sont moins claires que  
 1167 celles concernant le CO<sub>2</sub>. La corrélation la plus importante est liée à la végétation ( $R^2$

### 3.3. Résultats

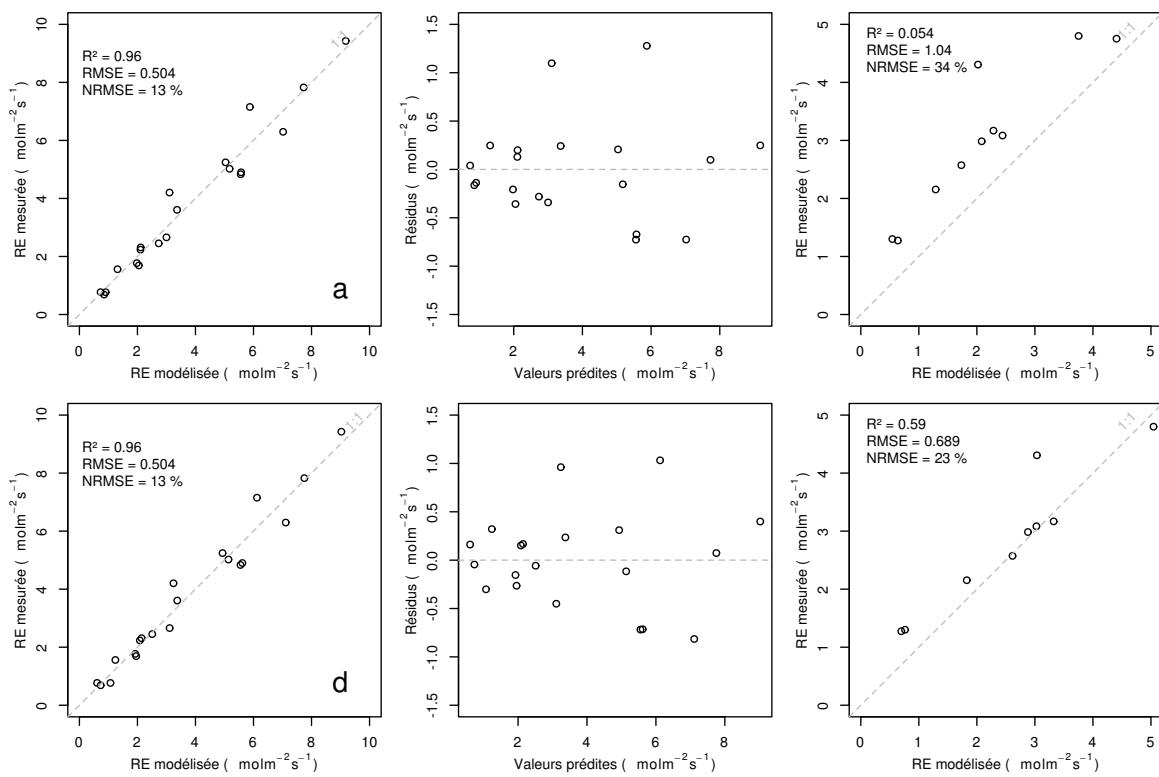


FIGURE 3.15 – RE modèles avec Tair

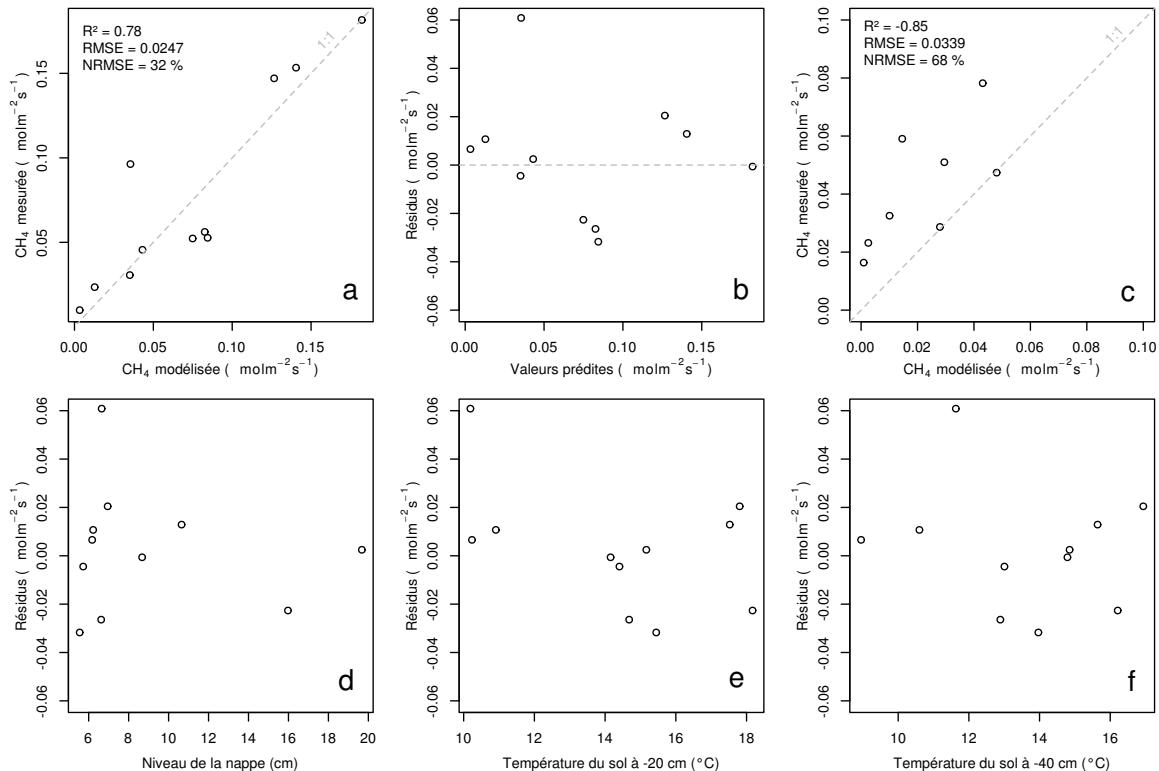


FIGURE 3.16 – CH<sub>4</sub> modèle H

1168 = **XX**,Figure 3.11). le CH<sub>4</sub> est également corrélé avec les températures, faiblement avec  
 1169 les températures de surface, mais de manière plus importante avec les températures du  
 1170 sol à plus forte profondeur ( $R^2 = \text{XX}$ ,Figure 3.11). Enfin il est anti-corrélé ( $R=-0.51$ )  
 1171 avec le niveau de la nappe. Les relations CH<sub>4</sub> et végétation ont donc pu être modélisées  
 1172 avec

$$F_{CH_4} = a * \exp(b * IV) \quad (3.7)$$

1173 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-  
 1174 gure 3.16), il explique 78 % de la variabilité du CH<sub>4</sub> avec une erreur standard de 32 %.  
 1175 Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équation et les facteurs  
 1176 contrôlant mesurés. L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer  
 1177 les flux de CH<sub>4</sub> et une erreur standard qui double par rapport à la phase de calibration  
 1178 en atteignant 68 %. Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.7 est  
 1179 visible dans le tableau 3.1 sous le nom FCH4.

## 1180 Le COD

### 1181 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle 1182 de l'écosystème

1183 L'interpolation des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de  
 1184 celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie  
 1185 supérieure de la barre rouge sur la figure 3.17) ne semblent pas atteinte par le modèle  
 1186 PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.17). Dans les deux  
 1187 cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014.

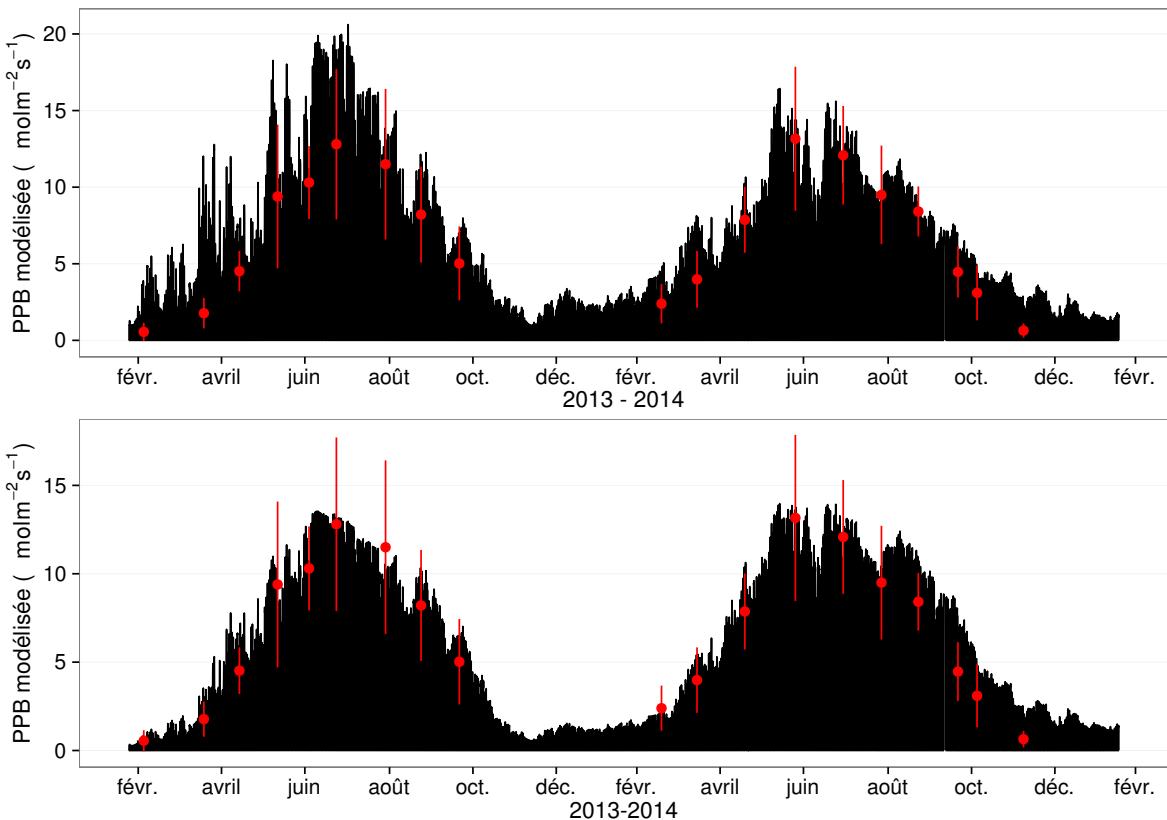
1188 Pour la RE, l'interpolation suit également les variations saisonnières mesurées men-  
 1189 suellement (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proche des gammes  
 1190 interpolées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'in-  
 1191 terpolation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).  
 1192 L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue la RE maximum

### 3.3. Résultats

---

Tableau 3.1 – 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 %
PPB-1 – équations 3.1 et 3.2						
	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 3.3 et 3.2						
	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 3.4						
	a	0.34	0.08	0	-10	+10
	b	0.10	0.01	0	-22.6	+29.9
RE-2 – équation 3.5						
	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 3.6						
	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 3.7						
	a	0	0	0.48	-10	+10
	b	13.01	2.82	0	-43.9	+79.2

FIGURE 3.17 – Flux de CO<sub>2</sub> interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2

<sup>1193</sup> modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

<sup>1194</sup> Les flux de CH<sub>4</sub> interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

<sup>1195</sup> L'estimation du CH<sub>4</sub> semble rendre compte dans les grandes lignes de la différence de

<sup>1196</sup> flux mesurée entre 2013 et 2014.

<sup>1197</sup> Les flux interpolés à l'heure puis sommés par années sont présentés dans le ta-

<sup>1198</sup> bleau 3.2 pour les différents modèles. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le

<sup>1199</sup> flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> pour PPB-2 et

<sup>1200</sup> PPB-1 respectivement. Dans le détail on observe une différence entre les deux modèles :

<sup>1201</sup> Celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus

<sup>1202</sup> important en 2013 qu'en 2014. Tandis que le modèle prenant en compte la végétation

<sup>1203</sup> (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation

<sup>1204</sup> minimise également l'erreur standard de l'estimation, la divisant approximativement

<sup>1205</sup> par deux.

<sup>1206</sup> La différence de comportement, entre les années de mesures, liée à l'intégration de

### 3.3. Résultats

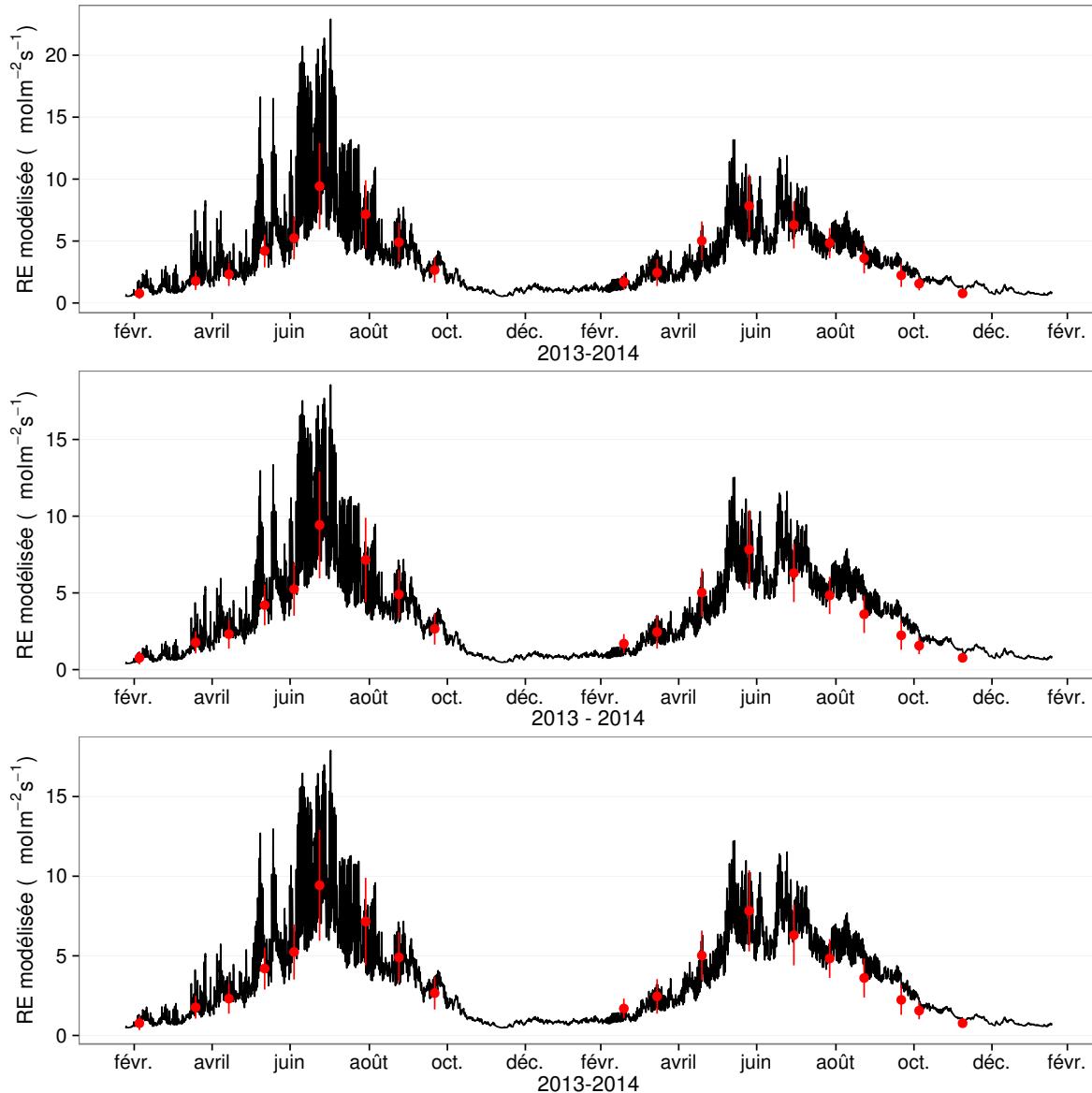


FIGURE 3.18 – Flux de  $\text{CO}_2$  interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

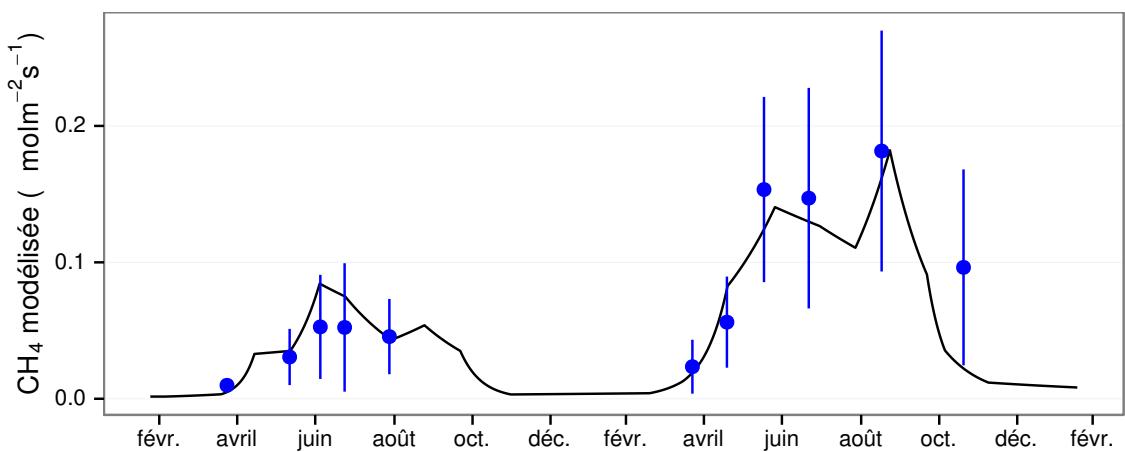


FIGURE 3.19 – Flux de  $\text{CO}_2$  interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

Tableau 3.2 – Bilan des flux en gCm<sup>2</sup>an<sup>-1</sup>

ID	Flux	équation	2013	2014	moyen
PPB-1	PPB	3.1 et 3.2	1322 ± 410	1258 ± 390	1290 ± 400
PPB-2		3.3 et 3.2	957 ± 182	1184 ± 225	1070 ± 203
RE-1	RE	3.4	1337 ± 241	1235 ± 222	1286 ± 231
RE-2		3.5	1232 ± 160	1310 ± 170	1271 ± 165
RE-3		3.6	1240 ± 161	1281 ± 167	1261 ± 164
FCH4	CH4	3.7	10 ± 3	24 ± 8	17 ± 5

 Tableau 3.3 – Bilan des flux en gCm<sup>2</sup>an<sup>-1</sup>

combinaison de modèles	2013	2014	moyen
PPB-1, RE-1, FCH4	-25	-2	-14
PPB-1, RE-3, FCH4	+72	-48	+12
PPB-2, RE-1, FCH4	-390	-75	-233
PPB-2, RE-3, FCH4	-293	-122	-208

1207 la végétation est également visible sur l'estimation de la RE. La prise en compte de la  
 1208 végétation (modèles RE-2 et RE-3) conduit à une respiration plus forte en 2014 qu'en  
 1209 2013 à l'inverse de RE-1. La différence entre l'estimation de la RE en 2013 et en 2014  
 1210 diminue avec l'intégration de la végétation. Elle passe de 102 pour RE-1 à 78 puis  
 1211 41 pour RE-2 et RE-3. Malgré ces différences, on observe une grande proximité dans  
 1212 les valeurs des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart  
 1213 maximum de 25 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

1214 Les flux de CH<sub>4</sub> estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faible que  
 1215 les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH<sub>4</sub> est au moins deux fois plus important  
 1216 en 2014 qu'en 2013.

1217 Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-3, non  
 1218 présenté car très proche de RE-2) varient de -233 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> à +12 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>  
 1219 stocké dans la tourbière (tableau 3.3). L'intégration de la végétation dans la modélisa-  
 1220 tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà  
 1221 de -200 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, avec une différence entre les bilans de 220 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> environ.  
 1222 La différence sur les bilans quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation est  
 1223 moindre : environ 26 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> (tableau 3.3).

### 3.3. Résultats

---

Tableau 3.4 – Sensibilité relative (en %) du bilan de CO<sub>2</sub> (ENE) en réponse à une variation de  $\pm 10\%$  de chacun des paramètres des modèles.

PPB		RE		CH <sub>4</sub>			
	-10 %		+10 %		-10 %		+10 %
PPB-1		RE-1		FCH4			
a	-3263	+3243	a	+3371	-3371	a	+0,05
b	+14 788	-11 859	b	+7616	-10 078	b	+0,2
c	-7597	+7398					-0,36
i	+119	-139					
PPB-2		RE-1		FCH4			
a	+59	-57	a	-60	+60	a	0
b	-78	+85	b	-135	+178	b	0
c	+40	-33					+0,01
d	-14	+14					
i	6,22	-5,40					
PPB-1		RE-3		FCH4			
a	-426	+423	a	+168	-168	a	+0,01
b	+1931	-1548	b	+813	-1018	b	+0,03
c	-992	+966	c	+263	-263		-0,05
i	-18	+15					
PPB-2		RE-3		FCH4			
a	+67	-65	a	-26	+26	a	0
b	-89	+97	b	-125	+157	b	0
c	+45	-38	c	-40	+40		0
d	-16	+16					
i	+7,1	-6,1					

#### <sup>1224</sup> Évaluation du bilan

<sup>1225</sup> L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles  
<sup>1226</sup> de  $\pm 10\%$ , les combinaisons de modèles PPB-1, PPB-2, RE-1 et RE-3 ont été testé  
<sup>1227</sup> (Tableau 3.4). Le modèle RE-2, très proche du modèle RE-3 n'a pas été testé. **Attente**  
<sup>1228</sup> **du COD, les valeurs du tableau sont fausse pour le moment**

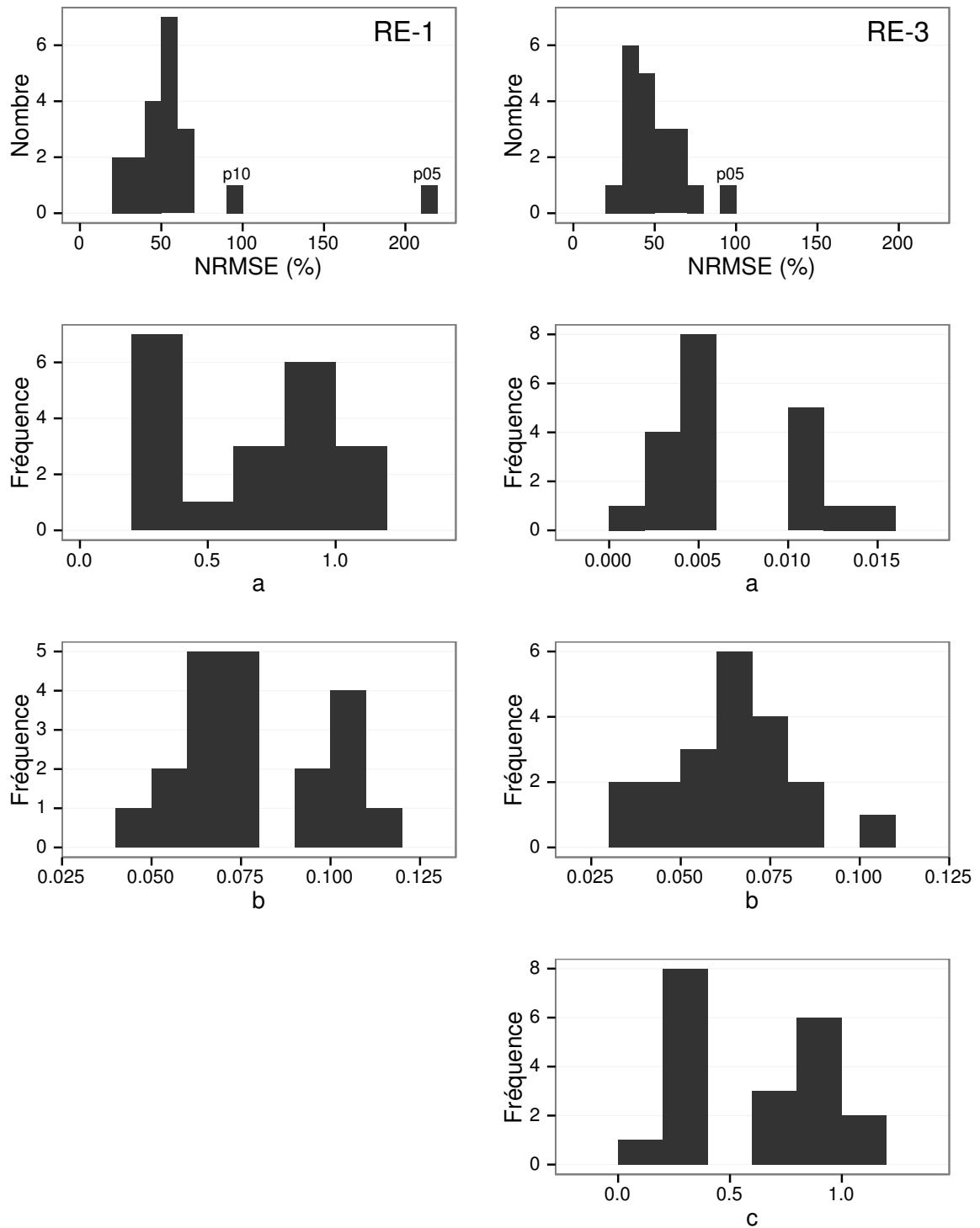


FIGURE 3.20 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3

### 3.3. Résultats

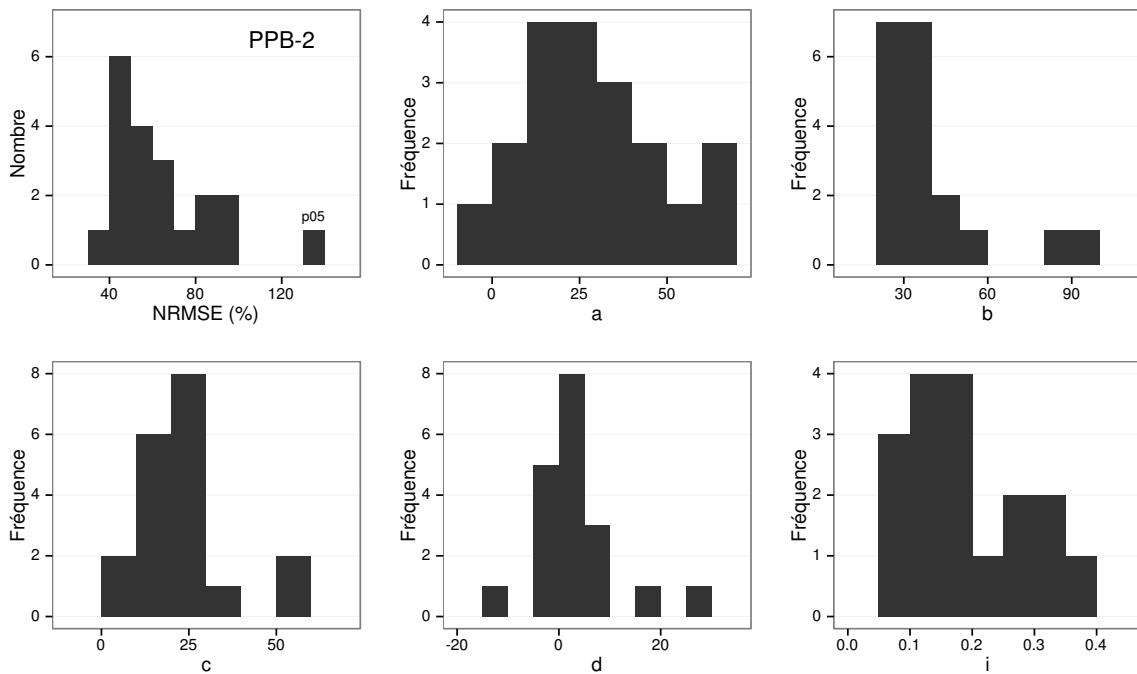


FIGURE 3.21 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

#### 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan

##### Représentativité locale

La classification hiérarchique a permis de distinguer 4 groupes de végétation (Figure 3.22). Dans le premier groupe, la strate muscinale est majoritaire avec un recouvrement moyen de 91 %, moins de 35 et 15 % de recouvrement pour les herbacées et les arbustes respectivement. Le deuxième groupe est le plus homogène avec un recouvrement moyen des strates muscinale et arbustive de 63 et 58 % chacune. C'est également le groupe où il y a de moins d'herbacées avec un recouvrement de 24 %. La strate herbacée est majoritaire dans le troisième groupe avec un recouvrement moyen de 63 %, la strate arbustive y est peu présente (19 % en moyenne) et la strate muscinale y est pour ainsi dire absente (1 %). La strate muscinale est également absente, ou presque, dans le groupe quatre (1 %). Groupe dans lequel la strate arbustive est majoritaire avec de 65 % de recouvrement moyen, et la strate herbacée avec 33 %.

Les bilans de CO<sub>2</sub> calculés par groupe de végétations sont présentés dans le ta-

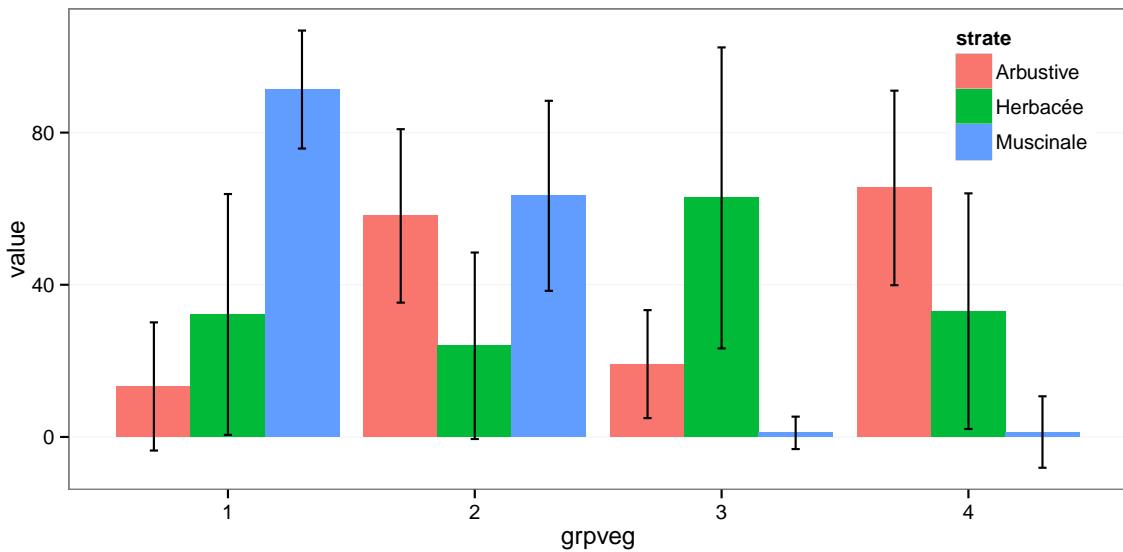


FIGURE 3.22 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

Tableau 3.5 – Bilan des flux de CO<sub>2</sub> en gCm<sup>2</sup>an<sup>-1</sup>, en utilisant PPB-2 et RE-3

groupe	PPB-2	RE-3	ENE
1	714	1023	-308
2	1045	1385	-340
3	1323	1057	266
4	1002	1262	-260

bleau 3.5. On constate que du point de vue de l'ENE les groupes 1 et 2 sont relativement proche, et que le groupe 3 est du même ordre de grandeur bien qu'avec une ENE un peu moins négative. Le groupe 3 est le seul groupe présentant une ENE positive, du même ordre de grandeur que les précédentes en valeur absolue. Dans le détail, la RE est la plus forte, supérieure à 1200 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, dans les groupes 2 et 4. Elle est plus faible dans les groupes 1 et 3 (environ 1000 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>). Pour la PPB, la valeur la plus faible est dans le groupe 1 et la plus forte dans le groupe 3 avec plus de 1300 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, soit une différence de plus de 600 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Les groupes 2 et 4 sont relativement proches avec des valeurs intermédiaires avoisinant 1000 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

1252 Modélisation par placette

1253 Corrélation avec facteurs contrôlant

## 1254 3.4 Discussion

### 1255 3.4.1 Estimations des flux

#### 1256 PPB

1257 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> selon  
1258 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont très élevées comparées à des tourbières  
1259 boréales comme celles étudiées par ([Trudeau et al., 2014](#)) ou encore ([Peichl et al., 2014](#))  
1260 dont les valeurs de PPB sont respectivement comprise entre 123 et 131 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>  
1261 et entre 203 et 503 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Une première hypothèse permettant d'expliquer une  
1262 telle différence, est la différence entre les températures moyennes sur les sites. -4,3 °C  
1263 et 1,2 °C respectivement pour [Trudeau et al. \(2014\)](#) et [Peichl et al. \(2014\)](#). Ces tem-  
1264 pératures sont bien plus faible pour les sites des études pré-citées que sur la tourbière  
1265 de La Guette. Une seconde hypothèse, qui n'exclue pas la première, serait la com-  
1266 position végétale de ces sites. La tourbière de La Guette envahie par une végétation  
1267 vasculaire, notamment herbacée, est plus proche d'une prairie tourbeuse que d'une tour-  
1268 bière boréale. En effet les valeurs observées à La Guette sont comparables à ce type  
1269 d'écosystèmes. [Jacobs et al. \(2007\)](#) estiment des valeurs de PPB comprises entre 400 et  
1270 2000 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> avec une moyenne de 1300 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> dans des prairies tourbeuses  
1271 hollandaises. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, ([Görres et al., 2014](#)) trouve  
1272 des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et 2590 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Il appa-  
1273 rait cohérent que la tourbière de La Guette, par sa position géographique, et donc le  
1274 climat qu'elle subit, mais également par sa problématique d'envahissement important  
1275 par une végétation vasculaire notamment herbacée, s'approche en termes de flux de  
1276 site tourbeux drainés pour les utiliser comme prairie.

1277 Le modèle PPB-1 a une incertitude importante sur l'estimation de ses paramètres.  
1278 L'apport de l'indice de végétation dans l'estimation de la PPB est important lors de la  
1279 phase de calibration. Il permet de diminuer l'incertitude sur les paramètres du modèles,  
1280 d'augmenter leur significativité et d'améliorer la représentativité des données mesurées.  
1281 L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisé  
1282 ([Bortoluzzi et al., 2006; Görres et al., 2014](#)), probablement à cause de la difficulté à  
1283 prendre en compte ce signal aux sources multiples. Malgré cette amélioration lors de la  
1284 calibration, lorsqu'il est évalué sur un jeu de données indépendant, le modèle PPB-2 à  
1285 une erreur standard plus importante que celle du modèle PPB-1. L'apport de cet indice  
1286 dans l'estimation de la PPB n'est donc pas généralisable. Bien que rarement faite à  
1287 cause de la rareté des données, l'évaluation des modèles est cependant d'un intérêt  
1288 majeur afin de confirmer ou d'infirmer l'apport de l'ajout d'un prédicteur à un modèle,  
1289 particulièrement si l'on souhaite l'extrapoler.

1290 Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître impor-  
1291 tante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celle rencontré par [Worrall](#)  
1292 *et al.* ([2009](#)) qui compare différentes façons de modéliser des flux de gaz avec des équa-  
1293 tions différentes (et non pas juste des variations sur un type de modèle). Ces différences  
1294 sont également liées à l'importance des flux qui font que, surtout dans le cas de mo-  
1295 dèles exponentiels, de faibles variations peuvent avoir des effets importants comme en  
1296 témoigne l'analyse de sensibilité des paramètres du modèle ([Tableau 3.4](#)).

1297 **Discussion 2013-2014 ?** Dans le détail l'intégration de l'indice de végétation à un  
1298 effet beaucoup plus important en 2013, avec un flux qui diminue de  $365 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ,  
1299 qu'en 2014 où la baisse n'est que de  $74 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ .

## 1300 RE

1301 De la même façon que pour la PPB, les flux de la RE sont important si on les  
1302 compare à des tourbières boréales et s'approchent davantage des flux mesurés dans  
1303 les prairies sur sols tourbeux. La Re sur la tourbière de La Guette, comprise entre  
1304 1232 et  $1337 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  est plus importante que celle observée par ([Peichl et al.](#),

### 3.4. Discussion

---

1305 2014; Trudeau *et al.*, 2014) (pour reprendre les études citées précédemment) qui s'éta-  
1306 blissent respectivement entre 137 et 443 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> et 206 et 234 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Elles  
1307 sont en revanche plus faible que celle mesurées par (Jacobs *et al.*, 2007), entre 500 et  
1308 2000 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, ou par (Görres *et al.*, 2014) : entre 2070 et 3500 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

1309 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'amé-  
1310 liore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre  
1311 les valeurs d'erreur standard est de 5 %. En revanche lors de la phase d'évaluation,  
1312 l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus  
1313 importante avec une différence de 11 % entre les valeurs d'erreur standard. Contraî-  
1314 rement à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou  
1315 RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet  
1316 de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de 25 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> au  
1317 maximum (entre ER-1 et ER-3), soit moins de 2 % du flux. Encore une fois l'intérêt  
1318 de l'évaluation est mis en avant puisqu'il permet de distinguer des modèles très proche  
1319 lors de la calibration.

1320 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-  
1321 tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du  
1322 paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05. L'erreur calculée lors  
1323 de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la calibration, reste  
1324 faible particulièrement pour le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 %. La RE semble  
1325 donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres fiable et une  
1326 différence entre les estimations issues des modèles limitée.

### 1327 CH<sub>4</sub>

1328 Les flux de CH<sub>4</sub> sont faibles comparés aux flux de CO<sub>2</sub>. Les valeurs mesurées sont  
1329 plus forte que celles mesurés entre 0 et 0,03 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> par Bortoluzzi *et al.* (2006).  
1330 Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celle mesurée par Long *et al.* (2010).  
1331 L'absence d'étiage en 2014 explique peut-être le doublement des flux... (**Réf needed**)

1332 La faible relation observée entre le niveau de la nappe et les flux de méthane va dans

le même sens que les observations faites par [Trudeau et al. \(2012\)](#) et (à développer, de  
ref ds trudeau2012)

**1335 COD**

**1336 3.4.2 Estimations des bilans**

1337 D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de  
1338 CO<sub>2</sub>, le CH<sub>4</sub> ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces ob-  
1339 servations sont cohérentes avec d'autres études comme [Bortoluzzi et al. \(2006\); Worrall](#)  
1340 [et al. \(2009\)](#). La forte variabilité entre les différents bilans est à attribuer en grande  
1341 majorité à l'erreur sur l'estimation du flux de PPB.

1342 Selon le bilan considéré, la tourbière de La Guette stocke de faible quantité de C  
1343 de l'ordre d'une dizaine de grammes par mètre carré, ou émet du carbone dans l'at-  
1344 mosphère de l'ordre de XXà plus de 200 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Les estimations sont cohérentes  
1345 avec le fait que la tourbière de La Guette a subie un drainage à l'aval (fossé de la  
1346 départementale 926) induisant un envahissement par une végétation vasculaire.

**1347 3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan**

1348 Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH<sub>4</sub> avec une erreur  
1349 standard de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence  
1350 importante montre que l'estimation des flux de CH<sub>4</sub> à l'aide de l'indice de végétation  
1351 à permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les  
1352 années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autre conditions (année sèche,  
1353 haute MAT) est fortement limité. L'importance faible du CH<sub>4</sub> dans le bilan de carbone  
1354 de la tourbière rend ces erreurs moins critiques que celles faites sur l'estimation de la  
1355 PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes  
1356 variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations  
1357 observées en termes de bilan. L'ajout d'un indice de végétation diminue d'incertitude  
1358 des paramètres du modèle, mais cet apport semble spécifique à l'étude, n'étant pas

### **3.4. Discussion**

---

reflété par l'évaluation dont la végétation est relativement similaire à celle de l'étude spatiale. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne dépassent pas  $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ .

#### **1362 sensibilité du bilan au variation des paramètres**

**1363 limitations** Outre ces aspects ce bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Ainsi la strate arborée fortement présente dans certaines zones n'est pas directement prise en compte. De la même manière une partie restreinte de la tourbière mais néanmoins présente est constitué de touradons dont l'effet n'a pas été pris en compte.**(Réf needed)(biblio effet microtype)**.

— pas de cartographie (pas grave si p7 maj bien représentée par mdl ecos)

— extrapolation sur d'autres site difficile (cf validation)

#### **1370 3.4.4 Représentativité locale du modèle**

**1371 Distribution des paramètres**

**1372 Pourquoi certaines placette mieux que d'autres**

**1373 Concernant la respiration la représentativité locale des modèles calibrés à l'échelle**  
**1374 de l'écosystème semble plus homogène pour le modèle RE-3 que pour le modèle RE-1.**

**1375 Une telle comparaison entre PPB-1 et PPB-2 n'a pas été possible car vu le faible**  
**1376 nombre de données et la qualité relative des modèles PPB par rapport aux modèles**  
**1377 RE, peu de modèles sont parvenus à converger pour PPB-1 (11 sur 20 placettes) et**  
**1378 pour PPB-2 (17 sur 20 placettes).**

#### **1379 3.4.5 Variation du bilan avec la végétation**

**1380 Le calcul des bilans avec les groupes de végétation permet de mettre en évidence**  
**1381 des comportements différents des flux selon la végétation majoritaire. Ainsi le groupe 3**  
**1382 dans lequel la strate herbacée est la plus importante est celui où la PPB est la plus forte.**  
**1383 Ce point semble en cohérence avec la croissance annuelle importante des herbacées. À**  
**1384 l'inverse le groupe 1 dans lequel la strate muscinale est la plus importante est également**  
**1385 le groupe pour lequel la PPB est la plus faible. (Réf needed)**

<sub>1386</sub> Pour la RE, ce sont les groupes 3 et 4 qui ont les flux estimés les plus importants  
<sub>1387</sub> avec une différence d'environ  $200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  avec les deux autres groupes. Malgré  
<sub>1388</sub> leurs différences, le groupe 2 possède une strate muscinale importante alors qu'elle est  
<sub>1389</sub> absente dans le groupe 3, ils ont en commun d'avoir une strate arbustive importante.

### <sub>1390</sub> 3.4.6 perspectives

<sub>1391</sub> cartographie ?



# <sup>1392</sup> 4 Effets de l'hydrologie sur les flux de GES

<sup>1393</sup>

<sup>1394</sup>	<b>4.1 Introduction</b>	<sup>1395</sup> . . . . . <b>92</b>
<sup>1396</sup>	<b>4.2 Procédure expérimentale</b>	<sup>1397</sup> . . . . . <b>93</b>
<sup>1397</sup>	4.2.1 Expérimentation A	<sup>1398</sup> . . . . . <b>94</b>
<sup>1398</sup>	4.2.2 Expérimentation B	<sup>1399</sup> . . . . . <b>94</b>
<sup>1399</sup>	4.2.3 traitement	<sup>1400</sup> . . . . . <b>95</b>
<sup>1400</sup>	<b>4.3 Résultats</b>	<sup>1401</sup> . . . . . <b>96</b>
<sup>1401</sup>	4.3.1 Expérimentation A	<sup>1402</sup> . . . . . <b>96</b>
<sup>1402</sup>	4.3.2 Expérimentation B	<sup>1403</sup> . . . . . <b>99</b>
<sup>1403</sup>	4.3.3 tendances générales	<sup>1404</sup> . . . . . <b>102</b>
<sup>1404</sup>	<b>4.4 Discussion</b>	<sup>1405</sup> . . . . . <b>102</b>
<sup>1405</sup>	4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	<sup>1406</sup> . . . . . <b>104</b>
<sup>1406</sup>	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	<sup>1408</sup> . . . . . <b>104</b>
<sup>1408</sup>	4.4.3 Effet cycles multiples	<sup>1409</sup> . . . . . <b>105</b>

## <sup>1410</sup> 4.1 Introduction

<sup>1411</sup> Au cours des deux années qu'ont duré les suivis des émissions de flux de CO<sub>2</sub> et  
<sup>1412</sup> de CH<sub>4</sub> sur la tourbière de La Guette, le niveau de la nappe n'a que très faiblement  
<sup>1413</sup> varié comparé aux années précédentes bien plus sèches. En conséquence de cette faible  
<sup>1414</sup> variation peu de variations des flux ont pu y être relié. Malgré tout il est connu que  
<sup>1415</sup> l'hydrologie est un facteur contrôlant important des flux.

<sup>1416</sup> Ainsi de nombreuses études on reliées les émissions de CO<sub>2</sub> au niveau de la nappe  
<sup>1417</sup> avec, cependant, des résultats et des conclusions variables. La majorité des études  
<sup>1418</sup> montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage,  
<sup>1419</sup> soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible : Ainsi [Strack et](#)  
<sup>1420</sup> [Zuback \(2013\)](#) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des mesures  
<sup>1421</sup> faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite par  
<sup>1422</sup> [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une  
<sup>1423</sup> tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE à une  
<sup>1424</sup> augmentation de la RE et à une baisse de la PPB, dans des conditions plus chaudes  
<sup>1425</sup> et plus sèches. [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une baisse de l'ENE lors d'une  
<sup>1426</sup> année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils  
<sup>1427</sup> expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même  
<sup>1428</sup> sens que [Lund et al. \(2012\)](#) qui, lors de l'étude d'une tourbière située au sud de la suède,  
<sup>1429</sup> observent en 2008 une baisse de l'ENE. Les mesures de RE faites cette année là étant  
<sup>1430</sup> similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution  
<sup>1431</sup> de la PPB. En 2006, sur la même tourbière, [Lund et al. \(2012\)](#) observent une autre  
<sup>1432</sup> baisse de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle  
<sup>1433</sup> des autres années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est  
<sup>1434</sup> expliqué par une augmentation de la RE Ce paradoxe apparent est interprété grâce  
<sup>1435</sup> au type de sécheresse : courte et intense pendant la saison de végétation de 2006 et  
<sup>1436</sup> d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. Enfin et à l'inverse des

<sup>1437</sup> résultats précédemment cités, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) dans une étude des effets à long  
<sup>1438</sup> terme d'une baisse du niveau de la nappe, n'observe que peu d'effet sur l'ENE tandis  
<sup>1439</sup> que les flux de RE et de PPB augmentent tous deux. Toutes ces études montrent que  
<sup>1440</sup> si le niveau de la nappe est incontestablement reconnu comme un facteur de contrôle  
<sup>1441</sup> des flux de CO<sub>2</sub>, il est difficile d'en dégager, avec certitude, un comportement valable  
<sup>1442</sup> de façon générale.

<sup>1443</sup> Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à  
<sup>1444</sup> une baisse des émissions de CH<sub>4</sub>, et inversement ([Strack et al., 2006; Pelletier et al.,](#)  
<sup>1445</sup> [2007; Turetsky et al., 2008](#)). Cependant d'autres études, principalement dans des sites  
<sup>1446</sup> où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de  
<sup>1447</sup> relation entre le niveau de la nappe et les émissions de méthane, voire une relation  
<sup>1448</sup> inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés ([Kettunen](#)  
<sup>1449</sup> [et al., 1996; Bellisario et al., 1999; Treat et al., 2007](#)). Là encore selon les conditions  
<sup>1450</sup> environnementales, la relation entre les flux de CH<sub>4</sub> et le niveau de la nappe n'est pas  
<sup>1451</sup> aisément généralisable.

<sup>1452</sup> L'objectif de ce chapitre est donc d'explorer plus en avant l'effet du niveau de la  
<sup>1453</sup> nappe sur les émissions de GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il  
<sup>1454</sup> s'agit de déterminer l'effet de cycles de dessication/ré-humectation sur les émissions de  
<sup>1455</sup> CO<sub>2</sub> et de CH<sub>4</sub>.

## <sup>1456</sup> 4.2 Procédure expérimentale

<sup>1457</sup> L'étude des cycles de dessication/ré-humectation s'est effectué sur des mésocosmes,  
<sup>1458</sup> prélevés sur la tourbière de La Guette. L'expérimentation a été testé durant l'été 2013  
<sup>1459</sup> avec un seul cycle relativement long, on s'y référera par la suite comme l'expérimenta-  
<sup>1460</sup> tion A. Cette expérimentation a été renouvelée l'été 2014 afin d'augmenter à trois le  
<sup>1461</sup> nombre de cycles, ceux-ci étant plus court. On appellera cette seconde expérimentation,  
<sup>1462</sup> l'expérimentation B (Tableau 4.1).

### **1463 4.2.1 Expérimentation A**

1464 Le 12 avril 2013, ont été prélevés, sur la tourbière de La Guette 6 mésocosmes. Le  
1465 prélèvement de mésocosmes s'effectue à l'aide de cylindres de PVC qui, dans un premier  
1466 temps, posé sur le sol, permettent de faire un pré-découpage au couteau, puis dans un  
1467 second temps sont insérés, délicatement, dans la tourbe. Les mésocosmes sont finale-  
1468 ment dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.1). Les mésocosmes sont transportés  
1469 au laboratoire où ils sont enterrés en extérieur et saturé en eau (eau prélevée dans la  
1470 tourbière), afin que leur conditions hydrologique de départ soient les plus proche pos-  
1471 sible (Figure 4.2). Trois mésocosmes sont choisi pour servir de contrôle, et trois vont  
1472 subir un cycle de dessication/ré-humectation. À partir du 31 mars 2013 les précipita-  
1473 tions ont été interceptées à l'aide d'abri bâchés installable rapidement en cas de pluie  
1474 et la nuit. Ces interceptions ont été faites jusqu'au 17 juillet dans les 3 mésocosmes  
1475 traités pour simuler une sécheresse. À cette date de l'eau est ajouté aux mésocosmes,  
1476 que ce soit les contrôles ou les traitements, pour simuler de fortes précipitations.

### **1477 4.2.2 Expérimentation B**

1478 Le 17 avril 2014, 6 nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de La  
1479 Guette et installé près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l'expéri-  
1480 mentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer  
1481 la température de l'air, l'humidité relative, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction  
1482 du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. Cette station permettait également  
1483 l'enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées à -5, -10,  
1484 et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu'en 2013 et l'objectif de  
1485 suivre plusieurs cycles de dessication/réhumectation ont nécessité la mise en place  
1486 d'un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases d'assèchement les  
1487 niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2,5 cm  
1488 par jour. Le premier cycle de dessication/réhumectation dura du 30 juin au 6 juillet  
1489 pour la phase de dessication est du 7 au 16 juillet pour la phase de réhumectation.



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes

Tableau 4.1 – Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations

expérimentation	A	B
année	2013	2014
réplicats	6	6
cycles	1	3
station météo	non	oui

<sup>1490</sup> Le deuxième cycle dura du 17 au 28 juillet et du 29 juillet au 3 aout, Enfin le dernier  
<sup>1491</sup> cycle fut mesuré du 4 au 11 aout pour la dessication et du 12 au 14 aout pour la  
<sup>1492</sup> réhumectation.

### <sup>1493</sup> 4.2.3 traitement

<sup>1494</sup> Les flux sont moyennés par jour de mesure.

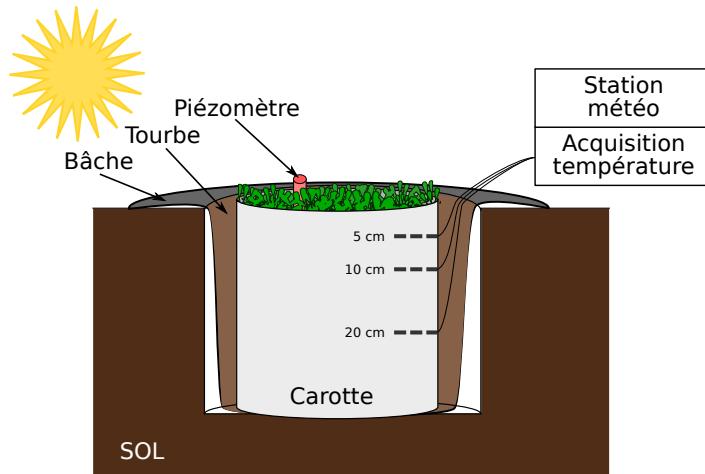


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

## <sup>1495</sup> 4.3 Résultats

### <sup>1496</sup> 4.3.1 Expérimentation A

<sup>1497</sup> Pendant la phase de dessication de l'expérimentation A, on observe une baisse du  
<sup>1498</sup> niveau de la nappe pour les placettes contrôles comme pour les placettes traitements  
<sup>1499</sup> (Figure 4.3–A). Malgré tout leur comportement est différent : les placettes contrôles ont  
<sup>1500</sup> un niveau de nappe relativement élevé jusqu'au 24 juin puis ce niveau baisse fortement  
<sup>1501</sup> alors que les placettes du groupe traité ont un niveau de nappe qui diminue de façon  
<sup>1502</sup> plus continue sur l'ensemble de la phase. La remontée du niveau de la nappe s'effectue  
<sup>1503</sup> de façon similaire pour les deux groupes. Enfin après la phase de ré-humectation, le  
<sup>1504</sup> niveau de la nappe baisse à nouveau, plus rapidement pour le groupe traitement que  
<sup>1505</sup> pour le groupe contrôle.

<sup>1506</sup> Les émissions de  $\text{CH}_4$ , s'étendant de 0 et  $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , sont relativement si-  
<sup>1507</sup> milaires entre les deux groupes jusqu'au 24 juin 2013, date à partir de laquelle ils  
<sup>1508</sup> commencent à diverger (Figure 4.3–B). À cette date les émissions du groupe contrôle  
<sup>1509</sup> augmentent rapidement pour atteindre  $0,55 \pm 0,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  tandis que celles du  
<sup>1510</sup> groupe traité restent stable. Finalement mi-juillet, à la fin de la phase de dessicca-  
<sup>1511</sup> tion les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et

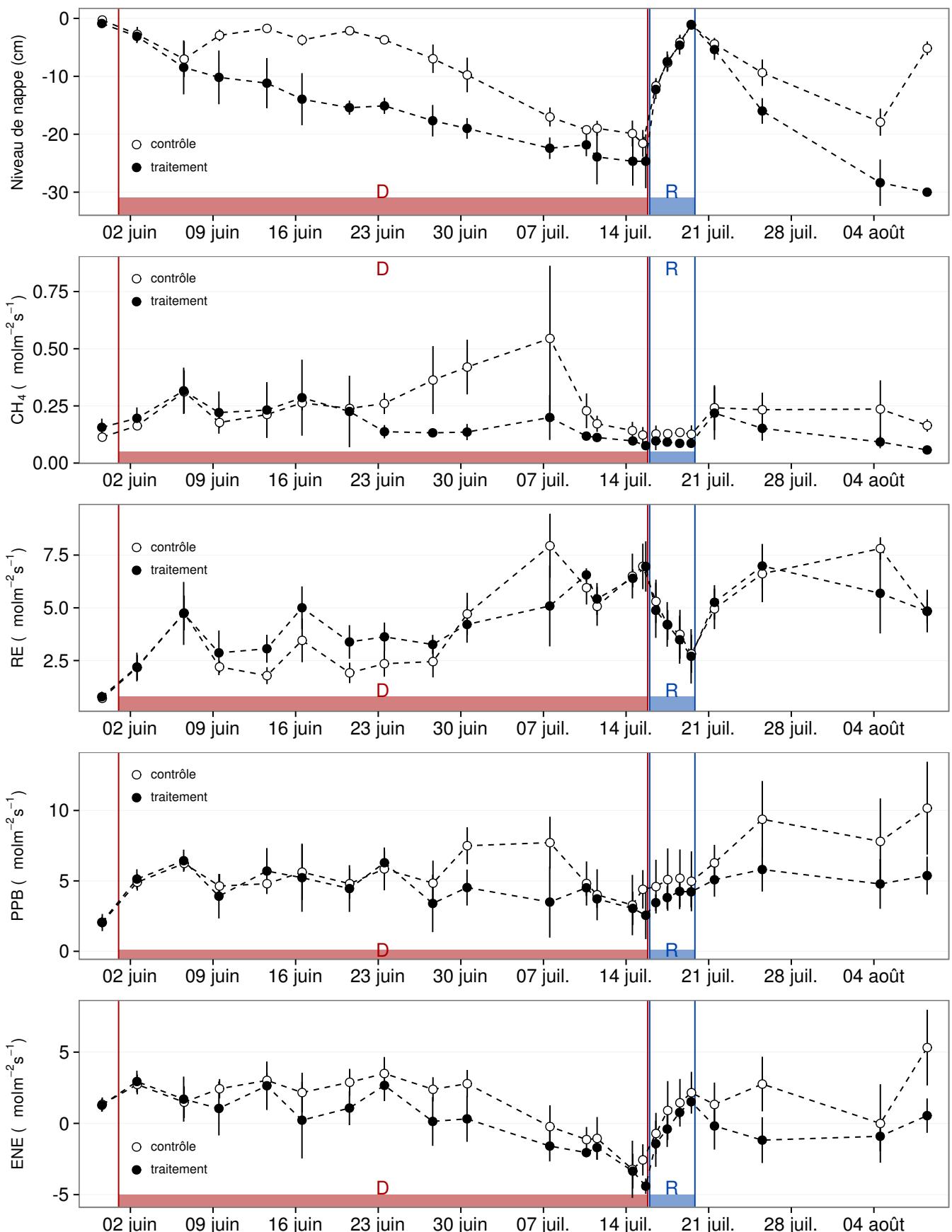


FIGURE 4.3 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux,  $\text{CH}_4$ , RE, PPB, ENE en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhuméction (R) en bleu.

### 4.3. Résultats

---

1512 0,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ces niveaux restent constant pendant toute la phase de réhumecta-  
1513 tion, avant d'augmenter légèrement par la suite ; ils ne dépassent pas 0,25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
1514 mais franchissent la barre des 0,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

1515 Pendant la phase de dessication, les valeurs de la RE tendent à augmenter quel  
1516 que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.3–C). Ces valeurs inférieures à  
1517 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  
1518 mi-juillet, avant la réhumectation. Dans le détail cependant les deux groupes ne se  
1519 comportent pas de la même façon : la RE du groupe traité augmente régulièrement  
1520 pendant l'ensemble de cette phase, tandis que les valeurs du groupe de contrôle res-  
1521 tent, dans un premier temps, stable jusque fin juin. La RE de ce groupe vaut alors  
1522  $2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  contre  $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour le groupe traité. Cet  
1523 écart, pouvant varier dans le temps, étant installé depuis le 9 juin. À partir de dé-  
1524 but juillet, les valeurs de RE du groupe de contrôle augmentent fortement dépas-  
1525 sant les valeurs du groupe traité. La RE de ce groupe atteint alors un maximum à  
1526  $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles ob-  
1527 servées dans le groupe traité. Cette augmentation brusque correspond temporellement  
1528 à celle observé, pour le même groupe, dans les flux de CH<sub>4</sub>. Lors de la phase de réhu-  
1529 mectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes ou  
1530 ils atteignent un minimum proche de 2,75  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ce minimum reste cependant  
1531 plus élevé que les valeurs mesurées initialement. Après la phase de réhumectation, les  
1532 flux des deux groupe restent relativement proches pendant le reste des mesures, où ils  
1533 remontent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau.

1534 Pour les deux groupes, les flux de PPB restent relativement stables pendant la  
1535 phase de dessiccation (Figure 4.3–D). Jusqu'au 24 juin, les flux des deux groupes sont  
1536 très proches et sont compris 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  
1537 moyenne pour les deux groupes). Après cette date, et comme pour le CH<sub>4</sub> et la RE,  
1538 les valeurs de la PPB du groupe de contrôle augmentent et s'écartent de celles me-  
1539 surées dans le groupe traité, en attendant de les rejoindre avant la fin de cette phase  
1540 de dessiccation. Par ailleurs, à la fin de cette phase, les flux diminuent légèrement at-

teignant un minimum proche de  $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente très légèrement pour les deux groupes, le groupe de contrôle ayant des valeurs systématiquement supérieures à celles du groupe traité. Après la réhumectation, la PPB augmente un peu pour le groupe traité, atteignant un maximum de  $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , et plus fortement pour le groupe de contrôle où le maximum atteint, de  $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , est quasiment le double du précédent.

L'ENE mesuré sur les deux groupes est systématiquement supérieure pour le groupe contrôle, avec une évolution parallèle des flux pour les deux groupes (Figure 4.3–E). Pendant la phase de dessiccation l'ENE reste relativement constante jusque fin juin avec une valeur moyenne pour les deux groupes de  $1,18 \pm 0,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . L'écart entre le groupe contrôle et le groupe traitement tend à augmenter du 10 au 30 juin environ, avant que les valeurs du groupe de contrôle ne rejoignent celles du groupe traité. Au delà du 24 juin, l'ENE baisse fortement pour les deux groupes pour atteindre un minimum proche de  $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Pendant la phase de réhumectation l'ENE monte rapidement pour atteindre  $1,52 \pm 0,36$  et  $2,15 \pm 1,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour le groupe de contrôle et de groupe traité respectivement. Après la réhumectation, l'ENE du groupe contrôle varie en suivant généralement les variations du niveau de nappe. Pour le groupe traité, l'ENE baisse par rapport au maximum atteint lors de la réhumectation puis se stabilise autour de 0.

Les variations du niveau de la nappe sont principalement liée à la RE (Figure 4.5–C) et, à travers elle, à l'ENE (Figure 4.5–G). L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Figure 4.5–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Pour le CH<sub>4</sub> il est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux de nappe (Figure 4.5–A).

### 4.3.2 Expérimentation B

Contrairement à l'expérimentation A, le niveau de nappe du groupe de contrôle de l'expérimentation B reste relativement constant pendant l'ensemble de la période de mesure. Le drainage artificiel du groupe traité permet d'abaisser le niveau de la nappe

### 4.3. Résultats

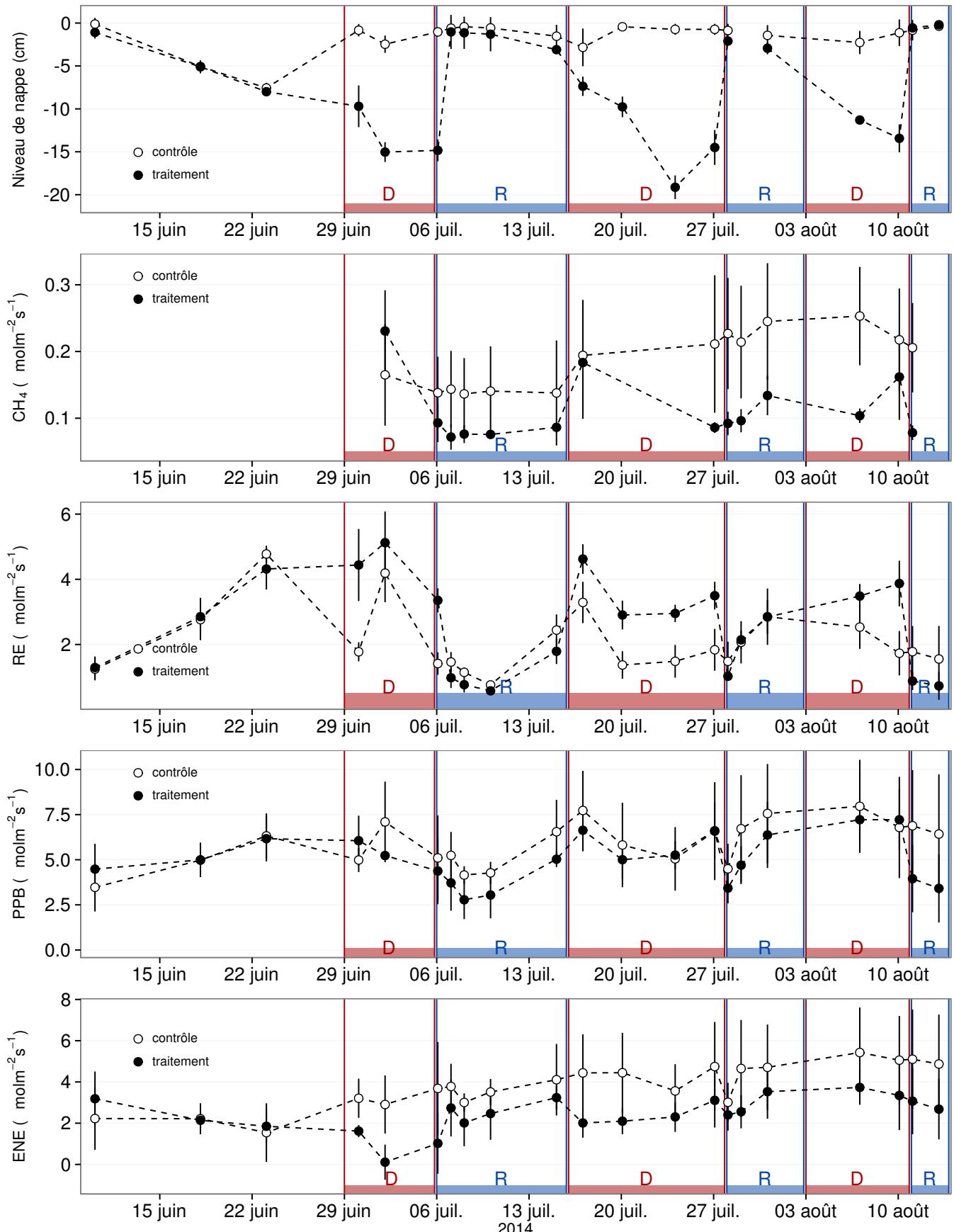


FIGURE 4.4 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux,  $\text{CH}_4$ , RE, PPB, ENE en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.

1569 d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle (Figure 4.4–A).

1570 Les flux de CH<sub>4</sub> moyen s'étendent de 0,07 à 0,34 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Les flux du groupe  
1571 de contrôle, à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe  
1572 traité, leurs moyennes respectives sur l'ensemble des mesures étant de 0,20 ± 0,06 et  
1573 0,11 ± 0,05 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> respectivement. Les émissions du groupe de contrôle tendent  
1574 à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, quoique moins mar-  
1575 quée, est également visible pour le groupe traité. Concernant les cycles de dessicca-  
1576 tion/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs, même s'il  
1577 semble que l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Figure 4.4–B). Cette re-  
1578 lation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'apparaît cependant pas  
1579 sur l'ensemble des données (Figure 4.5–B). Un pic d'émission de CH<sub>4</sub> est également à  
1580 noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

1581 La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Figure 4.4–C).  
1582 Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des deux  
1583 groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue. Pen-  
1584 dant les phases de dessiccation, les valeurs du groupe traité sont systématiquement supé-  
1585 rieures, de 1,5 à 1,8 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en moyenne par phase, par rapport à celle du groupe  
1586 de contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux entre les deux  
1587 groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du groupe de contrôle  
1588 à être au dessus de celle du groupe traité. La RE du groupe traité est systématiquement  
1589 plus faible pendant les phases de réhumectations que pendant les phases de dessicca-  
1590 tions. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et 3,86 ± 0,80 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>  
1591 pour les groupes de contrôle et traité pendant les phases de dessiccation et 1,70 ± 0,62  
1592 et 1,51 ± 0,98 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> pendant les phases de réhumectation.

1593 Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

1594 Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.4–D).  
1595 La première phase de dessiccation fait passer la PPB du groupe de contrôle au dessus  
1596 du groupe traité. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors des phases  
1597 de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes respectives

#### **4.4. Discussion**

---

1598 de  $6,35 \pm 2,19$  contre  $5,80 \pm 2,20$  pour le groupe de contrôle et de  $5,95 \pm 1,46$  contre  
1599  $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour le groupe traité.

1600 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre  $0,11$  et  $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , elles  
1601 ont tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant  
1602 laquelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe de  
1603 contrôle est systématiquement supérieure à celle du groupe de traitement (Figure 4.4–  
1604 E). L'évolution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la  
1605 période de mesure avec pour le groupe traité une diminution récurrente de l'ENE au  
1606 début de chaque phase de dessiccation.

##### **1607 4.3.3 tendances générales**

1608 Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la  
1609 nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.5–G,H).  
1610 La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau  
1611 de la nappe (Figure 4.5–C,D). La PPB par contre ne montre aucune tendance claire  
1612 quelle que soit l'expérimentation. On peut malgré tout noter que les valeurs de PPB les  
1613 plus faibles correspondent aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.5–E,F). Pour  
1614 le méthane, que ce soit pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se  
1615 dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.5–A,B).

## **1616 4.4 Discussion**

### **1617 4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ***

1618 Les flux moyen de  $\text{CH}_4$  mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations  
1619 font partie des valeurs hautes mesurées sur le terrain. Certaines campagnes dépassent  
1620 nettement, en faisant plus que doubler, le maximum de  $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mesuré en  
1621 2014 sur la tourbière de La Guette.

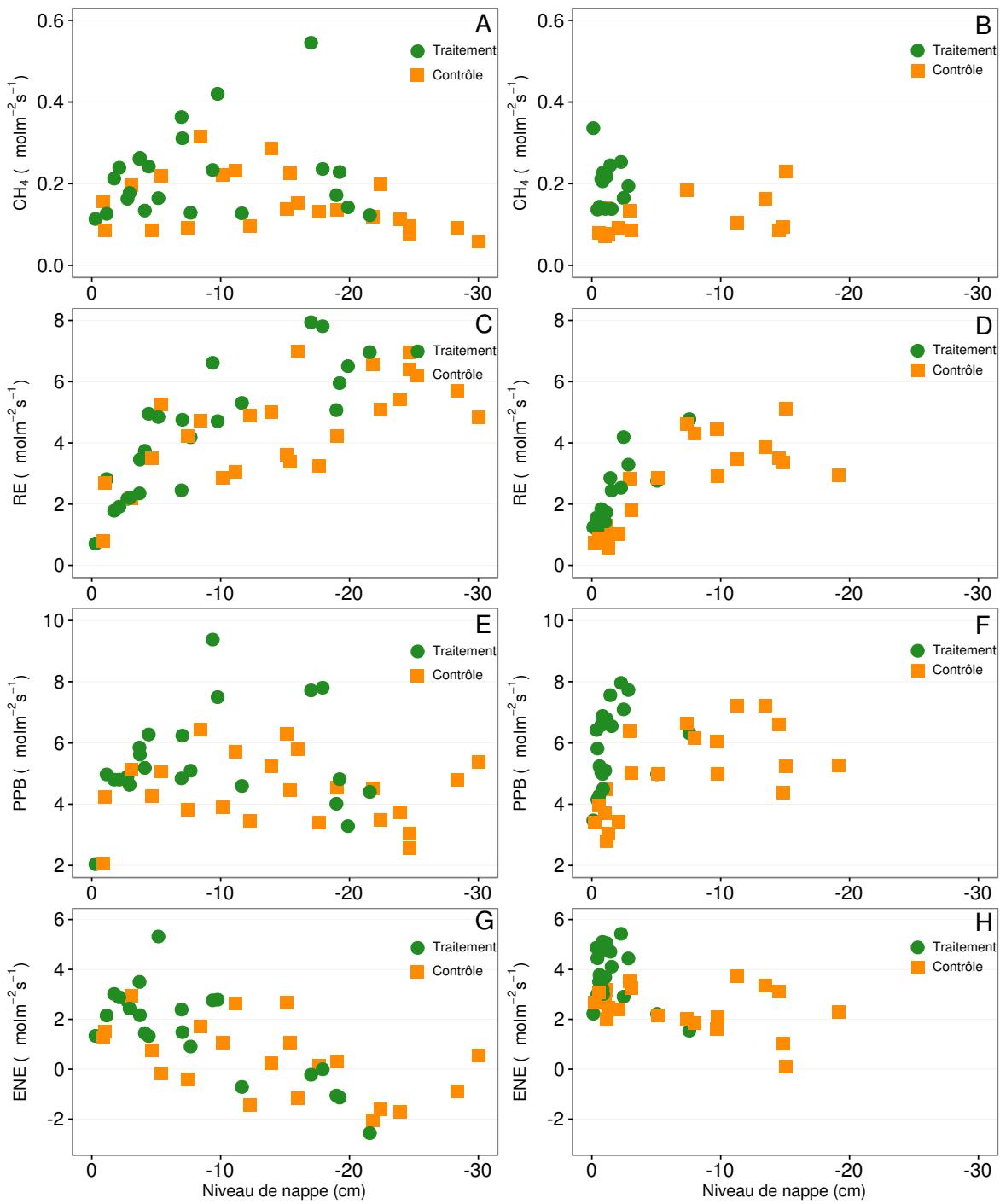


FIGURE 4.5 – Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe

#### 4.4. Discussion

---

1622 Pour le CO<sub>2</sub> les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurée sur la  
1623 tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation A, l'ENE moyen est plus faible que  
1624 celui mesuré sur le terrain la même année : 0,81 contre 2,85 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Pour l'expé-  
1625 rimentation B en revanche l'ENE moyen vaut 0,71 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ce qui est relativement  
1626 proche de celui mesuré sur le terrain : 2,93 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Les flux de RE et de PPB  
1627 sont moins fort que les flux mesurés sur le terrain mais restent dans leur gamme de  
1628 valeurs. Ces comparaisons sont par ailleurs à relativiser puisque les mesures de flux  
1629 n'ont pas nécessairement lieu aux mêmes moment de la journée.

1630 Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux me-  
1631 surés sur le terrain, mais légèrement plus faible : les maxima moyens mesurés dans les  
1632 mésocosmes sont d'environ 7,5 pour des valeurs de 13 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> mesuré directement  
1633 sur la tourbière.

##### 1634 4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de 1635 gaz

1636 Les résultats de ces deux expérimentations montrent clairement une augmentation  
1637 de la RE quand le niveau de la nappe diminue. Ceci est en accord avec les résultats  
1638 d'autres études que ce soit in-situ (Ballantyne *et al.*, 2014) ou en mésocosmes (Blodau  
1639 *et al.*, 2004; Dinsmore *et al.*, 2009). Dans ces deux dernières publications, la baisse  
1640 du niveau de la nappe diminue la PPB. Pas de variations claires de la PPB n'est vi-  
1641 sible dans les données présentées, même si une légère tendance semble émergée aux  
1642 plus fortes profondeur de nappe pour l'expérimentation A, ces observations restent à  
1643 confirmer. Cette absence d'effet du niveau de la nappe sur la PPB peut, peut être,  
1644 être liée à la profondeur des mésocosmes (30 cm). En effet dans Blodau *et al.* (2004)  
1645 et Dinsmore *et al.* (2009), les mésocosmes utilisés sont plus grands, 75 et 41 cm res-  
1646 pectivement, ont permis d'abaisser le niveau de l'eau au delà de -30 cm. Cette limite  
1647 a été rapportée plusieurs fois comme étant un seuil au delà duquel son observés des  
1648 changements importants (Blodau *et al.*, 2004; Peichl *et al.*, 2014). Ce seuil est expliqué  
1649 comme étant la limite au delà de laquelle les forces de capillarités ne permettent plus

1650 d'alimenter en eau les sphaignes (Rydin et Jeglum, 2013b; Ketcheson et Price, 2014).  
1651 Il résulte des constats précédents qu'une baisse du niveau de nappe, faisant augmenter  
1652 la RE et ne changeant pas ou peu la PPB, conduit à une baisse de l'ENE. Cette di-  
1653 minution de l'ENE est cohérente avec la littérature, que ce soit des expérimentations  
1654 en mésocosmes (Aerts et Ludwig, 1997; Blodau *et al.*, 2004), ou in-situ (Bubier *et al.*,  
1655 2003; Sonnentag *et al.*, 2010). Malgré tout l'extrapolation de ses résultats à d'autres  
1656 situations n'est pas évidente car fortement fonction du contexte. D'autre études n'ont,  
1657 par exemple, pas observé d'influence du niveau de la nappe sur la RE (Updegraff *et al.*,  
1658 2001). Par ailleurs Laiho (2006) a montré l'importance du contexte et notamment celui  
1659 de l'échelle de temps considéré qui peut impliquer des phénomènes différents et donc  
1660 avoir des conséquences différentes.

1661 La dépendance entre les flux de CH<sub>4</sub> et le niveau de la nappe, devant conduire à une  
1662 baisse des émissions quand le niveau de la nappe diminue, comme décrite dans Aerts et  
1663 Ludwig (1997), Pelletier *et al.* (2007) ou Turetsky *et al.* (2008), n'a pas été clairement  
1664 observée. Ce constat rejoins d'autres études dans lesquelles une relation inverse ou un  
1665 absence de relation a été trouvé entre le CH<sub>4</sub> et le niveau de la nappe Kettunen *et al.*  
1666 (1996); Bellisario *et al.* (1999); Treat *et al.* (2007). L'observation d'un pic de méthane  
1667 suivant de quelques jours une phase de hausse du niveau de la nappe, est également  
1668 rapportée par Kettunen *et al.* (1996). (**And so what ?**)

#### 1669 4.4.3 Effet cycles multiples



<sub>1670</sub> 5 Variation journalière de la respiration de  
<sub>1671</sub> l'écosystème (article)

<sub>1672</sub>

<sub>1673</sub>	<b>5.1 Introduction</b>	<b>109</b>
<sub>1674</sub>	5.1.1 Study sites	111
<sub>1675</sub>	5.1.2 Data acquisition	111
<sub>1676</sub>	5.1.3 Data synchronisation	112
<sub>1677</sub>	5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	112
<sub>1678</sub>	5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensi-	
<sub>1679</sub>	tivity to temperature	113
<sub>1680</sub>	5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	113
<sub>1681</sub>	<b>5.2 Résultats</b>	<b>114</b>
<sub>1682</sub>	5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE	114
<sub>1683</sub>	5.2.2 Synchronisation RE et température du sol	115
<sub>1684</sub>	5.2.3 Équations utilisées	116
<sub>1685</sub>	5.2.4 Relation entre RE et la température	117
<sub>1686</sub>	5.2.5 Évolution du Q10	118
<sub>1687</sub>	5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit	120
<sub>1688</sub>	5.2.7 Caractérisation de la tourbe	120
<sub>1689</sub>	<b>5.3 Discussion</b>	<b>120</b>
<sub>1690</sub>	5.3.1 Différence de RE entre les différents sites	120
<sub>1691</sub>	5.3.2 Temps de latence entre température et RE	124
<sub>1692</sub>	5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore la	
<sub>1693</sub>	représentation de la sensibilité de RE à la température	125

---

1695	5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit . . . . .	126
1696	5.3.5 La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à	
1697	la synchronisation . . . . .	126
1698	<b>5.4 Conclusions . . . . .</b>	<b>127</b>
1700		

## 5.1 Introduction

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

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

## 5.1. Introduction

---

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

1757 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale  
1758 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the  
1759 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel  
1760 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference  
1761 between nighttime and daytime ER.

1762 **5.1.1 Study sites**

1763 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-  
1764 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;  
1765 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,  
1766 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E  
1767 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,  
1768 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During  
1769 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm  
1770 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

1771 **5.1.2 Data acquisition**

1772 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots  
1773 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-  
1774 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the  
1775 measurements. For 72 hours, CO<sub>2</sub> fluxes were measured in the 4 plots once an hour  
1776 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-  
1777 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was  
1778 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of  
1779 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan  
1780 in order to minimize concentration gradients ([Pumpanen et al., 2004](#)). Measurement  
1781 lasted a maximum of 5 min with CO<sub>2</sub> concentration recorded every 5 seconds as well  
1782 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

1783 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide

## 5.1. Introduction

---

1784 meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air  
1785 temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,  
1786 -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

1787 After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm  
1788 diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical cha-  
1789 racterisation.

### 1790 5.1.3 Data synchronisation

1791 The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each  
1792 depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were  
1793 different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement  
1794 time was calculated for all depths at the corresponding CO<sub>2</sub> flux measurement time.  
1795 Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until  
1796 a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation  
1797 time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature  
1798 measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by  
1799 selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative  
1800 correlations caused by the phase shift were discarded.

### 1801 5.1.4 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<sub>10</sub> (5.2) and Arrhenius (5.3)

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

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

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

1802 ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30

1803 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were  
1804 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary  
1805 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression  
1806 coefficient ( $R^2$ ) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

1807 **5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER**  
1808 **sensitivity to temperature**

1809 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-  
1810 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.  
1811 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and  
1812 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature  
1813 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)  
1814 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and  
1815 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during  
1816 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred  
1817 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's  
1818 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to  
1819 assess the significance of the differences between day and night measurements.

1820 **5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat**

1821 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24  
1822 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the  
1823 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume  
1824 ( $V$ ,  $\text{cm}^3$ ) was cut and weighed ( $W_1$ , g). Then, the samples were dried at  $50^\circ\text{C}$  for 48  
1825 hours and weighed ( $W_2$ , g). Total porosity ( $\Phi_T$ , dimensionless), retention porosity ( $\Phi_R$ ,  
1826 dimensionless), effective porosity ( $\Phi_E$ , dimensionless) and bulk density ( $Bd$ ,  $\text{g cm}^{-3}$ )  
1827 were calculated as follows :

$$\Phi_T = 1 - \left[ \frac{\left( \frac{W2}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.4)$$

$$\Phi_R = 1 - \left[ \frac{\left( \frac{(W1-W2)}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.5)$$

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

$$Bd = \frac{W2}{V} \quad (5.7)$$

1828 Peat density ( $\rho_{peat}$ ) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then  
1829 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental  
1830 analyser (Thermo Flash analyser).

1831 

## 5.2 Résultats

1832 

### 5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE

1833 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT  
1834 which was  $20.8 \pm 7.4$  °C, (Figure 5.1 – H). The lowest mean temperature and amplitude  
1835 were found at BDZ :  $14.4 \pm 3.3$  °C (Figure 5.1 – E). In LDM and FRN, the mean surface  
1836 air temperatures were respectively  $14.9 \pm 8.7$  °C and  $15.0 \pm 10.3$  °C (Figure 5.1 – F,  
1837 G) Surface air temperature was the highest in FRN.

1838 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :  
1839  $14.1 \pm 1.5$  °C and  $20.3 \pm 1.7$  °C respectively, whereas the opposite was observed in FRN  
1840 and LDM with  $16.3 \pm 2.4$  °C and  $15.9 \pm 1.0$  °C respectively. Mean soil temperatures  
1841 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm  
1842 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.  
1843 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a  
1844 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature  
1845 amplitude.

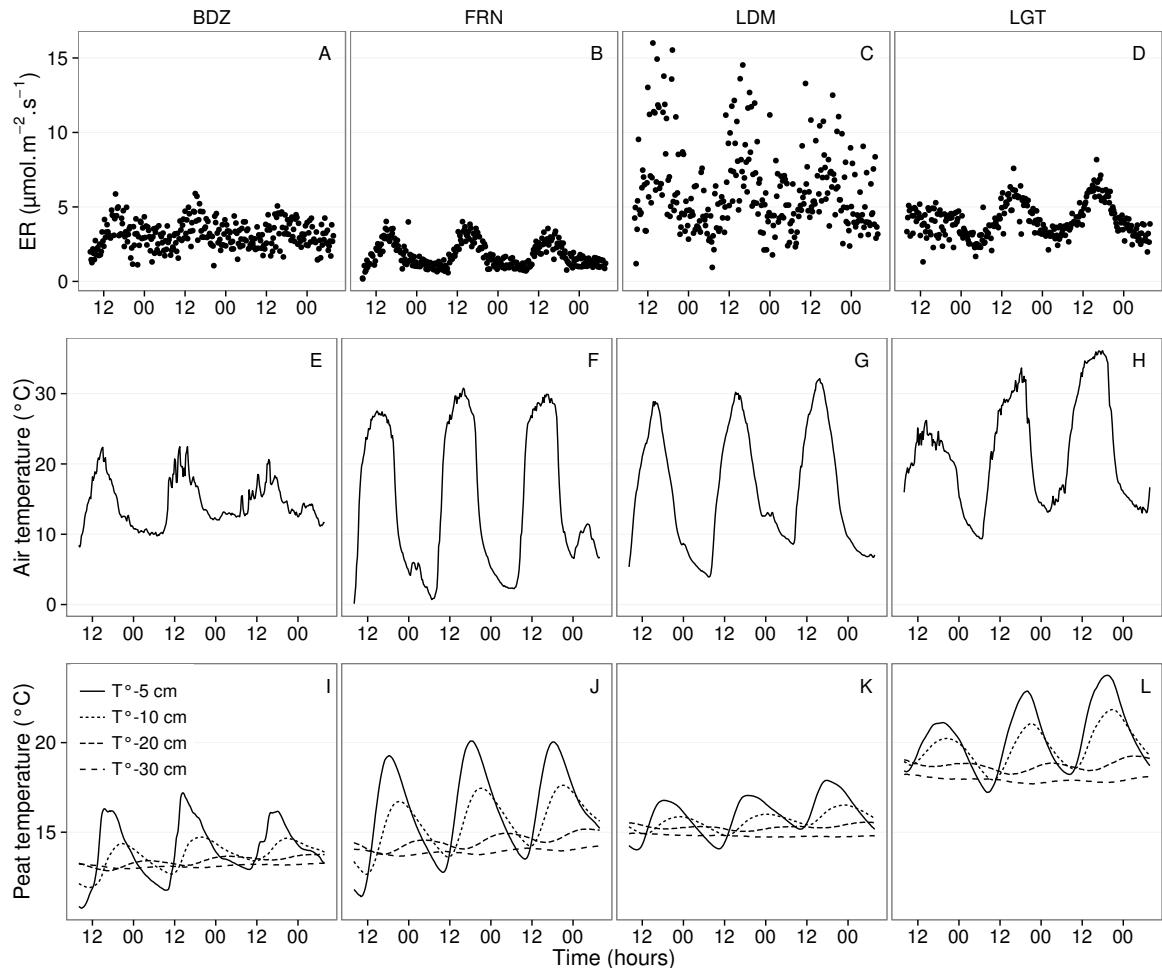


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

1846 In terms of ER, mean and variability were the lowest in FRN among all sites ( $1.75$   
 1847  $\pm 0.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Figure 5.1 – B). The highest variability and mean ER ( $6.13 \pm$   
 1848  $2.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Figure 5.1 – C) were observed in LDM. On this site replicates had  
 1849 different behaviours even though they were close to each other and in a similar environ-  
 1850 ment. In BDZ and LGT, ER mean values were  $3.12 \pm 0.92$  and  $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
 1851 respectively (Figure 5.1 – A, B)

### 1852 5.2.2 Synchronisation RE et température du sol

1853 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the  
 1854 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-  
 1855 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature

## 5.2. Résultats

measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled,  $R^2=0.94$ ,  $p<0.001$ ; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and measurement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites. BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

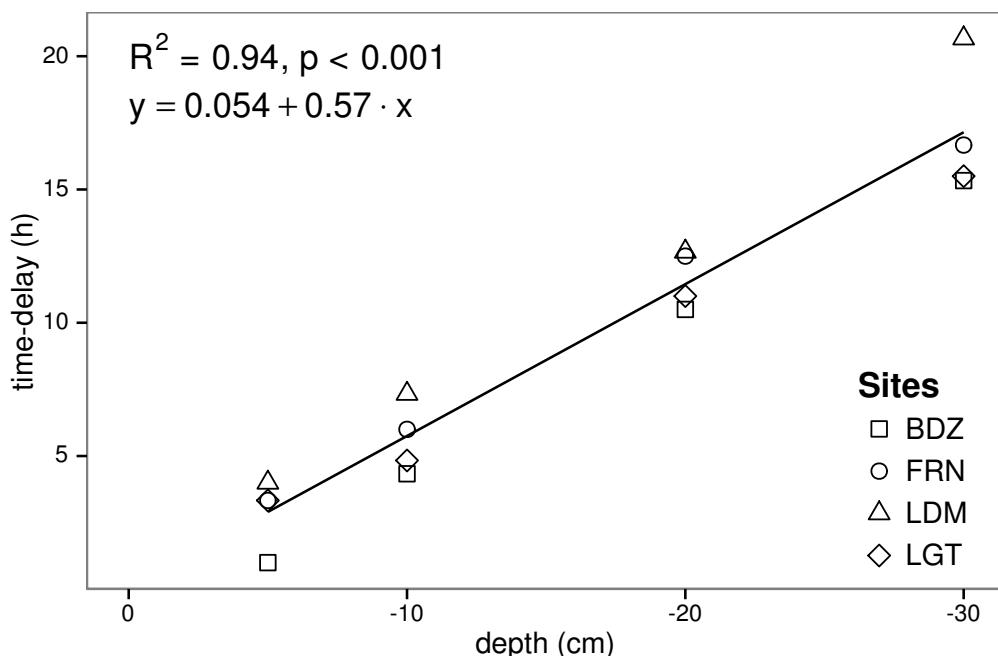


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

### 5.2.3 Équations utilisées

For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the differences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in  $R^2$  values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,

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

1870 whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In  
 1871 most cases the linear model led to a slightly better  $R^2$  than the others. As the differ-  
 1872 ences between equations were small, however, we will describe the exponential model  
 1873 in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the  
 1874 ER–temperature relationship and (ii) the  $Q_{10}$  value can be derived from this equation.  
 1875 This will allow the comparison of the results of our study to others.

#### 1876 5.2.4 Relation entre RE et la température

1877 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was  
 1878 better in LGT and FRN ( $R^2 > 0.55$ ) than in LDM and LDM ( $R^2 < 0.35$ ) (Table 5.1).  
 1879 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-  
 1880 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-  
 1881 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit ( $R^2$ ) increased on average  
 1882 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement

## 5.2. Résultats

---

varied however between sites. For instance, at -5 cm depth  $R^2$  between synchronised and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth (Figure 5.3).

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

### 5.2.5 Évolution du Q<sub>10</sub>

The Q<sub>10</sub> stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth respectively (Figure 5.4). Average Q<sub>10</sub> values at the surface and -10 cm depth were very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q<sub>10</sub> values fell almost to 0, while for non-synchronised data Q<sub>10</sub> values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q<sub>10</sub> values estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of

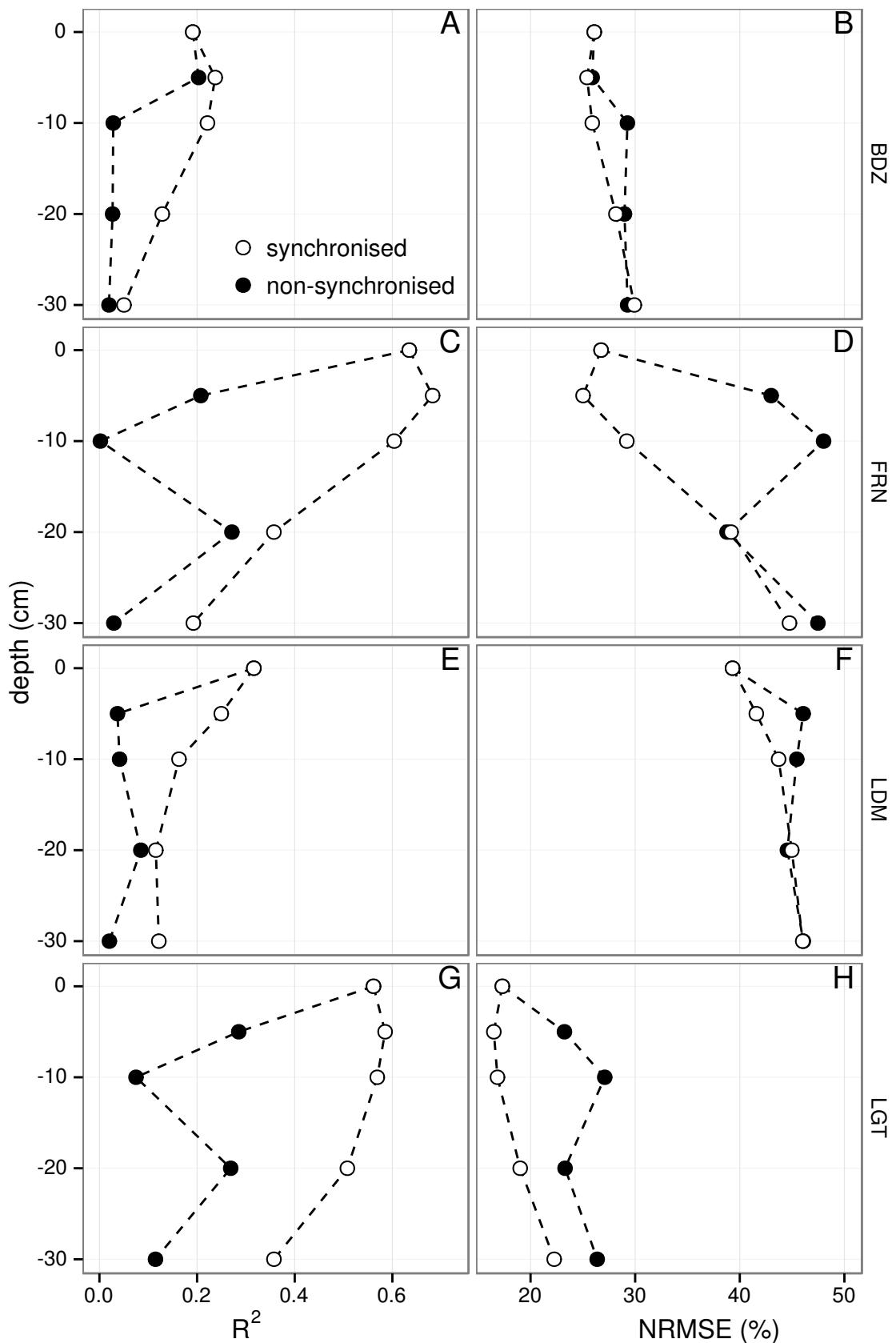


FIGURE 5.3 – Profile of  $R^2$  and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

### **5.3. Discussion**

---

1911 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and  
1912 non-synchronised data. Below this depth,  $Q_{10}$  estimated with both methods either de-  
1913 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic  
1914 values (Figure 5.4).

#### **1915 5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit**

1916 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and  
1917 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for  
1918 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the  
1919 differences :  $p < 0.001$  with and  $p < 0.01$  without synchronisation respectively. The  
1920 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5  
1921 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using  
1922 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a  
1923 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all  
1924 the other cases.

#### **1925 5.2.7 Caractérisation de la tourbe**

1926 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H  
1927 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at  
1928 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

## **1929 5.3 Discussion**

### **1930 5.3.1 Différence de RE entre les différents sites**

1931 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those  
1932 of peatlands found in the literature. [Bortoluzzi \*et al.\* \(2006\)](#), for instance, found ER  
1933 values ranging from 2 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October

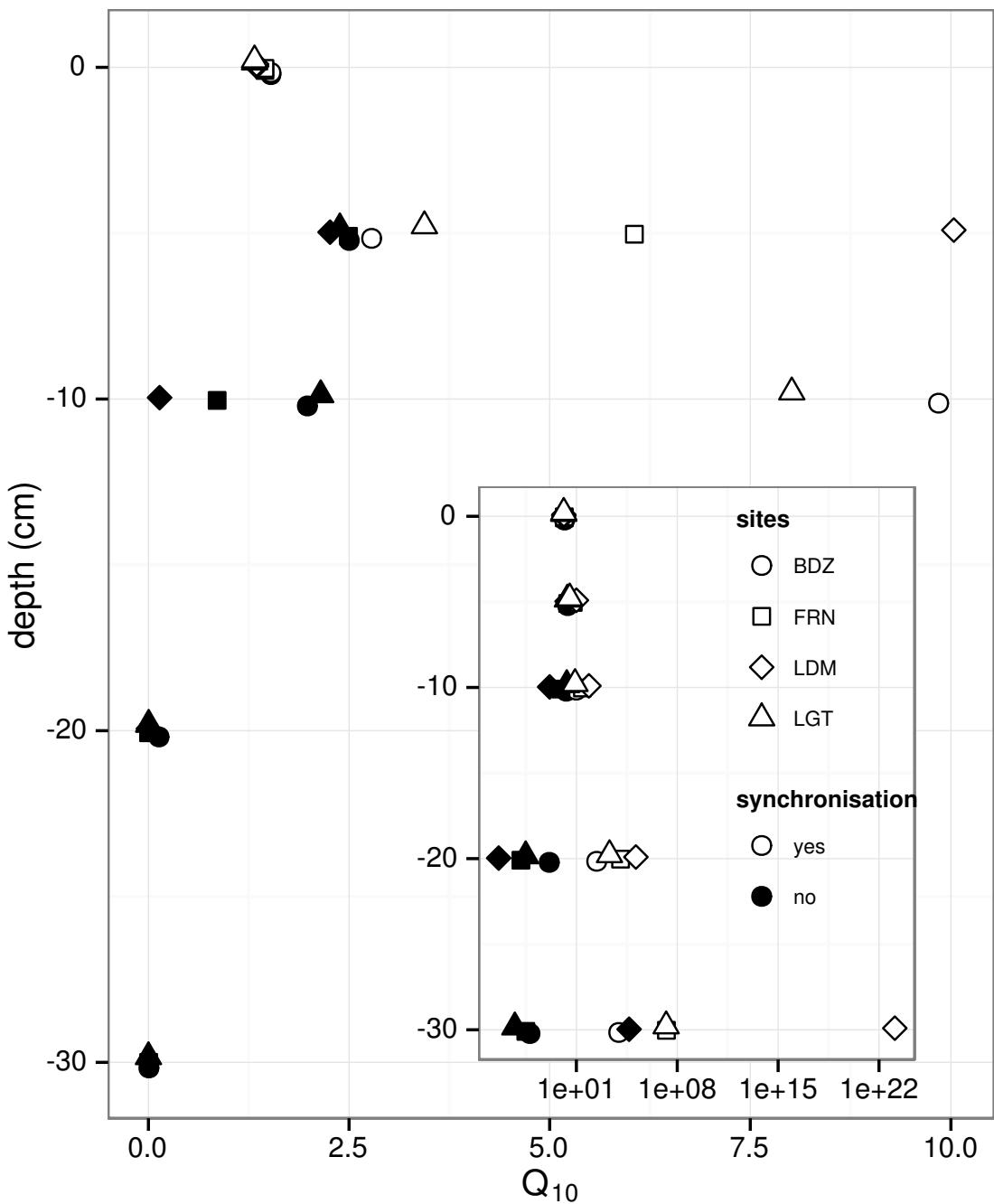


FIGURE 5.4 – Profile of  $Q_{10}$  with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

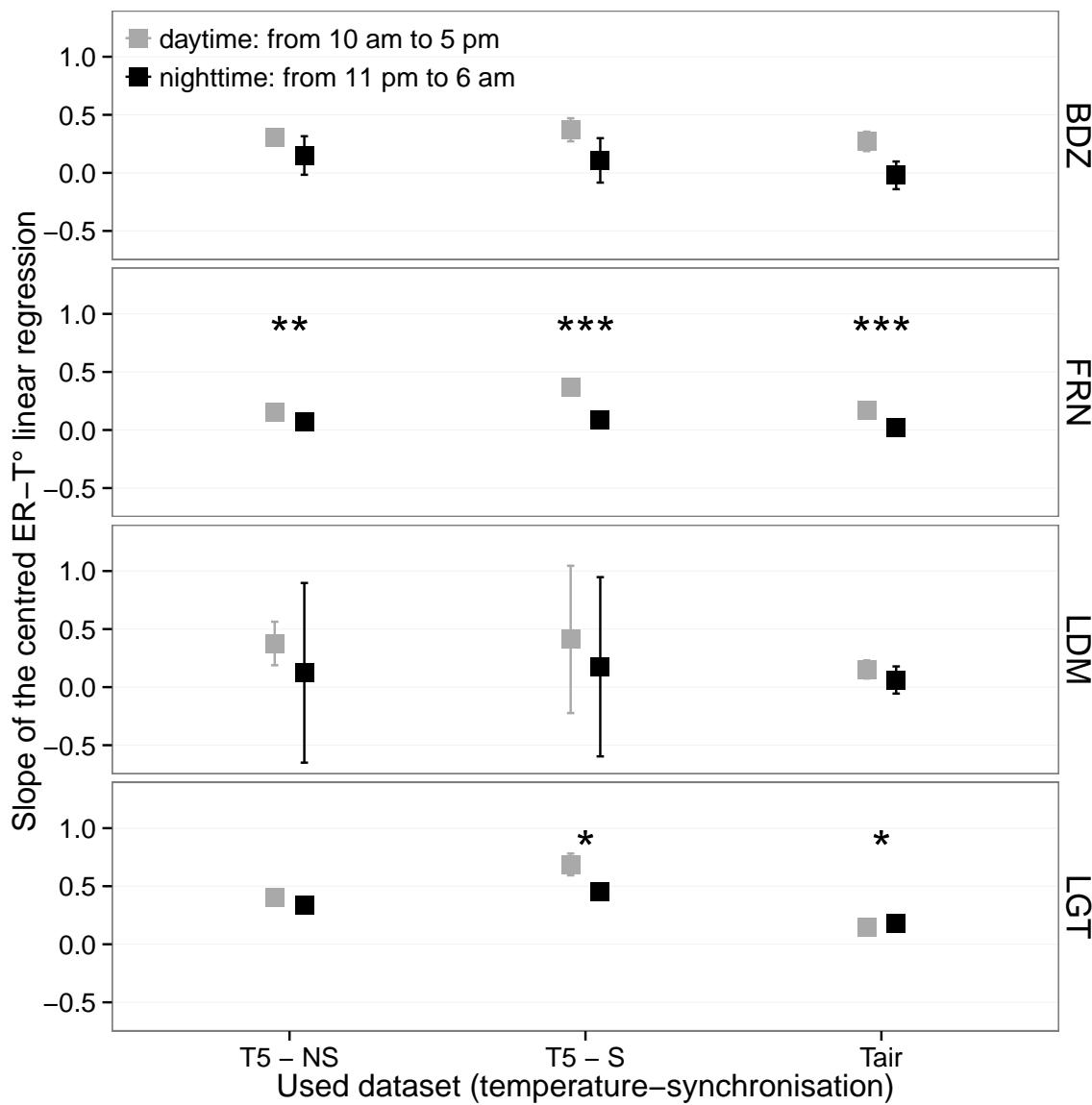


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

Tableau 5.2 – Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity,  $\Phi_T$ ,  $\Phi_R$ ,  $\Phi_E$  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	$\Phi_T$	$\Phi_R$	$\Phi_E$	solid	Bd
<b>Bernadouze</b>									
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	0.1	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
<b>Frasne</b>									
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
<b>Landemarais</b>									
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
<b>La Guette</b>									
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

### 5.3. Discussion

---

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

#### 5.3.2 Temps de latence entre température et RE

Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-  
lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relation-  
ship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM  
had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours  
per centimetre, was higher than those found by [Pavelka \*et al.\* \(2007\)](#) in a forest and  
[in a grassland ecosystem](#) and by [Parkin et Kaspar \(2003\)](#) on two agricultural soils (0.4  
and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil  
has a lower thermal diffusivity than mineral soils ([Farouki, 1981](#); [Arya, 2001](#)). LDM

1962 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected  
1963 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the  
1964 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements  
1965 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the  
1966 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER  
1967 fluxes.

### 1968 **5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore** 1969 **la représentation de la sensibilité de RE à la température**

1970 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological  
1971 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-  
1972 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this  
1973 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation  
1974 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation  
1975 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised  
1976 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations  
1977 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-  
1978 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by  
1979 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the  
1980 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases  
1981 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.  
1982 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion  
1983 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a  
1984 phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher  
1985 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-  
1986 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher  $R^2$  and lower NRMSE values  
1987 than those using surface air temperature.

**5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit**

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

**5.3.5 La sensibilité du Q<sub>10</sub> à la profondeur de la température et à la synchronisation**

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

## 2014 5.4 Conclusions

2015 We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different  
2016 depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every  
2017 centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account  
2018 these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10  
2019 centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between  
2020 daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist  
2021 in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature am-  
2022 plitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical  
2023 coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations  
2024 ([Vargas et al., 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it  
2025 cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties,  
2026 or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different  
2027 depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small  
2028 solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be  
2029 carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature pro-  
2030 file and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may  
2031 be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.



<sup>2032</sup> Synthèse et perspectives

## 5.5. Bilan du bilan (de C) ?

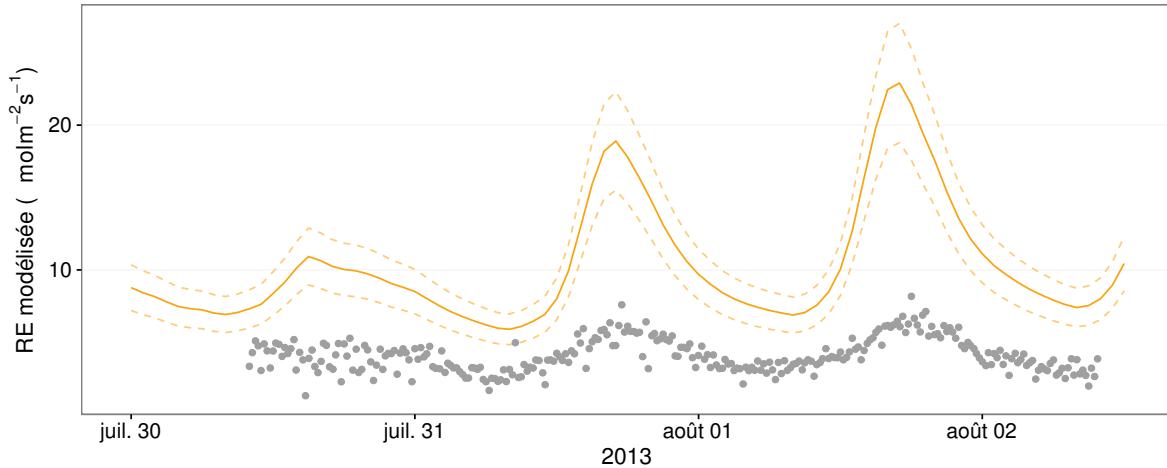


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013

2033 schéma conceptuel ? Modèles globaux (ORCHID, chloée)

## 2034 5.5 Bilan du bilan (de C) ?

2035 Flux fort

2036 sensibilité param forte

2037 Modèles multi annuel et prise en compte de la végétation

2038 Quid des variations journalières dans un bilan annuel ? (Figure 5.6)

2039 Les prendre en compte améliorerait-il les modèles

2040 modèles globaux ? **limitations des équations** : Plus généralement, la majorité des  
2041 tourbières sont sous la neige une partie de l'année, ce qui n'arrive que rarement sur  
2042 la tourbière de La Guette et une partie possède également des zones d'eau libre, qui  
2043 n'existent pas sur ce site.

2044 modèles globaux et profondeur de tourbe

<sub>2045</sub> 5.6 Résilience de la tourbe par rapport aux  
<sub>2046</sub> 2 années sèches qui précèdent le BdC  
<sub>2047</sub> (lien chap 3 et 4)

<sub>2048</sub> 5.7 Ouverture vers d'autre méthodes de me-  
<sub>2049</sub> sures

- <sub>2050</sub> — chambre automatique (lien chap 5, et chap 3 ?)  
<sub>2051</sub> — tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3 ?)



2052    

## Bibliographie

- 2053    AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect  
2054    trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*  
2055    *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- 2056    ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter  
2057    CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*  
2058    *chemistry*, 44(2):163–186.
- 2059    ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,  
2060    NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance  
2061    for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- 2062    ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques  
2063    for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*  
2064    *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- 2065    ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,  
2066    CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS  
2067    (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*  
2068    *Sci.*, 37(1):117.
- 2069    ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*  
2070    *Geophysics Series*. Academic Press.
- 2071    AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITTLA,  
2072    E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO<sub>2</sub> exchange of a sedge fen  
2073    in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- 2074    BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).  
2075    Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-  
2076    thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- 2077    BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil*  
2078    *Sci.*, 47(2):151–163.
- 2079    BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELELLI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,  
2080    RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,  
2081    CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGO-  
2082    LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,  
2083    C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-  
2084    take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- 2085    BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls  
2086    on CH<sub>4</sub> emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–  
2087    91.

- 2088 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.  
2089     *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2090 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland  
2091     mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2092 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in  
2093     the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2094 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.  
2095     (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-  
2096     generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2097 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).  
2098     Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.  
2099     *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2100 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).  
2101     Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide  
2102     Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2103 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).  
2104     Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in a boreal peatland  
2105     complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2106 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).  
2107     Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the  
2108     zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,  
2109     9(4):455–470.
- 2110 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge  
2111     of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2112 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions  
2113     stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :  
2114     Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell  
2115     Environ.*, 33(3):394–407.
- 2116 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-  
2117     DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,  
2118     ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-  
2119     WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,  
2120     HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.  
2121     et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-  
2122     thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2123 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,  
2124     H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et  
2125     OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :  
2126     a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.

- 2127 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,  
 2128 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional  
 2129 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*  
 2130 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,  
 2131 pages 847–940.
- 2132 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).  
 2133 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2134 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,  
 2135 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and  
 2136 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*  
 2137 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovern-*  
 2138 *mental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2139 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-  
 2140 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2141 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested  
 2142 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.  
 2143 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2144 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on  
 2145 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2146 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).  
 2147 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive  
 2148 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2149 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO<sub>2</sub> emission from a northern  
 2150 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2151 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual  
 2152 Q<sub>10</sub> of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature  
 2153 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2154 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations  
 2155 in the relationship between CO<sub>2</sub> efflux and temperature : A case study. *CATENA*,  
 2156 123:263–269.
- 2157 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration  
 2158 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q<sub>10</sub>. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2159 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect  
 2160 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,  
 2161 318(1-2):229–242.
- 2162 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of  
 2163 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2164 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature.  
 2165 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.

- 2166 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.  
2167 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 2168 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model  
2169 of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2170 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,  
2171 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 2172 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-  
2173 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate  
2174 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2175 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).  
2176 *Sols et Environnement*, (2e édn), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,  
2177 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2178 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.  
2179 (2011). In situ quantification of CH<sub>4</sub> bubbling events from a peat soil using a new  
2180 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2181 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable  
2182 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2183 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).  
2184 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular  
2185 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2186 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of  
2187 annual CO<sub>2</sub> flux of temperate peat soils under permanent grassland management.  
2188 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2189 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-  
2190 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity  
2191 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2192 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-  
2193 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOLLAUD, B. et  
2194 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements  
2195 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*  
2196 *nology*, 22(7):1–17.
- 2197 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*  
2198 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 2199 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-  
2200 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*  
2201 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2202 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO<sub>2</sub>  
2203 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.

- 2204 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*  
2205 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 2206 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition  
2207 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2208 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of  
2209 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,  
2210 1(11):763–766.
- 2211 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,  
2212 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.  
2213 (2007). Variability of annual CO<sub>2</sub> exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,  
2214 4(5):803–816.
- 2215 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls  
2216 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*  
2217 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 2218 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of  
2219 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2220 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,  
2221 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-  
2222 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-  
2223 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER,  
2224 A., SEGGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,  
2225 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and  
2226 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :  
2227 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2228 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International  
2229 mire conservation group.
- 2230 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the  
2231 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on  
2232 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2233 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-  
2234 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate  
2235 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 2236 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance  
2237 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using  
2238 comparative assessment of CO<sub>2</sub> fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2239 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,  
2240 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVAL, M. L.,  
2241 DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓTTIR, A., HU, F. S.,  
2242 JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKN, A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H.,  
2243 MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et

- 2245 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).  
2246 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 2247 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-  
2248 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2249 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of  
2250 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohy-  
2251 drology*, 7(2):771–782.
- 2252 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,  
2253 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from  
2254 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2255 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO<sub>2</sub> flux in a Minnesota peatland.  
2256 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2257 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,  
2258 19(4):409–421.
- 2259 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting  
2260 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):  
2261 2011–2024.
- 2262 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-  
2263 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume  
2264 820, pages 37–51.
- 2265 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society  
2266 Jyskä.
- 2267 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-  
2268 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2269 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss  
2270 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- 2271 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,  
2272 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the  
2273 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*,  
2274 5(2):1475–1491.
- 2275 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo  
2276 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,  
2277 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2278 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of  
2279 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.  
2280 Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 2281 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem  
2282 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–  
2283 317.

- 2284 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in  
2285 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.  
2286 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2287 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants  
2288 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr  
2289 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis*  
2290 and *Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2291 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects  
2292 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.  
2293 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2294 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et  
2295 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic  
2296 Press, Burlington.
- 2297 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,  
2298 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,  
2299 Burlington.
- 2300 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.  
2301 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161  
2302 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2303 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,  
2304 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands  
2305 and atmospheric CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2306 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-  
2307 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-  
2308 SEN, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).  
2309 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-  
2310 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 2311 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum  
2312 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.  
2313 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2314 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*  
2315 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2316 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.  
2317 (2002). Plant biomass and production and CO<sub>2</sub> exchange in an ombrotrophic bog.  
2318 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 2319 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon  
2320 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming  
2321 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–  
2322 1111.

- 2323 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2325 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :  
2326 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2327 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon  
2328 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2329 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).  
2330 Dependence of the  $Q_{10}$  values on the depth of the soil temperature measuring point.  
2331 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2332 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,  
2333 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing  
2334 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide  
2335 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2336 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,  
2337 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed,  
2338 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2339 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel  
2340 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–  
2341 527.
- 2342 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil  
2343 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2344 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios :  
2345 Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.  
2346 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2347 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,  
2348 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,  
2349 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON,  
2350 J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,  
2351 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.
- 2355 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,  
2356 S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSENS, I., YUSTE,  
2357 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG,  
2358 G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO<sub>2</sub> efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.
- 2361 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil  
2362 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.

- 2363 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*  
 2364 *et collines*. Forêt privée française.
- 2365 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*  
 2366 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*  
 2367 *qu'amendée en 1982 et 1987.*
- 2368 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for  
 2369 very long optical paths. *Appl. Opt.*, 46(22):5408.
- 2370 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la  
 2371 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2372 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,  
 2373 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded  
 2374 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*  
 2375 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2376 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,  
 2377 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2378 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Productivity and peat accumulation. In *The biology*  
 2379 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2380 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of  
 2381 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2382 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO<sub>2</sub> emissions  
 2383 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,  
 2384 39B(1-2):140–154.
- 2385 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).  
 2386 The contribution of plant roots to CO<sub>2</sub> fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,  
 2387 23(2):126–131.
- 2388 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in  
 2389 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43(4):449–528.
- 2390 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,  
 2391 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands  
 2392 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,  
 2393 303(5656):353–356.
- 2394 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the  
 2395 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes  
 2396 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 2397 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,  
 2398 Jyväskylä, Finland.
- 2399 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and  
 2400 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,  
 2401 9(2):278–287.

- 2402 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr  
2403 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 2404 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-  
2405 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 2406 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale  
2407 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH<sub>4</sub> flux in a temperate  
2408 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2409 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a  
2410 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,  
2411 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- 2412 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in  
2413 the CO<sub>2</sub> balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,  
2414 118(1-3):371–387.
- 2415 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-  
2416 DEN, J. W. et MC GUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and  
2417 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan  
2418 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 2419 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating  
2420 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and  
2421 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 2422 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.  
2423 (2001). Response of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions from peatlands to warming and water  
2424 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 2425 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,  
2426 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).  
2427 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO<sub>2</sub>  
2428 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 2429 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-  
2430 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data  
2431 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 2432 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion  
2433 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water  
2434 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 2435 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned  
2436 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 2437 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two  
2438 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 2439 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,  
2440 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated  
2441 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.

- 2442 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,  
2443 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N  
2444 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–  
2445 120.
- 2446 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-  
2447 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and  
2448 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 2449 WHALEN, S. (2005). Biogeochemistry of Methane Exchange between Natural Wetlands  
2450 and the Atmosphere. *Environmental Engineering Science*, 22(1):73–94.
- 2451 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).  
2452 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total  
2453 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2454 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.  
2455 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 2456 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3  
2457 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,  
2458 44(5):907–920.
- 2459 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-  
2460 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,  
2461 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series  
2462 Washington, DC.
- 2463 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global  
2464 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2465 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février  
2466 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO<sub>2</sub> in a temperate herbaceous peatland  
2467 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

# Index

## A

2468 atterrissage ..... 11

## C

2471 carbone

2472 stock ..... 12

2473 changements globaux ..... 2, 14

## E

2475 échange net de l'écosystème

2476 contrôle ..... 21

## P

2478 paludification ..... 11

2479 photosynthèse ..... 17

2480 production primaire brute

2481 contrôle ..... 21

## R

2483 respiration ..... 18

2484 de l'écosystème ..... 18

2485 contrôle ..... 20

2486 du sol ..... 18

## S

2488 services écologiques ..... 3

## T

2490 tourbières ..... 8–16

2491 distribution ..... 11

2492 formation ..... 11

2493 surface ..... 10

2494 utilisation ..... 14

2495 tourbification ..... 10

## Z

2496 zone humide ..... 8

<sup>2498</sup> Annexes

<sub>2499</sub> A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

<sub>2500</sub> B protocole végétation

<sub>2501</sub> Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en  
<sub>2502</sub> place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de  
<sub>2503</sub> pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en  
<sub>2504</sub> place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la  
<sub>2505</sub> mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

<sub>2506</sub> **La strate arbustive**

<sub>2507</sub> Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en  
<sub>2508</sub> mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,  
<sub>2509</sub> jusqu'au sommet de l'individu.

<sub>2510</sub> **La strate herbacée**

<sub>2511</sub> Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir  
<sub>2512</sub> les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver  
<sub>2513</sub> les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas  
<sub>2514</sub> permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces  
<sub>2515</sub> ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

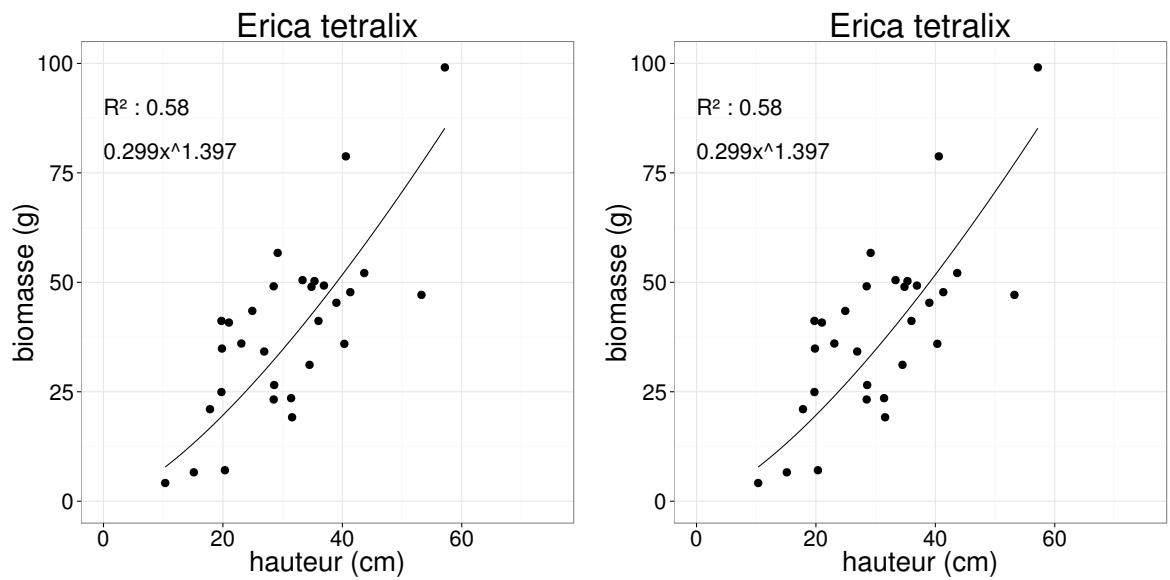


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

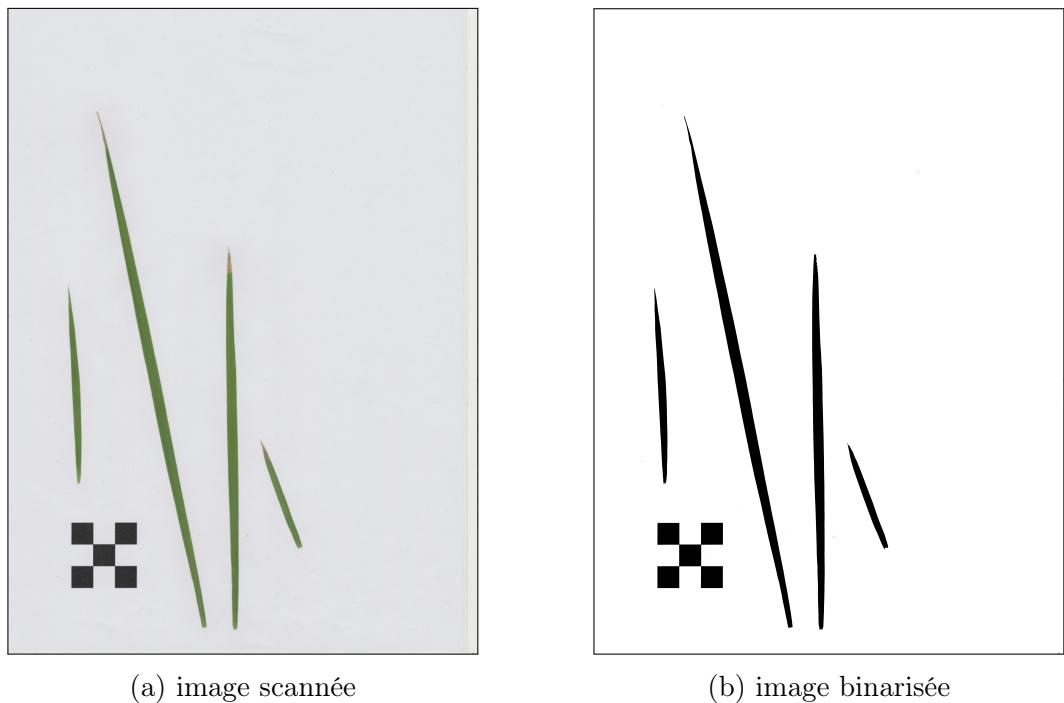


FIGURE 9 – Scanne des feuilles

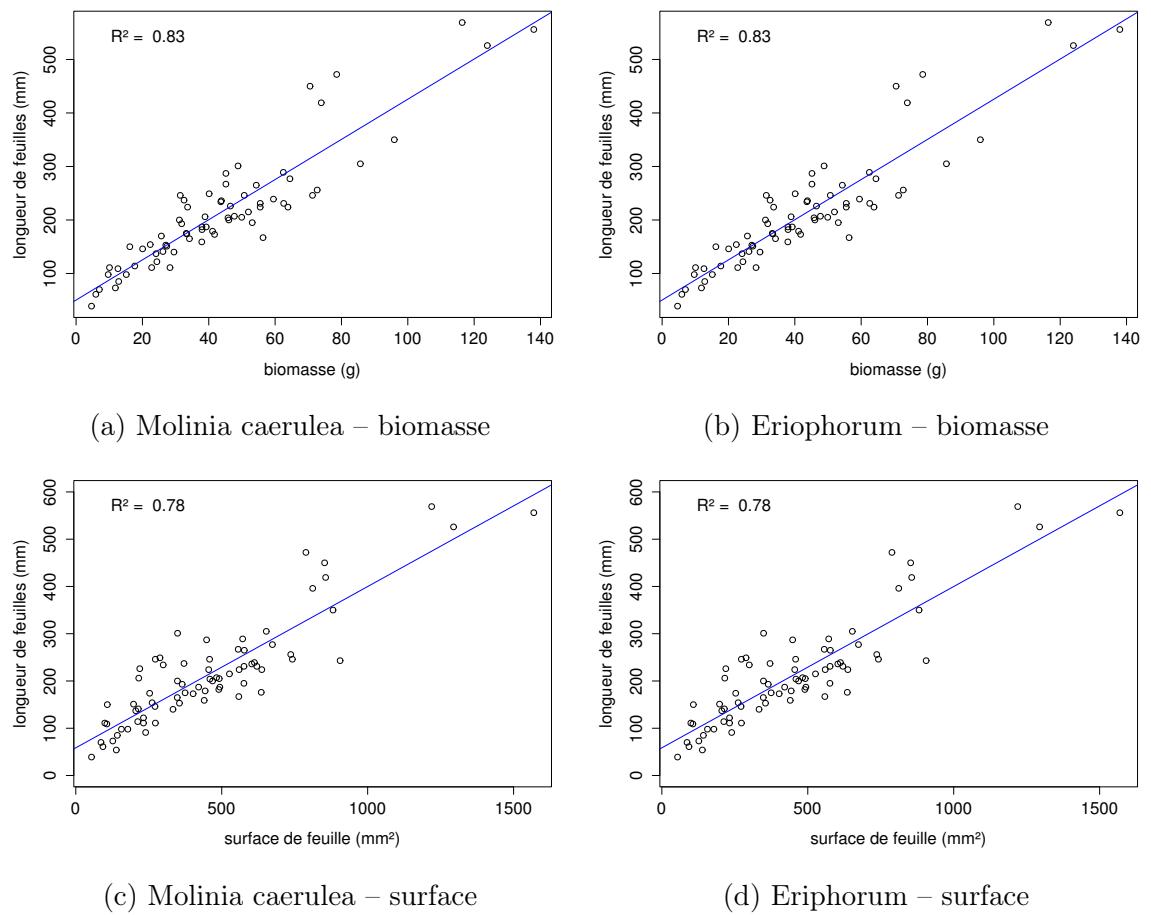


FIGURE 10 – Calibration de la biomasse herbacées pour *Molinia Caerulea* (a), pour *Eriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *Molinia Caerulea* (c), pour *Eriophorum* (d) en fonction de la hauteur

<sub>2517</sub> C CARBIODIV

<sub>2518</sub> D package m70r

[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 Domitianus gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immode dicte scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepit scripta, qui conpertis 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 Domitianus gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immode dicte scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepit scripta, qui conpertis Antiochiae gestis per minorem Armeniam lapsus Constantinopolim petit.

Mots clés : mot 1, mot 2, ...