

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

Table des matières	iii
Liste des figures	x
Liste des tableaux	xii
Remerciements	xiii
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	5
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	6
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	6
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	12
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	14
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	18
1.2.1 GES et tourbières	18
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	19
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	24
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	31
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	34
1.3 Objectifs du travail	37
2 Sites d'études et méthodologies employées	39
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
2.2 Autres sites du service national d'observation	45
2.3 Mesures de flux de gaz	46
2.3.1 Les mesures de CO ₂	46
2.3.2 Les mesures de CH ₄	48
2.3.3 Le calcul des flux	50
2.4 Facteurs contrôlants	50
2.4.1 acquisitions automatisées	50
2.4.2 acquisitions manuelles	51

3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	53
3.1 Introduction	54
3.2 Procédure expérimentale et analytique	55
3.2.1 Design expérimental	55
3.2.2 Variables élaborées utilisées	58
3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C	59
3.2.4 Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	63
3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	63
3.2.6 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	64
3.3 Résultats	66
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	66
3.3.2 Estimation des flux de GES	73
3.3.3 Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	81
3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	87
3.4 Discussion	93
3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème	93
3.4.2 Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	96
3.4.3 Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	100
3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	103
4 Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	107
4.1 Introduction	108
4.2 Procédure expérimentale	110
4.2.1 Expérimentation A	111
4.2.2 Expérimentation B	112
4.2.3 Analyse des données	113
4.3 Résultats	113
4.3.1 Expérimentation A	113
4.3.2 Expérimentation B	121
4.3.3 Comparaison des deux expérimentations	126
4.4 Discussion	129
4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	129
4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz . .	130
4.4.3 Effet cycles multiples	132
5 Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)	135
5.1 Introduction	136
5.1.1 Study sites	138
5.1.2 Data acquisition	138
5.1.3 Data synchronisation	139
5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	139
5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	140
5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	140
5.2 Results	141
5.2.1 Air temperature and ER variability	141

5.2.2	ER and soil temperature synchronisation	143
5.2.3	Model implementation	144
5.2.4	ER and temperature relationship	145
5.2.5	Q_{10} evolution	147
5.2.6	Daytime and nighttime differences	147
5.2.7	Peat characterisation	147
5.3	Discussion	150
5.3.1	ER differences between sites	150
5.3.2	Time-delay between temperature and ER	151
5.3.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	152
5.3.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements .	153
5.3.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation . .	153
5.4	Conclusions	154
	Conclusions et perspectives	155
	Références bibliographiques	161
	Index	175
	Annexes	177
A	Photos supplémentaires	178
B	protocole végétation	178
C	Le projet CARBIODIV	181
D	package m70r	181
E	Résultats des ACP	183
E.1	ACP des flux de CO ₂ et des facteurs contrôlants (sans CH ₄) .	183
E.2	ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH ₄)	184
F	Calibrations flux de GES et facteurs contrôlant	184
G	Cartes des flux par placettes	186
G.1	PPB	186
G.2	RE	187
H	Tableau modélisation par groupe de végétation	188
I	Tableau de données bibliographiques	190

LISTE DES FIGURES

1.1	Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.	10
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)	11
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013c)	12
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006).	17
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 ^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95 ^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012)(IPCC2013).	17
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	19
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère	20
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	25
1.9	Productivités moyennes des espèces de sphagnes en g m ⁻² an ⁻¹ . Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après Gunnarsson (2005)	27
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	33

1.11 Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les couleurs montrent quels flux sont pris en compte dans le bilan, la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	34
2.1 Localisation des sites d'études appartenant au SNOT	40
2.2 Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)	42
2.3 Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	43
2.4 Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	44
2.5 Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	44
2.6 Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014 . .	44
2.7 Mesures de CO_2	47
2.8 SPIRIT	48
3.1 Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.	56
3.2 Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/	61
3.3 Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	65
3.4 Évolution du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).	66
3.5 Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015, Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le compose	67
3.6 Évolution moyenne des températures de l'air (Tair) et du sol à -5 , -30 , -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurée dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015	67
3.7 Cinétique des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.	69
3.8 Cinétique des flux de CO_2 moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.	70
3.9 Évolution des flux de méthane moyen sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard. . .	71
3.10 Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en °C)	72

3.11 Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h).	74
3.12 Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h).	76
3.13 Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e).	78
3.14 Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c et f).	78
3.15 Évolution du R^2 de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.	80
3.16 Calibration des flux de CH_4 avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphe d, e et f).	81
3.17 Flux de CO_2 interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	82
3.18 Flux de CO_2 interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	83
3.19 Flux de CO_2 interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	84
3.20 Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet <i>et al.</i> (2013).	86
3.21 Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème	87

3.22 Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.	89
3.23 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette (N=20). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	91
3.24 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette (N=17). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	92
3.25 Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)	93
3.26 Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	96
3.27 Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	97
3.28 Relation entre les flux de CH ₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).	99
3.29 Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	100
3.30 Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.	103
3.31 Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe 5 recense les références utilisées.	106
4.1 Dispositif expérimental : les mésocosmes sont installés dans un trou creusé dans le sol. Ils sont isolés de ce dernier par une bâche imperméable et, pour l'expérimentation B, des sondes de température reliées à une station météorologique sont installées à différentes profondeurs.	110
4.2 Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire et protégés de la pluie (en bas).	114
4.3 Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation A. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.	115
4.4 Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	117

4.5	Expérimentation B : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	118
4.6	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation B. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.	122
4.7	Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	123
4.8	Expérimentation B : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	124
4.9	Relations entre les flux de GES, CH ₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.	127
4.10	Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a * \exp(b * Température)$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH ₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentation (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation A et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation B.	128
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	142
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	143
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.	146
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).	148
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).	149

5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par les modèle RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.	159
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	178
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	179
9	Scanne des feuilles	179
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	180
11	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO ₂	181
12	Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	183
13	Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	184
14	Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à gauche la distribution des résidus.	185
15	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle PPB-2	186
16	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-1	187
17	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-3	187

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	13
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	15
3.1	Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement le sont sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement le sont ponctuellement (station météorologique).F	57
3.2	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	77
3.3	Bilan annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.	83
3.4	Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan	84
3.5	Bilan des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)	89
3.6	Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avec différentes combinaisons de modèles. La dernière colonne représente de bilan de CO_2 à l'échelle de l'écosystème.	90
4.1	Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivie d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour l'équilibrer avec leur nouvel environnement	111
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).	144

5.2	Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, Φ_T , Φ_R , Φ_E respectively in $m^3.m^{-3}$, solid peat volumic fraction in $m^3.m^{-3}$ and the bulk density (Bd) in $g.cm^{-3}$	150
3	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	188
4	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de PPB par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	189
5	Références et données utilisés	190



REMERCIEMENTS

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



INTRODUCTION

Vers 1610, Jan Baptist Van Helmont, chimiste, physiologiste et médecin, découvre le dioxyde de carbone (CO_2) qu'il nomme « gaz sylvestre » (Philippe de Souabe-Zyriane, 1988). À cette époque pré-industrielle (avant 1800), les concentrations en CO_2 sont généralement estimées à 280 ppm¹ (Siegenthaler et Oeschger, 1987). En 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise pour la première fois un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration de CO_2 de l'atmosphère dans l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence importante de ses mesures lui permirent de mettre en évidence pour la première fois les variations journalières et saisonnières des concentrations en CO_2 atmosphérique, mais d'évaluer également à plus long terme leur tendance haussière (Harris, 2010). Depuis l'époque pré-industrielle les concentrations en CO_2 ont en effet légèrement augmenté et sont alors estimées à moins de 320 ppm (Pales et Keeling, 1965). Ce constat a probablement joué un rôle dans la prise de conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude du changement climatique et plus largement des changements globaux. En 2013, le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC) a publié son 5^e rapport sur le changement climatique qui souligne l'importance des émissions de Gaz à Effet de Serre (GES) dans le changement climatique (Stocker *et al.*, 2013). Au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm a été dépassée dans tout l'hémisphère nord selon un communiqué de l'Organisation Météorologique Mondiale (http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_991_fr.html).

À l'échelle globale, l'humanité par la consommation des combustibles fossiles et par la production de ciment, émet dans l'atmosphère environ $7,8 \text{ PgC an}^{-1}$ ($7,8 \times 10^{15} \text{ gC an}^{-1}$) (Ciais *et al.*, 2014). Les flux « naturels » entre l'atmosphère et la biosphère sont d'un ordre de grandeur supérieur : 98 et 123 PgC an^{-1} pour la respiration (CO_2 et CH_4 principalement) et la photosynthèse au sens large (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer *et al.*, 2010). L'importance de ces flux renforce la nécessité de les comprendre et si possible de les prédire, car une modification de leur dynamique même faible pourrait avoir des conséquences importantes. Les écosystèmes naturels, en plus d'en échanger de façon

1. Partie par million

importante avec l'atmosphère, stockent du carbone de façon importante : entre 1500 et 2000 PgC pour les sols par rapport aux 750 à 800 PgC stockés dans l'atmosphère.

Parmi les écosystèmes terrestres, les tourbières fonctionnent naturellement comme des puits de carbone : elles stockent du carbone grâce des conditions de saturation en eau importante. Elles ne représentent que 2 à 3 % des terres émergées mais contiennent entre 270 et 455 PgC, faisant de ces écosystèmes des stocks importants ([Gorham, 1991](#); [Turunen *et al.*, 2002](#)) : d'abord parce qu'ils sont relativement concentrés en terme de surface, mais également car situés majoritairement dans les hautes latitudes de l'hémisphère nord, là où le réchauffement climatique attendu est le plus important. Ces écosystèmes ont pendant longtemps été considérés comme néfastes et impropre. D'ailleurs une grande partie d'entre eux ont été drainés pour être exploités, que ce soit pour utiliser la tourbe comme combustible ou comme substrat horticole, ou que ce soit pour utiliser les tourbières comme terres agricoles ou sylvicoles. Autrefois étudiés pour les propriétés de combustible de la tourbe, les tourbières sont aujourd'hui principalement étudiées vis-à-vis des perturbations qu'elles subissent : perturbations humaines, hausse ou baisse du niveau de la nappe, apports azotés, réhabilitation, ou perturbations climatique, effet de la température, des précipitations. Parmi toutes ces questions, celle du devenir de ce stock de carbone reste incertaine. La variabilité de ces écosystèmes rend la prédiction de leurs comportements délicate et aujourd'hui malgré leur importance ces écosystèmes ne sont pas pris en compte dans les modèles globaux. Le dernier rapport du GIEC note ainsi que si les connaissances ont avancé, de nombreux processus ayant trait à la décomposition de la matière organique des sols sont toujours absents des modèles notamment en ce qui concerne le carbone des zones humides boréales et tropicales et des tourbières ([Ciais *et al.*, 2014](#)). Mieux comprendre ces écosystèmes, à différentes échelles, l'investigation est donc nécessaire pour espérer pourvoir estimer leurs comportements face aux changements qu'ils subissent et vont subir.

Dans ce contexte, l'objectif de mes travaux de thèse est de mieux comprendre la dynamique du carbone au sein des tourbières. Tout d'abord en caractérisant la variabilité spatiale et temporelle des flux de carbone à travers l'établissement du bilan

de carbone d'une tourbière de Sologne. De déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent le fonctionnement comme puits ou source de carbone de cet écosystème.

Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de deux axes principaux : dans un premier temps, l'**observation** pour une période de deux ans des flux de gaz (CO_2 et CH_4) et de paramètres environnementaux servant à la caractérisation des variabilités spatiales et temporelles, ainsi qu'à l'étude des facteurs contrôlant. Certains facteurs contrôlant sont, dans un second temps, étudiés plus spécifiquement à travers un volet **expérimentation**. Ce dernier doit permettre une meilleure compréhension des processus clés avec notamment l'impact de l'hydrologie.

Le document est structuré de la façon suivante :

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

CHAPITRE 1

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1	Les tourbières et le cycle du carbone	6
1.1.1	Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	6
1.1.2	Tourbières et fonctions environnementales	12
1.1.3	Les tourbières et les changements globaux	14
1.2	Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	18
1.2.1	GES et tourbières	18
1.2.2	Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	19
1.2.3	Les facteurs majeurs contrôlant les flux	24
1.2.4	Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	31
1.2.5	Méthodologies, mesures et estimation des flux	34
1.3	Objectifs du travail	37

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

1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

Définitions

Les tourbières font partie d'un ensemble d'écosystèmes plus large que l'on appelle les zones humides (*wetlands* en anglais). Ces zones humides ne sont ni des écosystèmes terrestres au sens strict, ni des écosystèmes aquatiques. Elles sont à la frontière entre ces deux mondes et sont caractérisées par un niveau de nappe élevé, proche de la surface du sol, voire au dessus. Cette omniprésence de l'eau joue fortement sur l'aération du milieu et constraint, de façon plus ou moins importante, l'accès à l'oxygène. Les zones humides ont été définie en 1971, lors de la convention dite de RAMSAR¹ de la façon suivante :

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

ZONE HUMIDE :

«les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes², 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 sont des écosystèmes majoritairement continentaux (par opposition aux écosystèmes côtiers comme les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones humides, un niveau de nappe élevé et donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le développement de communautés microbiennes et végétales spécifiques, adaptées aux milieux humides ou inondés. Les sphaignes sont caractéristiques de ces écosystèmes, ce sont des mousses, des bryophytes³ de la famille des *Sphagnaceae*.

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 :

Écosystème, 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). Une autre définition existe :

- 2. Marais tourbeux situé sur une hauteur
- 3. Les bryophytes sont des végétaux caractérisés par un système vasculaire absent. Ces plantes n'ont pas de racines mais des rhizoïdes.

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

TOURBIÈRE ACTIVE :

Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

TOURBE :

«Accumulation sédentaire⁴ de matériel composé d'au moins 30 % (matière sèche) de matières organiques mortes.»

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

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

MATIÈRES ORGANIQUES :

Matières constituées d'un assemblage de composés ayant une ou plusieurs liaison 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'autres⁵.

Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

L'hétérogénéité des définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosystèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par les tourbières à environ 4 000 000 km² (Lappalainen, 1996). Cette surface correspond à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont situées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales (Strack, 2008) (Figure 1.1). Ce travail sera focalisé sur ces écosystèmes, laissant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique (**Réf needed**).

La formation des tourbières

L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant la formation des tourbières (Figure 1.2). Il s'agit pour le premier du comblement progressif d'une zone d'eau stagnante (Figure 1.2). Ce comblement est généralement lié à l'action combinée d'apports exogènes et d'une végétation colonisant les eaux en formant des tremblants⁶. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol minéral, grâce à des conditions d'humidité importante dans des zones peu perméables et topographiquement favorables (dépressions). Ces modes de formation ne

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

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



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

sont pas exclusifs, une tourbière pouvant se développer, selon les endroits considérés ou le temps, via des processus différents.

Classifications

Différentes classifications sont utilisées pour différencier ces écosystèmes. La plus générale et la plus utilisée dans la littérature distingue les tourbières dite hautes, ou de haut-marais, correspondant au *bog* anglais, et les tourbières basses, ou de bas-marais, correspondant au *fen* anglais.

Les tourbières de haut-marais ont généralement une épaisseur de tourbe supérieure à 30 cm et sont alimentées principalement par les précipitations : elles sont dites ombrotrophes. Leur surface parfois bombée (tourbières élevées ou bombées) peut également être plate ou en pente. Cette géométrie situe une partie au moins de l'écosystème au dessus du niveau de la nappe. Elles ont une concentration en nutriments relativement faible (oligotrophes) et sont acides avec des pH des eaux de surface compris entre 3.5 et 4.2 ([Rydin et Jeglum, 2013c](#)).

Les tourbières de bas-marais ont une épaisseur généralement supérieure à 30 cm avec un niveau de nappe très proche de la surface du sol. De forme concave ou en

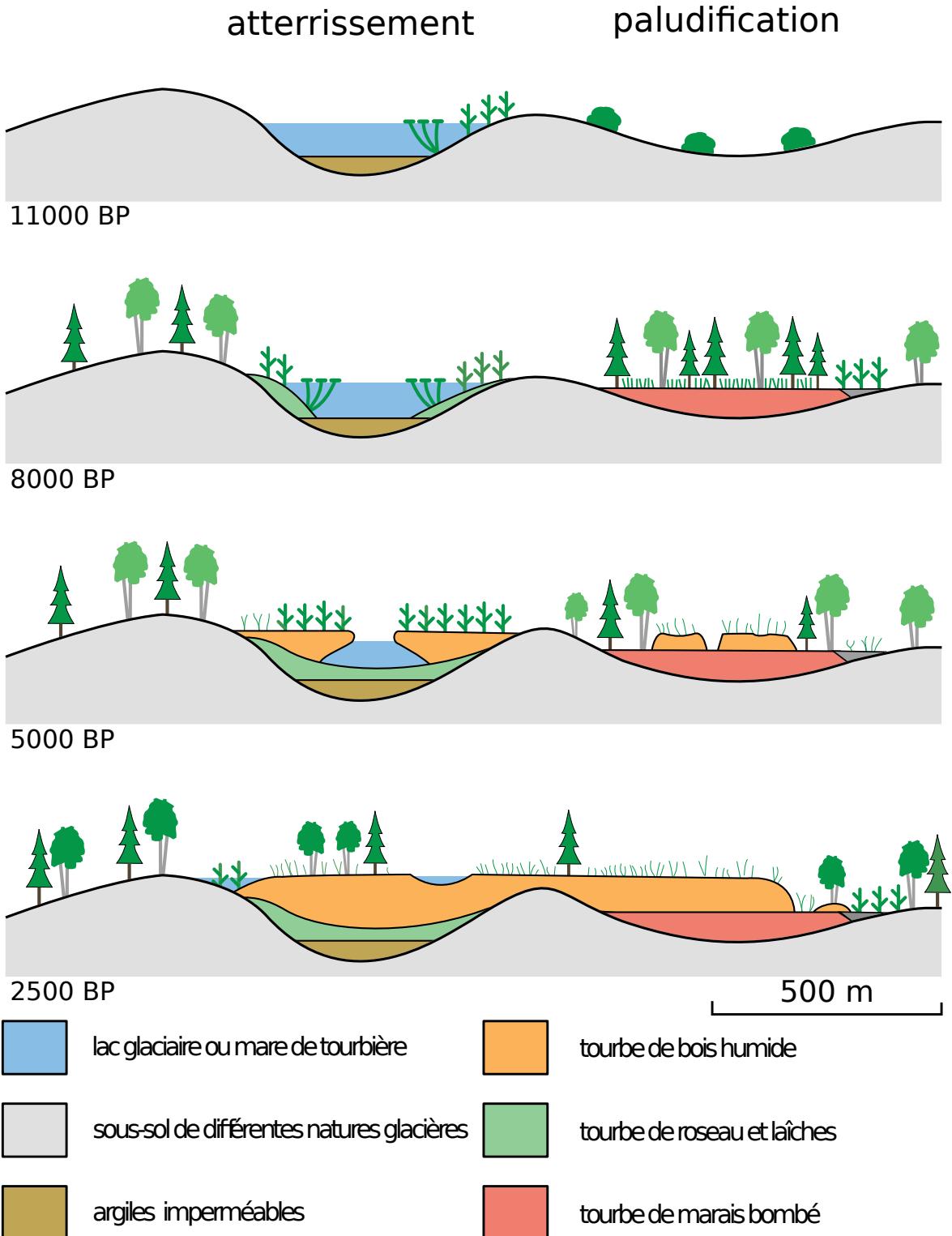


FIGURE 1.2 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)

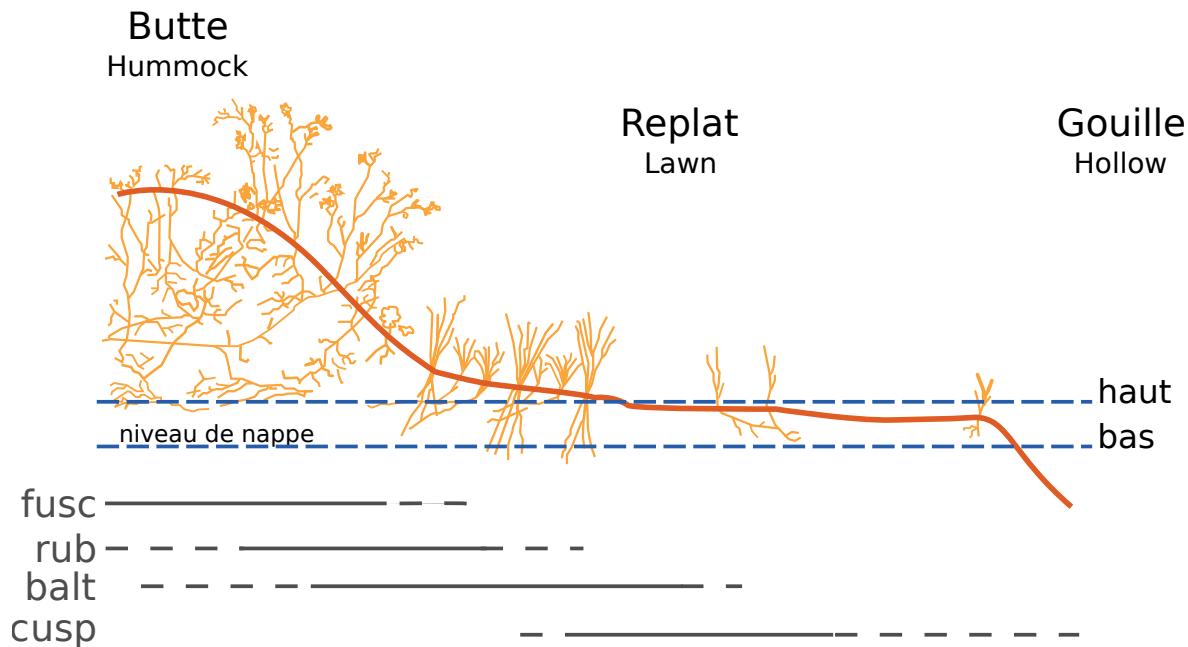


FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013c)

pente elles sont généralement alimentées en eau par des sources ou par ruissellement et sont donc dites minérotrophes. Le pH de leur eaux de surface varie de 4 à 8. Les végétations dominantes de ces écosystèmes peuvent être des bryophytes, des graminées ou des arbustes bas (Rydin et Jeglum, 2013c).

Au sein de ces écosystèmes la topographie est fortement variable et fait l'objet d'une terminologie particulière : on parle de buttes (*hummock* en anglais) pour désigner des sur-élévation topographiques, de gouille (*hollow* en anglais) pour les dépressions et de replat (*lawn* en anglais) pour les zones entre les deux (Figure 1.3).

1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

Puits de carbone

Par définition les tourbières stockent ou ont stocké du carbone. Cette fonction puits de carbone rend ces écosystèmes importants vis-à-vis des changements globaux malgré la faible surface qu'ils représentent (pour rappel 2 à 3 % des terres émergées). En effet le carbone stocké dans les tourbières tempérées et boréales est estimé entre 270 et 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les sols et entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage datant

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 ₂ atmosphérique	750 – 800	Robert et Saugier (2003)
Permafrost	1700	

des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période pendant laquelle se sont formées la majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010) (Figure 1.4).

L'accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé, par photosynthèse, qu'émis par l'écosystème. Les tourbières n'assimilent pas le carbone à des vitesses supérieures à d'autres écosystèmes. En comparaison avec un sol forestier la production primaire est plus faible (**Réf needed**). Ce n'est donc pas en assimilant d'avantage de carbone que les tourbières l'accumulent, mais en diminuant les sorties. C'est en effet parce que les matières organiques produites par ces écosystèmes sont moins dégradées que dans d'autres que le carbone s'accumule. Ceci est rendu possible par les niveaux de nappe élevés de ces écosystèmes, minimisant les processus de dégradation aérobie en limitant l'accès à l'oxygène. Cet effet est de plus renforcé par la végétation spécifique de ces écosystèmes, les sphaignes, qui produisent des litières difficilement dégradables, dite récalcitrantes, par rapport à celles produites par les végétaux vasculaires (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La vitesse de décomposition relative entre les différentes espèces de sphaignes est mal connue (Cornelissen *et al.*, 2007). Des différences ont été observées entre espèces pour les parties jeunes de la plante, mais la différence est moindre pour les parties plus anciennes (Limpens et Berendse, 2003).

Biodiversité dans les tourbières

Les tourbières sont le siège d'une biodiversité importante et spécifique, avec en premier lieu les sphaignes qui en plus de produire des litières récalcitrantes ont d'autres spécificités : ces bryophytes, ces mousses sont des espèces dites ingénierues, capables de modifier l'environnement dans lequel elles vivent afin de l'adapter à leurs besoins.

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

Les sphaignes sont ainsi capables d'abaisser le pH, de capter des nutriments et de les séquestrer et ce même quand elles n'en ont pas besoin afin d'empêcher d'autres espèces notamment vasculaires d'en profiter. Plus précisément, le fait que les sphaignes captent les nutriments via leur capitulum leur permet d'intercepter les nutriments avant qu'ils ne soient captés par d'éventuelles racines positionnées plus bas (Malmer *et al.*, 1994; Svensson, 1995). Ces écosystèmes abritent par ailleurs une grande variété de plantes, de micro-organismes (bactéries et champignons) et d'animaux (insectes, vers, amphibiens, oiseaux...).

Autres fonctions environnementales

Les tourbières jouent également un rôle important vis-à-vis de la qualité de l'eau, notamment en filtrant les matières en suspension et en dégradant certains micro-polluants organiques. Elles permettent également de tamponner les effets d'une sécheresse ou d'une inondation en fournissant un peu d'eau dans le premier cas et en retenant une partie des excédents dans le second (Joosten et Clarke, 2002; Parish *et al.*, 2008).

1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

Les contraintes anthropiques

Les interactions entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières en particulier remontent probablement à l'aube de l'humanité. Des chemins de rondins néolithique aux crannogs de l'époque romaine (Buckland, 1993), de grandes découvertes archéologiques ont été faites dans les écosystèmes tourbeux témoins d'époques révolues. L'utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt, mais c'est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir

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

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

en terres agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant une récolte industrialisée de la tourbe a développé son utilisation comme combustible. Enfin depuis le milieu du 20^e une part importante de ces écosystèmes a été drainée pour développer la sylviculture. Aujourd'hui l'exploitation principale de la tourbe est liée à son utilisation comme substrat horticole ([Lappalainen, 1996](#); [Chapman et al., 2003](#)). Ces utilisations les ont fortement perturbés car elles nécessitent généralement de drainer ces écosystèmes, notamment pour pouvoir y faire rouler des engins mécanisés. Aujourd'hui la surface de tourbières altérées est estimée à 500 000 km² environ, principalement du fait de leur reconversion pour l'agriculture et la sylviculture (Tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement agricole, la surface des tourbières a été divisée par deux entre 1945 et 1998, passant de 1200 km² à 600 km² ([Lappalainen, 1996](#); [Manneville, 1999](#)).

Ces écosystèmes ont donc été et sont encore perturbés par différentes activités humaines. Leur importance est cependant reconnue et elles sont l'objet de nombreuses actions de préservation et/ou de réhabilitation.

Les contraintes climatiques

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 les douze derniers milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très important

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

au début de cette période (Smith *et al.*, 2004; MacDonald *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2009). Plus particulièrement entre 12 000 et 8000 ans BP, période pendant laquelle on recense la plus grande proportion d'initiation de tourbières (Figure 1.4). Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud qu'aujourd'hui (Kaufman *et al.*, 2004). Ce constat peut sembler paradoxal : en effet, dans la littérature concernant les tourbières et le réchauffement climatique actuel, il est craint que ces écosystèmes ne deviennent des sources de carbone. 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, il 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. Cette forte saisonnalité n'est pas attendue lors du réchauffement actuel. L'effet estimé sous les hautes latitudes semble plus important pendant l'hiver et l'automne, et tendrait donc à minimiser cette saisonnalité (Christensen *et al.*, 2007). Les effets directs attendus du réchauffement sous les hautes latitudes à l'horizon 2100, sont une augmentation des températures de 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à 6 °C dans les zones tempérées, ainsi qu'une augmentation probable des précipitations (Figure 1.5). De façon plus indirecte est attendue la fonte du permafrost, l'augmentation de l'intensité et de la fréquence de feux et des changements dans les compositions des communautés végétales (Christensen *et al.*, 2013; Frolking *et al.*, 2011).

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

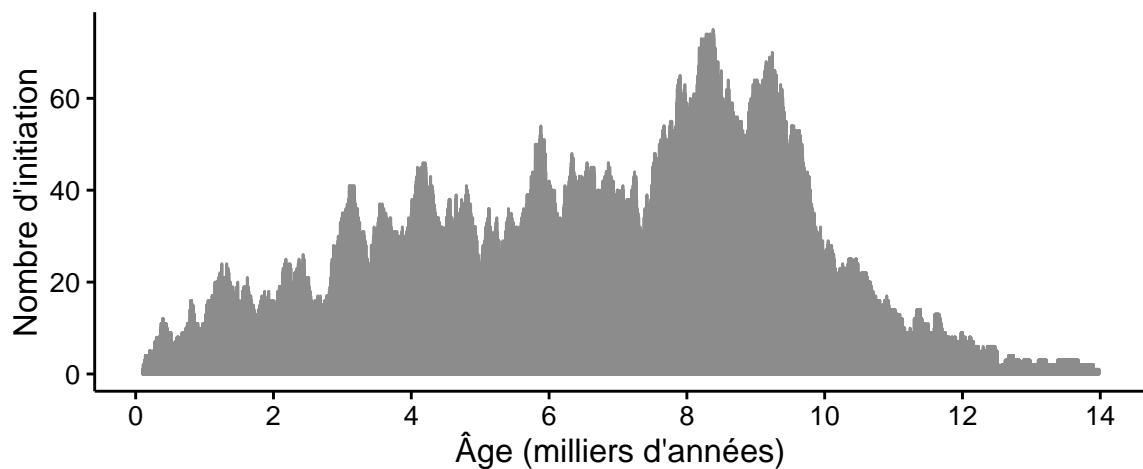


FIGURE 1.4 – Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après ([MacDonald et al., 2006](#)).



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^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après [Orlowsky et Seneviratne \(2012\)](#)([IPCC2013](#)).

1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

Cette partie s'attache à décrire les GES et leurs liens avec les tourbières, les flux de carbone et les processus qui y sont liés, puis les facteurs contrôlant les flux de l'échelle des processus jusqu'aux individus et communautés (nécessaire afin de pouvoir appréhender correctement les flux à des échelles plus large), les facteurs contrôlant à l'échelle de l'écosystème (colonne de tourbe, site complet) et enfin les bilans de carbone.

1.2.1 GES et tourbières

Dans l'atmosphère le carbone est principalement présent sous forme de dioxyde de carbone (CO_2) et de méthane (CH_4).

La concentration en CO_2 dans l'atmosphère fluctuait avant l'ère industrielle entre 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle sa concentration était de 280 ppm environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd'hui (moyenne annuelle en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). Différents processus permettent d'extraire du CO_2 de l'atmosphère : la photosynthèse, la dissolution du CO_2 dans l'océan et enfin l'altération de silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s'effectuent à des échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de CO_2 , il ne reste que 40 % après 100 ans, mais plus de 20 % après 1000 ans et plus de 10 % après 10 000 ans (Joos *et al.*, 2013; Ciais *et al.*, 2014) (Figure 1.6).

La concentration en CH_4 de l'atmosphère est estimée à 350 ppb⁷ il y a 18 000 ans environ lors de la dernière glaciation, à 720 ppb en 1750, et à 1800 ppb actuellement (en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). À l'inverse du CO_2 sa durée de vie dans l'atmosphère est limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012). Cependant son potentiel de réchauffement global⁸ (PRG) est important notamment à court terme,

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

8. indice permettant de comparer le pouvoir de réchauffement des différents GES en donnant une



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

72 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue et atteint 25 à l’horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de CH₄ atmosphérique avec un flux à l’échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹ (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014) (**Tableau ?**). Les tourbières de l’hémisphère nord comptent pour 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991) (**pas de source plus récente ?**).

À l’échelle globale, le stockage de C par les tourbières, prenant en compte à la fois le CO₂ et le CH₄, est estimé à 70 Tg an⁻¹ (Clymo *et al.*, 1998).

1.2.2 Les flux entre l’atmosphère et les tourbières

De l’atmosphère à l’écosystème

Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du carbone de l’atmosphère à la tourbe se fait par le processus de photosynthèse, où le CO₂ est assimilé dans la matière organique. Principalement par les végétaux vasculaire et les mousses, et éventuellement, bien que dans de moindre proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosynthétiques (Girard *et al.*, 2011). On peut écrire la

équivalence par rapport au CO₂. Le PRG du CO₂ vaut donc 1 par définition.

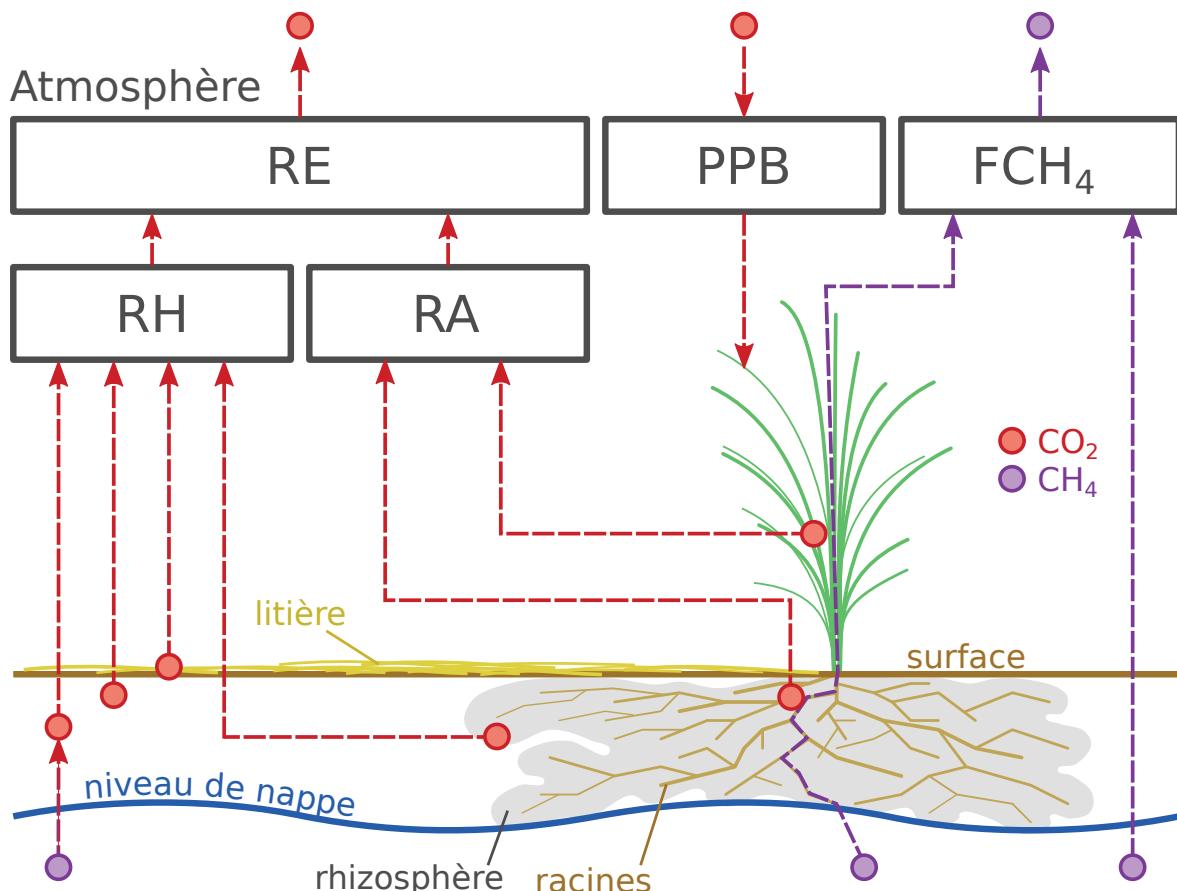


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

réaction de photosynthèse de la façon suivante :



Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du CO₂, il existe d'autres voies métaboliques permettant la capture du CO₂ de l'atmosphère. Par exemple les micro-organismes chemolithotrophes (**expliciter**) sont capables d'assimiler le CO₂ en utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la chimiosynthèse, mais leur importance est moindre.

On définit la **Production Primaire Brute** (PPB), *Gross Primary Production*, (*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.

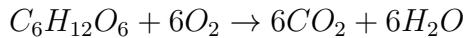
Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à environ 500 gC m⁻² ([Francez, 2000](#)). La strate muscinale pouvant jouer/participer/produire jusqu'à 80 % de la production primaire ([Francez, 2000](#)). Les productions primaires dans les tourbière ne sont pas élevées (**Réf needed**). C'est la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone. Du fait de la production élevée de CH₄ dans les tourbières, il n'y a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers cet écosystème. 90 % du CH₄ 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 CO₂ et le CH₄ des molécules

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

de carbone organique volatiles. Le processus majeur est la production de CO₂ par respiration qui au niveau cellulaire, peut être écrite sous la forme :



Mais certains de ces gaz peuvent être produits par différentes sources, ainsi le CO₂ est produit par différents processus dont la respiration aérobie (le plus gros contributeur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore l'oxydation du CH₄. Les principales sources d'émissions du CO₂ sont représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique la respiration est séparée en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle des feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**⁹. De l'autre rassemblé sous le terme de **respiration hétérotrophe**¹⁰, la respiration de la rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH₄ par les organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

Quantité de carbone émise sous forme de CO₂ 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.

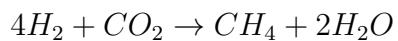
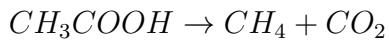
On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la partie aérienne (Luo et Zhou, 2006a). Cependant, dans la littérature la respiration du sol semble parfois être considérée comme équivalente à la respiration de l'écosystème, ou du moins cette terminologie est parfois utilisée de façon synonyme à la respiration de l'écosystème (Raich et Schlesinger, 1992). Les études discriminant RS et RE montrent ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE Lohila *et al.*

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

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

(2003). La production de CO₂ est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe. Le transport du CO₂ produit se fait par diffusion suivant le gradient de concentration, fort dans le sol et plus faible dans l'atmosphère. C'est cette multitude de processus qui rend l'estimation de ce flux difficile, en effet chacune des respirations n'aura pas la même sensibilité vis à vis de facteurs contrôlant.

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



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



On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

Quantité de carbone émise sous forme de CH₄ 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.

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

1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

Dans cette partie seront décrits les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l'écosystème qui nous intéresse plus particulièrement. Cette échelle inclut la colonne de tourbe, le mécoscisme, en tant que partie d'un ensemble plus vaste, en tant que sous-écosystème. Elle inclut forcément l'écosystème dans son sens général, regroupant les écosystèmes tourbeux mais également l'écosystème au sens plus spécifique de l'entité étudiée.

Les facteurs majeurs qui contrôlent ces flux de carbone sont globalement connus. Comme bon nombre de réactions biochimiques, les vitesses de réactions des processus décrits précédemment sont fonction de la température. Cette relation a été mise en évidence par un chimiste suédois en 1889, Svante August Arrhenius, sur la base de travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus Henricus Van't Hoff. Le niveau de la nappe, interface entre un monde oxique et un monde anoxique, et la teneur en eau du sol vont également influencer sur ces flux. Ainsi que la végétation que ce soit

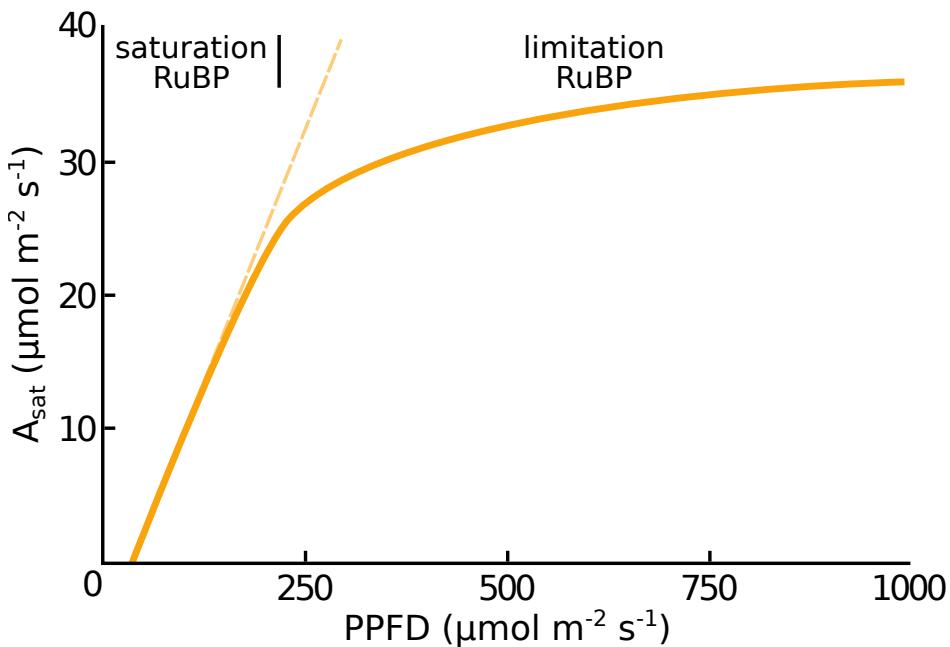


FIGURE 1.8 – todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)

de façon directe comme siège de la photosynthèse et de la respiration autotrophe, ou indirecte en fournissant des nutriments de son vivant à travers les exsudats racinaires, ou à sa mort en devenant litière.

La photosynthèse

À l'échelle d'espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosynthèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité de carbone assimilé augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco¹¹, nécessaire à la fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de l'espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par une équation d'Arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l'eau va également influencer sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès

¹¹. ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

à l'eau. [Wagner et Titus \(1984\)](#) montrent par exemple que deux espèces de sphaignes ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les gouilles est plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de re-végétalisation de deux tourbières, [Robroek et al. \(2009\)](#) montre que différentes espèces de sphaignes vont se développer de façon optimale à différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est elle-même mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9). Cette variabilité de la productivité primaire est également visible entre différentes communautés végétales. Les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les graminées ou que les arbustes ([Moore et al., 2002](#) dans [Rydin et Jeglum, 2013b](#)). Toujours à cette échelle, le niveau de la nappe va également contraindre la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint généralement la surface tant que le niveau de la nappe ne descend pas en dessous de 30 à 40 cm ([Laiho, 2006](#)). La hauteur du niveau d'eau va influencer sur le développement des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau important risque de diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leur racines et aux substrats tandis qu'il sera propice au développement de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau faible risque de faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des bryophytes (**Réf needed**). Cette compétition entre espèces va déterminer, à long terme, l'évolution des communautés et donc jouer sur la PPB. Sur cet aspect [Gornall et al. \(2011\)](#) montre que les effets des mousses sur les plantes vasculaires sont en partie positifs et en partie négatifs et que leur «effet net» peu varier, notamment en fonction de l'épaisseur de la strate muscinale. La composition des communautés végétales va donc avoir un effet sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce potentiel peut varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans lesquelles il se trouve ([Moore et al., 2002](#)).

À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain la température, la végétation, le niveau de l'eau, co-varient et rendent la discrimination de leurs effets respectifs difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de temps considérée,

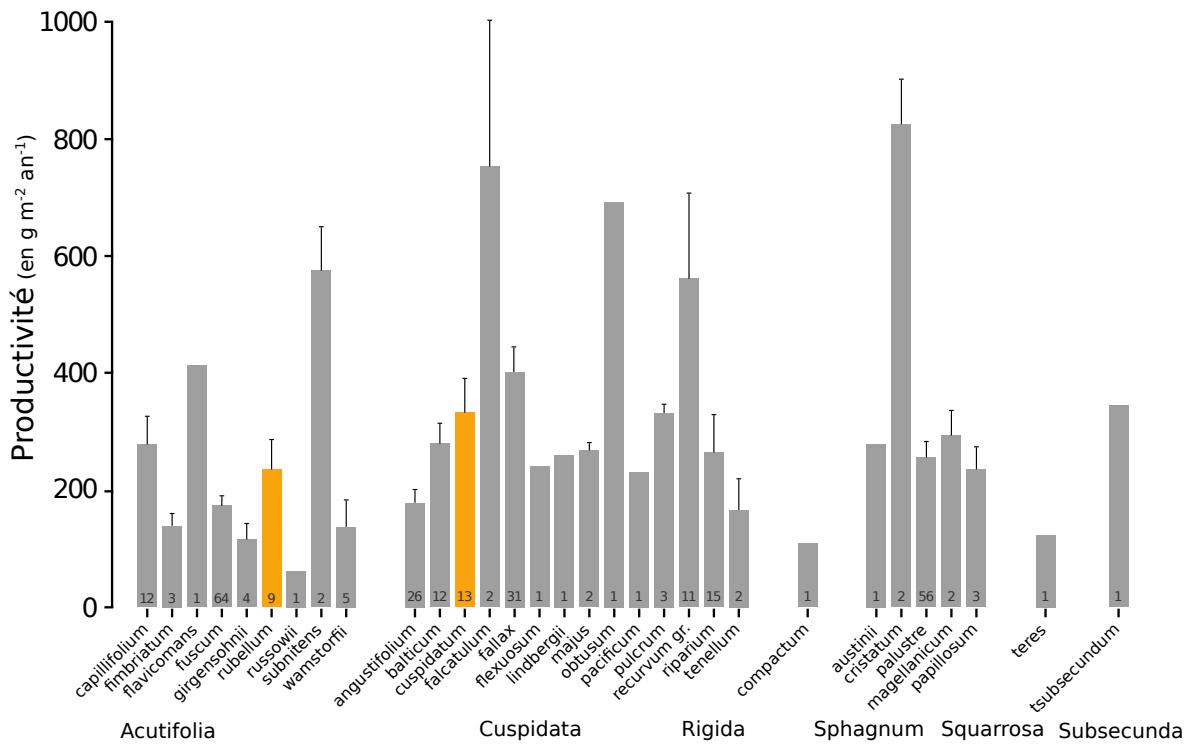


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphaignes en $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié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

jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs n'est pas anodin.

[Munir et al. \(2015\)](#) isolent l'effet de la température en utilisant des OTC (*Open Top Chamber*). Ces dispositifs ressemblent à des serres ouvertes et permettent de réchauffer une zone de la tourbière. Ils montrent que dans les zones sans manipulation du niveau de la nappe, le réchauffement des OTC augmente la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. [Cai et al. \(2010\)](#) ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmenter la PPB. Cependant l'effet du niveau de la nappe peut varier selon le contexte : Dans une étude des effets à long terme de variation du niveau de la nappe, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) montrent qu'une baisse du niveau de la nappe entraîne une augmentation de la PPB en facilitant l'accès des plantes vasculaires à l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement, la hausse d'un niveau de nappe, initialement bas et entraînant un stress hydrique important, conduira également à une augmentation de la PPB ([Strack et Zuback, 2013](#)). 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 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est pas affectée tandis que celle des graminées augmente. Une opposition similaire est également relevée concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de les réchauffer. La productivité des graminées diminue dans la tourbière de haut-marais et augmente dans la tourbière de bas-marais. Les effets du niveau de la nappe peuvent donc être variables selon les communautés végétales et le contexte (l'écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

La RE

La respiration, au sens de la réaction biochimique telle que décrite par l'équation [1.2.2](#) est stimulée par la température. Elle est limitée par la quantité de substrat et la présence d'oxygène. Dans les tourbières la limitation en substrat n'a de sens que vis-à-vis de communautés spécifiques. Les substrats facilement utilisables, par exemple les sucres, peuvent devenir limitant (**Réf needed**). De part la quantité de matières organiques qu'elles contiennent, les tourbières constituent un vaste réservoir de substrat organique de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur. Plus les substrats sont facilement utilisables plus leur utilisation est rapide est plus ils risquent de devenir limitant. Inversement moins les substrats sont dégradables plus leur utilisation est lente et plus ils s'accumulent. Mais l'accès à l'oxygène rendu difficile par les hauteurs élevées du niveau de la nappe est prépondérant (**Réf needed**). La qualité du substrat (la facilité qu'il aura à être dégradé) va donc déterminer la vitesse de respiration. Par ailleurs la photosynthèse en libérant des substrat, les exsudats racinaires, affecte également la respiration du sol.

À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corrélation positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et Schlesinger, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006b](#)). Cependant la diversité cumulée des processus, communautés et des conditions environnementales qui influencent sur la respiration,

font qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Cependant la majorité d'entre-elles décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi dans les tourbières, des études *in-situ* ont montré que dans des conditions plus chaudes, mais également plus sèches (ces deux conditions sont difficilement séparables sur le terrain) la RE a tendance à augmenter (Aurela *et al.*, 2007; Cai *et al.*, 2010; Ward *et al.*, 2013). Des études en mésocosme¹² ont également montré la relation entre les variations de RE et celle de la température (Updegraff *et al.*, 2001; Weedon *et al.*, 2013).

Le niveau de nappe conditionne l'accès à l'oxygène, de ce fait joue un rôle important. Un niveau qui diminue se traduit généralement par une hausse de la RE que ce soit à long terme (Strack *et al.*, 2006; Ballantyne *et al.*, 2014) ou à plus court terme (Aerts et Ludwig, 1997).

De façon plus indirecte, le type de végétation influence la vitesse de décomposition des litières (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présent dans la rhizosphère¹³ via la libération d'ex-sudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

I'ENE

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

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

Bilan de la quantité de CO₂ émise ou captée 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.

Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend l'atmosphère comme référence¹⁴ (ENE=-NEE) (Chapin *et al.*, 2006).

12. définition méso

13. zone du sol impactée par les racines

14. Attention cependant, certains auteurs changent cette convention

Les facteurs contrôlant l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la nature de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut être contrôlée majoritairement soit par la PPB, soit par la RE, soit par les deux. Par exemple, une baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE (**Réf needed**). D'autres études ont montré que cette baisse de l'ENE est due à une augmentation de la respiration ([Alm et al., 1999; Ise et al., 2008](#)). D'autres l'attribuent à une diminution de la photosynthèse ([Sonnenstag et al., 2010; Peichl et al., 2014](#)). Enfin un effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution de la photosynthèse a pu être observé ([Strack et Zuback, 2013](#)). [Lund et al. \(2012\)](#) montrent également que sur un même site une baisse du niveau de la nappe deux années différentes entraînera une baisse de l'ENE dans les deux cas, mais que dans l'un des cas cette baisse est contrôlée par une augmentation de la respiration et que dans l'autre elle est contrôlée par une diminution de la photosynthèse. Enfin de façon un peu plus isolée [Ballantyne et al. \(2014\)](#) ne notent pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur l'ENE, car l'augmentation de la respiration est compensée par une augmentation de la photosynthèse. La réponse du CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la nappe n'est donc pas triviale.

Le CH₄

La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la **disponibilité** de ces **substrats** ([Segers, 1998](#)). L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, éthanol) tend à augmenter les émissions de CH₄ ([Coles et Yavitt, 2002](#)). Le **niveau de la nappe** est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement plus le niveau est important plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les émissions sont fortes ([Pelletier et al., 2007](#)). Par contre, une augmentation du niveau de la nappe au dessus de la surface peut conduire à une diminution des émissions de

CH_4 (Bubier, 1995). Pelletier *et al.* (2007) montrent également que les flux sont plus importants lorsque le CH_4 est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus particulièrement des carex. Ce lien avec la végétation est la conséquence d'une adaptation de certaines espèces aux conditions de saturations en eau qui peuvent faciliter l'échange de gaz entre l'atmosphère et l'écosystème grâce à un espace intercellulaire agrandi, l'Aerenchyme (Rydin et Jeglum, 2013d). Enfin la **température** joue généralement un rôle important, augmentant la vitesse de production. La sensibilité à la température de la production de CH_4 varie selon le processus considéré et la communauté de méthanogènes associés (Segers, 1998). La température peut également faciliter le transport du CH_4 par ébullition et/ou via la végétation (Lai, 2009).

Pour résumer, à l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influer sur différents flux, mais de différentes façons. Parmi ces facteurs, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de CO_2 et de CH_4 reste difficile à prédire. Il contrôle la proportion des zones oxygénées et anoxiques de la colonne de sol et donc la proportion de CO_2 et de CH_4 produit. Il influe également sur la végétation, que ce soit à court terme (stress hydrique), ou à long terme (changement de communautés végétales). Le niveau de la nappe, s'il monte, peut par exemple augmenter ou diminuer la PPB, selon sa hauteur de départ et la végétation présente sur le site. Pour un même niveau moyen, plus la variation du niveau est importante plus les flux seront forts (lesquels (**Réf needed**)). Des effets de chasse ont également été observés après simulation d'événements pluvieux. La question du niveau de la nappe est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre 4.

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

Si l'étude d'un facteur spécifique, comme l'hydrologie, est nécessaire afin de mieux comprendre son fonctionnement spécifique, l'étude d'un écosystème dans son ensemble l'est tout autant si l'on souhaite intégrer toute sa complexité naturelle. Le fonctionnement naturel d'une tourbière active tend à piéger du CO_2 atmosphérique dans l'écosystème, sous la forme de tourbe. Ce fonctionnement provient d'entrées de carbone supérieures aux sorties. Si le bilan est positif, l'écosystème fonctionne en puits de car-

bone, tandis que s'il est négatif il fonctionne en source.

Par convention, dans ce document les flux (RE , PPB et F_{CH_4}) sont exprimés en valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans seront établis en prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème est représenté positivement et le carbone sortant négativement. Les flux RE et F_{CH_4} seront donc comptés négativement et la PPB positivement.

L'étude de ce bilan dans les tourbières est généralement faite soit en étudiant l'archive tourbeuse, pour un bilan à long terme des années passées, soit par l'étude contemporaine des flux.

Approche archive et temps long

L'approche permettant de calculer le bilan de carbone passé d'une tourbière à l'aide de son archive tourbeuse consiste à estimer des vitesses d'accumulation de la tourbe en datant des colonnes de tourbe et en mesurant la quantité de carbone qu'elles contiennent. Cette méthode permet d'étudier la fonction puits sur des temps longs (derniers millénaires) et de lier d'éventuels changements dans les vitesses d'accumulation à des facteurs environnementaux. Elle est souvent décrite à l'aide de l'acronyme anglais LORCA, pour vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme (*LOng-term apparent Rate of Carbon Accumulation*). Cette approche conduit généralement à des vitesses d'accumulation comprises entre 10 et 30 gC m⁻² an⁻¹ (Figure 1.10). Ces valeurs, exprimées dans la même unité que les bilans de carbone contemporains, doivent être comparées avec précaution avec ces derniers. En effet elles comprennent, à l'inverse des bilans contemporains, des milliers d'années de décomposition du carbone en profondeur, et ont donc des vitesses d'accumulation sous-estimées relativement à ces bilans (Yu *et al.*, 2009). Selon l'échelle temporelle considérée, peut-être serait-il plus judicieux de dire que les bilans contemporains sont sur-estimés.

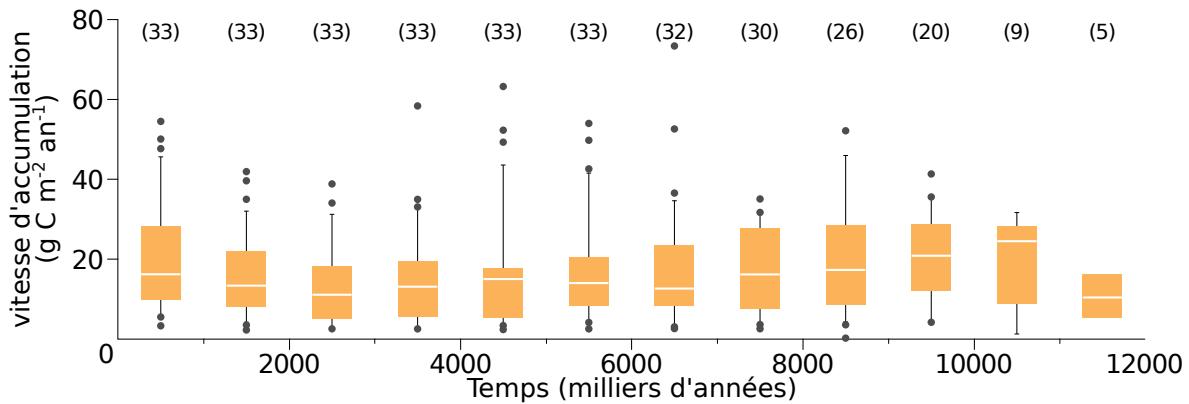


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après [Yu et al. \(2009\)](#)

Bilans de carbone contemporains

La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en estimer les flux actuels de carbone entrant et sortant. Les flux principaux dans le bilan de carbone d’une tourbière ont d’ors et déjà été décrits. Il s’agit de la PPB, de la RE et du flux de CH₄. Cependant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dissout (CID), de Composés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbone (CO) ([Chapin et al., 2006](#)). Ils seront considérés comme négligeables, à l’exception du COD. On définit donc le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème comme :

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

Avec :

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

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



FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les couleurs montrent quels flux sont pris en compte dans le bilan, la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

de carbone présents dans la littérature montrent généralement des écosystèmes dont le bilan de carbone est comprise entre 100 et $-100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le stockage de carbone ($\text{NECB} > 0$) ne dépasse que peu de ces valeurs, le déstockage ($\text{NECB} < 0$) peut être beaucoup plus important avec des émissions de carbone de plus de $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone ont été faits dans les tourbières en dessous de 50° de latitude (le nord de la France approximativement). Le comportement de ces tourbières les plus au sud reste peu connu par rapport à celles situées à des latitudes plus hautes (en Europe) ou dans des climats plus froids (au Canada).

1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

Mesure des flux de gaz

Différentes techniques existent pour estimer les flux de gaz nécessaires pour le calcul de ces bilans. Les méthodes les plus utilisées sont les techniques de chambres et les techniques micro-météorologiques.

De façon générale les méthodes de chambre consistent à placer une enceinte, que l'on appelle chambre, sur une zone de l'écosystème dont où souhaite mesurer les flux.

Ces chambres peuvent être ouvertes : la mesure se fait lorsque le gaz à l'intérieur de la chambre est à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées : le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur. Elles peuvent également être dynamiques, lorsqu'un système de pompe, permettant notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent, ou statique si le système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent une différence de concentration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre non. Cette méthode nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du gaz dans un analyseur externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent également l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un système de pompe ne soit présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la chambre, soit des prélèvements sont faits à intervalles réguliers puis analysés par la suite en chromatographie gazeuse.

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

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

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

Estimation des flux

Quand ils ne peuvent pas être mesurés avec une haute fréquence, que ce soit à l'aide de tour Eddy-covariance ou de chambres automatiques, les flux sont estimés à partir de mesures ponctuelles. La respiration est généralement estimée en utilisant la température que ce soit celle de l'air (Bortoluzzi *et al.*, 2006) ou celle du sol à différentes profondeurs : -5 cm (Görres *et al.*, 2014; Ballantyne *et al.*, 2014), -10 cm Kim et Verma (1992); Zhu *et al.* (2015). Différentes équations reliant la respiration à la température sont utilisées (Fang et Moncrieff, 2001). Le niveau de la nappe est parfois pris en compte (Strack et Zuback, 2013; Munir *et al.*, 2015), plus rarement la végétation (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Karki *et al.*, 2015).

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

Il existe donc une variabilité importante dans les équations utilisées, dans la nature et le nombre des facteurs pris en compte ainsi que dans la manière dont ils sont pris en compte.

1.3 Objectifs du travail

Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la variabilité spatio-temporelle des flux et d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La Guette, (ii) de préciser l'effet du niveau de la nappe sur les émissions lors de cycles de dessiccations réhumectations. Pour ce faire une approche axée sur l'observation et l'expérimentation a été mise en oeuvre :

- Dans un premier temps, a été mis en place un suivi sur la tourbière de La Guette permettant d'évaluer les flux et d'étudier leurs variations saisonnières et spatiales sur l'ensemble de l'écosystème. Ces estimations de flux ont ensuite pu être utilisées afin d'estimer le bilan de carbone de la tourbière.
- Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particulièrement lors de cycles de dessiccation-réhumectations.
- Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO₂ entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.

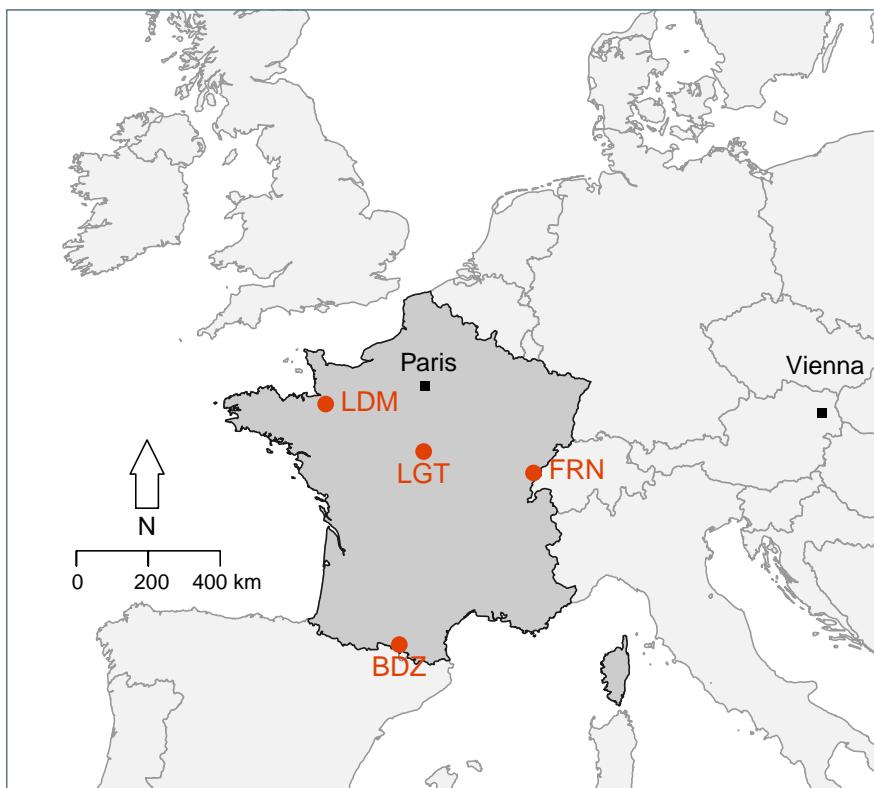
CHAPITRE 2

SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODOLOGIES EMPLOYÉES

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 ₂	46
2.3.2	Les mesures de CH ₄	48
2.3.3	Le calcul des flux	50
2.4	Facteurs contrôlants	50
2.4.1	acquisitions automatisées	50
2.4.2	acquisitions manuelles	51

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-tourbières.cnrs.fr/>).



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

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

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

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

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



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

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

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



(a) *Sphagnum – Eriophorum angustifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



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



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



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

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

2.2 Autres sites du service national d'observation

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

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

2.3 Mesures de flux de gaz

2.3.1 Les mesures de CO₂

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

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

La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement léger, facilement transportable et permettant une mise en œuvre sur l'ensemble du site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : la chambre est posée sur l'embase, l'analyseur de CO₂ et la sonde humidité/température sont insérées à l'intérieur. Un ventilateur de faible puissance est également positionné à l'intérieur de la chambre au préalable afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés, le plus souvent la perturbation d'un gradient de concentration. L'enregistrement est ensuite lancé, les données (concentration en CO₂, température, humidité) sont acquises toutes les 5 s pendant 5 min. La mesure se déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser les perturbations possibles et d'éviter de s'éloigner des


 FIGURE 2.7 – Mesures de CO₂

conditions naturelles extérieures. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient supposer une différence importante vis-à-vis des conditions extérieures. Généralement, deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase. La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitable. D'abord le placement de la chambre : cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'herbacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphaignes

2.3. Mesures de flux de gaz



FIGURE 2.8 – SPIRIT

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

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

2.3.2 Les mesures de CH₄

Les mesures de CH₄ ont été réalisées avec une chambre aux caractéristiques similaires à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l’exception de l’interface avec l’ana-

lyseur. En effet la taille de ce dernier ne permettait pas de l'insérer directement dans la chambre comme l'analyseur de CO₂. La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures, elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. L'instrument utilisé pour analyser la concentration en CH₄ est le SPIRIT (SPectromètre Infra Rouge In-situ Troposphérique) (Figure 2.8).

Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectro-métrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge par des molécules. Pour une molécule, cette absorption est variable selon les longueurs d'ondes permettant de la caractériser, son intensité étant fonction de la concentration (Loi de Beer-Lambert). Cet instrument profite de l'expertise acquise par le laboratoire dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le développement de son ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption de Lasers Embarqués). Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé en différentes versions, fonction des usages. Il existe actuellement une version sol et une version avion de l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées 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), dans une gamme spécifique aux espèces que l'on souhaite mesurer. Ce choix est dicté par l'absorbance à ces longueurs d'ondes d'un grand nombre d'espèces d'intérêt et l'intensité importante de leurs raies d'absorption. 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 spectre d'absorption est divisé par le spectre de référence, ce qui permet de conserver uniquement le signal lié à l'absorption moléculaire. Ce spectre est

ensuite comparé à un spectre simulé afin de déterminer les concentrations en gaz. Le fonctionnement détaillé du SPIRIT-sol est décrit dans [Guimbaud et al. \(2011\)](#).

2.3.3 Le calcul des flux

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

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

Avec :

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

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

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

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

T : la température dans la chambre en K

V : le volume de la chambre en m³

S : la surface occupée par l'embase en m²

2.4 Facteurs contrôlants

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

2.4.1 acquisitions automatisées

Un certain nombre de variables environnementales ont été acquises automatiquement à l'aide d'une station d'acquisition Campbell®. Cette station a été installée au

centre de la tourbière de La Guette en 2008 (Figure 2.2). Jusqu'au 20 février 2014 l'acquisition des variables s'est effectuée à une fréquence horaire. Depuis cette date la fréquence d'acquisition a été augmentée à une demie heure. 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. 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 de mesure du niveau de la nappe d'eau permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.

2.4.2 acquisitions manuelles

Les variables acquises manuellement, spécifiques à chaque expérimentation, seront détaillées dans leurs chapitres respectifs

CHAPITRE 3

BILAN DE C DE LA TOURBIÈRE DE LA GUETTE

3.1	Introduction	54
3.2	Procédure expérimentale et analytique	55
3.2.1	Design expérimental	55
3.2.2	Variables élaborées utilisées	58
3.2.3	Estimation des flux de GES dans le bilan de C	59
3.2.4	Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	63
3.2.5	Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	63
3.2.6	Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	64
3.3	Résultats	66
3.3.1	Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	66
3.3.2	Estimation des flux de GES	73
3.3.3	Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	81
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	87
3.4	Discussion	93
3.4.1	Modèles à l'échelle de l'écosystème	93
3.4.2	Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	96
3.4.3	Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	100
3.4.4	Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	103

3.1 Introduction

La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un bilan de carbone a été estimé, se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord comme par exemple en Suède (Waddington et Roulet, 2000; Peichl *et al.*, 2014), en Finlande (Alm *et al.*, 1997), au Canada (Trudeau *et al.*, 2014). Les tourbières situées plus au sud ont fait l'objet de rare estimation de bilan (e.g. tourbière du Jura français par Bortoluzzi *et al.* (2006)). L'étude de ces écosystèmes présent à la limite sud de leur extension est importante car ils expérimentent des conditions plus extrêmes que les autres qui sans être identiques, peuvent se rapprocher de celles que subiront d'autres écosystèmes tourbeux suite au réchauffement climatique. Par ailleurs, concernant la tourbière de La Guette, ce site est représentatif d'une grande partie des tourbières dans les perturbations qu'elle subie : son drainage et son envahissement par une végétation vasculaire (Les caractéristiques du site sont détaillées dans le chapitre 2). Le premier objectif de ce chapitre est donc d'établir le bilan de C de la tourbière de La Guette. Le second objectif est de caractériser la variabilité spatiale de ces flux de GES à travers ce bilan de C. En effet les tourbières sont des écosystèmes avec des conditions environnementales qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple le niveau de la nappe, à cause de variation micro-topographique peut être plus ou moins élevé, immerger la surface du sol avec des zones d'eau libre ou au contraire être quelques dizaines de centimètres sous la surface du sol. La conséquence de ces variations, est l'existence de micro-environnements différents qui abritent des communautés végétales et microbiennes différentes. Finalement ces conditions environnementales contrôlant les flux, ceux-ci varient également. Estimer ces variations est donc nécessaire afin de préciser dans quelle mesure elles influent sur le bilan de C.

3.2 Procédure expérimentale et analytique

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

3.2.1 Design expérimental

En juin 2011, 20 placettes ont été installées selon un échantillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière active (13 ha) a été divisée selon une grille de 20 mailles et un point, choisi aléatoirement dans chaque maille, localise chaque placette (Figure 3.1). La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en ayant une représentativité spatiale du site homogène. Les placettes, délimitées par des piquets, occupent une surface de 4 m^2 ($2 \times 2 \text{ m}$). Usuellement les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Cette méthodologie présente l'avantage de permettre une distinction fine des capacités sources/puits entre ces traitements, cependant elle implique généralement un placement des embases proches les unes des autres au sein d'un même traitement, limitant la représentativité spatiale des mesures. Le placement des 20 embases sur l'ensemble de site, sa taille l'autorisant, permet de gagner en représentativité spatiale. Sur ces placettes ont été réalisées un certain nombre de mesure de **flux de**

3.2. Procédure expérimentale et analytique

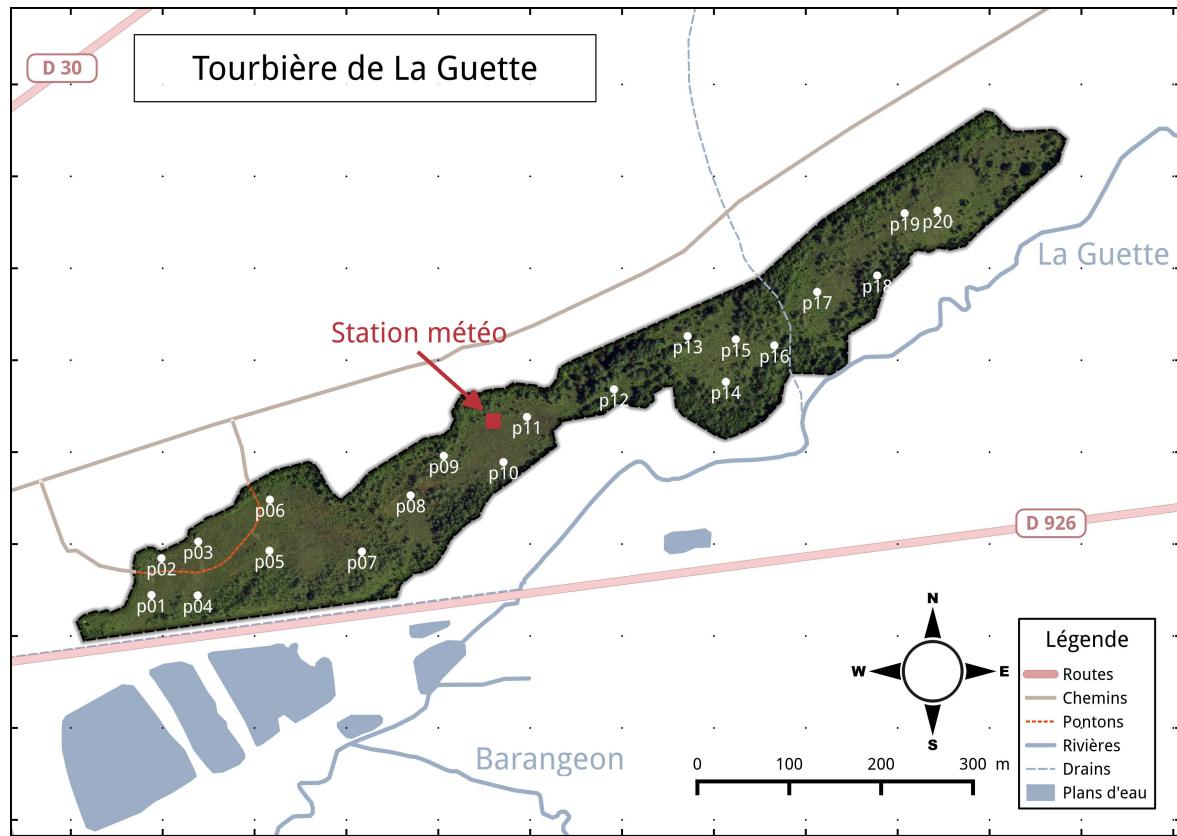


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

gaz et de facteurs contrôlant.

Mesures des flux de gaz

Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant les méthodes de chambre décrites dans la partie 2.3. À l'intérieur de chaque placette ont été installé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure des flux de gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.1).

Les flux de CO₂ et de CH₄ ont été mesurés et étudiés (Tableau 3.1). Par contre, suite à des tests préliminaires effectués sur la tourbière montrant des émissions très faibles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂ ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle (20 campagnes, pour 24 mois de mesures, sur les 20 placettes). Les mesures de CH₄ ont été effectuées avec une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases). Ceci a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT : il

Tableau 3.1 – Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement le sont sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement le sont ponctuellement (station météorologique).F

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

est lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux et nécessite entre chaque déplacement un temps de mise en marche/arrêt important (plus de 30 min). Les mesures se sont donc limitées aux placettes accessibles depuis le ponton (Figure 3.1).

Mesures des facteurs contrôlant

Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les températures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement), le niveau de la nappe d'eau (Tableau 3.1). La pression atmosphérique est mesurée au

3.2. Procédure expérimentale et analytique

début et à la fin des mesures de flux. Le PAR est mesuré au début et à la fin des mesures de l'ENE. Le recouvrement de végétation est estimé à l'œil. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de flux). Les échantillons d'eau prélevés dans les 20 placettes ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration en carbone organique dissout (COD). D'autres échantillons d'eau prélevés à l'exutoire de la tourbière ont été prélevés, pour ces derniers aucun traitement de congélation n'a été effectué et la concentration en COD a été mesurée moins de 24 heures après le prélèvement. Les analyses de COD ont été faite en utilisant la technique dite NPOC (*Non Purgeable Organic Carbon*) dans laquelle le carbone inorganique présent dans l'échantillon est transformé en CO₂ par l'ajout d'un acide puis évacué avant que l'échantillon ne soit injecté dans un four et analysé par un détecteur Infra-rouge. Dans les tourbières la quantité de carbone inorganique est généralement considéré comme négligeable (Worrall *et al.*, 2009). L'ensemble de ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régulièrement, des planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles pour limiter les perturbations. La dispersion des placettes sur l'ensemble du site a rendu impossible une installation plus permanente.

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

3.2.2 Variables élaborées utilisées

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

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

Avec :

- $\sum R_{max}$ La somme des pourcentage de recouvrements maximum par strates.
- RSM le pourcentage de recouvrement de la strate muscinale
- RSA le pourcentage de recouvrement de la strate arbustive
- RSH le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée

Le niveau de nappe est composé de deux mesures, l'une du haut du piézomètre jusqu'au niveau de la nappe et l'autre du haut du piézomètre jusqu'à la surface du sol. Par la suite, et en l'absence de précisions, le niveau de nappe se réfère à la différence entre ces deux mesures et donc à la distance entre la surface du sol et le niveau de la nappe (Négative sous la surface du sol et inversement).

3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C

L'estimation des flux de GES pour calculer un bilan de carbone se fait en trois étapes. La première consiste à établir des relations empiriques entre les flux et un ou plusieurs facteurs contrôlant. C'est la phase de **calibration**. La seconde, l'**évaluation/validation**, teste la pertinence de ces relations sur un jeu de données indépendantes. La troisième, l'**interpolation**, utilise ces relations empiriques et les données acquises à plus haute fréquence, pour intégrer dans le temps les mesures ponctuelles sur l'ensemble des deux années de mesure. La chronique ainsi reconstituée permet ensuite d'estimer les quantités de carbone annuelles déplacées via des différents flux et d'en calculer leur bilan.

Calibration

Pour estimer le bilan de carbone du site il est donc nécessaire d'établir des modèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute fréquence (par exemple entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air). Pour établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées

3.2. Procédure expérimentale et analytique

par campagne de mesure ; ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité spatiale des flux et ne considérer que la variabilité temporelle. Les relations entre flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux, notamment en réalisant une analyse en composante principale (ACP). Cette analyse permet de déterminer quels sont les relations entre les variables et plus particulièrement quelles sont celles qui influent le plus sur les flux de GES. Le nombre de données acquises pour le CO₂ et le CH₄ étant différent, une ACP a été réalisée pour chacun de ses gaz (Annexe E). Une fois le facteur de contrôle prépondérant d'un gaz établi, grâce à l'ACP et à la littérature, une relation empirique est établie entre les deux. La forme de cette relation et la littérature conditionne ensuite les équations testées. Elles sont évaluées à l'aide du coefficient de détermination (R^2) et de la racine carré de l'erreur quadratique normalisée par la moyenne (*Normalised Root Mean Square Error*, NRMSE). Le R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée par le modèle, sa valeur est généralement comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées. Les résidus¹ sont également étudiés dans le but d'éviter un biais ou une hétéroscédasticité² dans les données (Figure 3.2).

Puis les résidus de ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant. Dans le cas où une tendance est visible avec l'un d'entre eux, le facteur est ajouté (**Réf needed**). En plus des indicateurs précédent, la pertinence de l'ajout d'un paramètre est évalué à l'aide du critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC). L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un paramètre sur la représentation des données par le modèle.

La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles de RE et PPB, car (i) c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et (ii) les corrélations avec les flux étaient les plus forte.

1. Les résidus sont défini comme la différence entre les valeurs mesurées et estimées.

2. On parle d'homoscédasticité lorsque la variance de l'erreur d'une variable est constante, et l'hétéroscédasticité lorsque qu'elle ne l'est pas

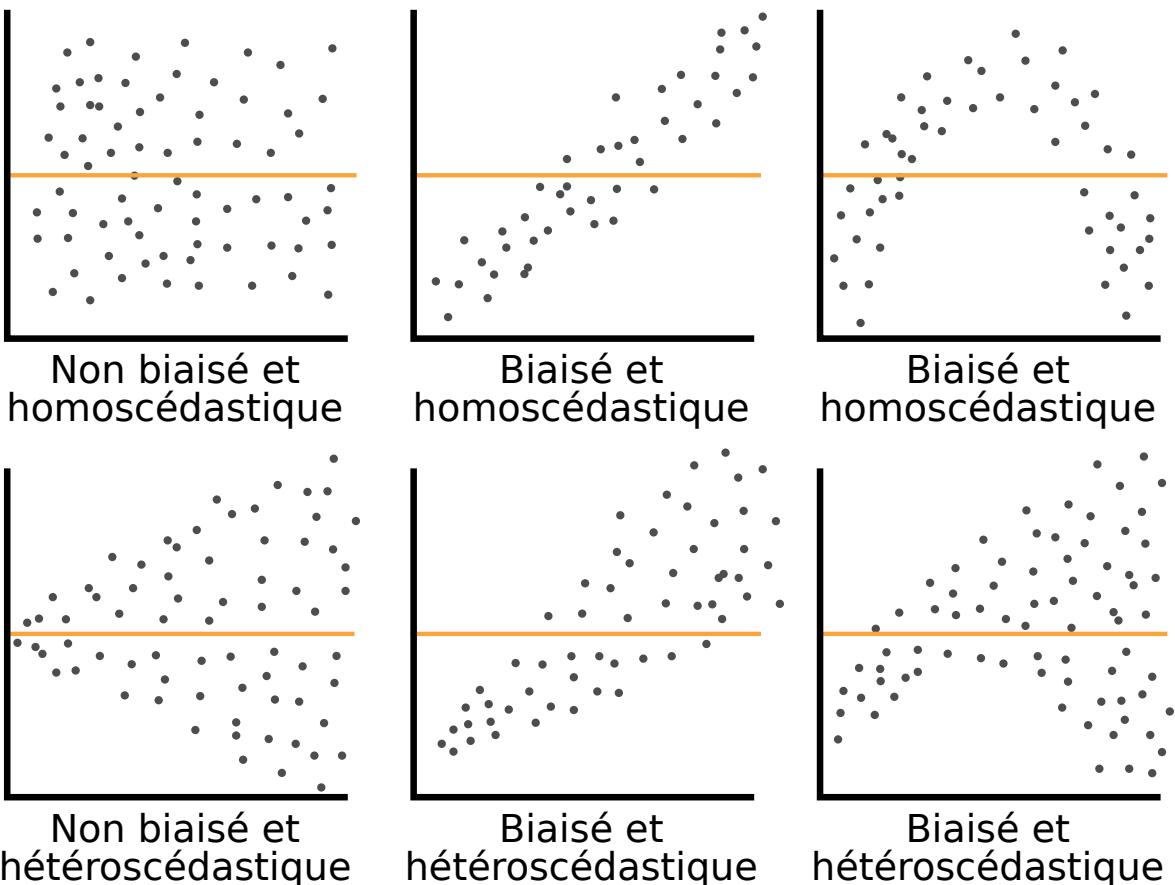


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : <https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/>

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

Concernant la respiration de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables : la température la plus utilisée est la température du sol à -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014). D'autres auteurs utilisent aussi la température de l'air et la température du sol à -10 cm (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Kim et Verma, 1992). L'utilisation de ces profondeurs sont justifiées par le fait que dans la tourbe, la respiration du sol est la plus importante au dessus du niveau de l'eau et donc en surface (?). C'est également à des profondeurs relativement faibles que se situent la majorité des racines (Rydin et Jeglum, 2013a). La respiration de ces racines peut contribuer à la respiration

3.2. Procédure expérimentale et analytique

de l'écosystème pour 35 à 60 % ([Silvola et al., 1996](#); [Crow et Wieder, 2005](#)).

Il ne semble pas émerger de consensus dans la littérature quant aux facteurs contrôlant les émissions de CH₄. Différents facteurs sont utilisés comme la température, ([Alm et al., 1999](#); [Bubier et al., 1995](#)), le niveau de la nappe ([Bubier et al., 1993](#)) ou encore la végétation ([Bortoluzzi et al., 2006](#)). Ces facteurs peuvent être utilisés seuls ou conjointement.

Évaluation/validation

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

Interpolation

Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés à une fréquence horaire identique à celle de la station météo présente sur le site : Pour des données dont l'acquisition est manuelle uniquement, comme la végétation, une interpolation linéaire est faite entre les points de mesures. Pour les données acquises à la fois automatiquement par la station météorologique et manuellement, comme la température de l'air ou de la tourbe, l'interpolation est faite à partir de la relation entre les mesures continues et

ponctuelles. Les flux sont ensuite recalculés (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) à l'échelle horaire sur les deux années de mesure puis sommés afin d'estimer les bilans de carbone. Ces bilans sont par la suite exprimés en gC m^{-2} par période de temps (souvent l'année).

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

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

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

Avec :

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

3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone

La variabilité spatiale des flux a été caractérisée en utilisant deux approches. La première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la modélisation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi calculer des flux par placette. L'inconvénient de cette méthode est le faible nombre de points utilisé pour chaque

3.2. Procédure expérimentale et analytique

calibration, ce qui peut conduire à une forte erreur sur l'estimation des paramètres voire à la non convergence des modèles. La seconde approche permet de palier en partie à ce souci en calibrant les modèles à partir de groupes de placettes. Ces ensembles ont été fait en regroupant les placettes ayant la composition végétale la plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation joue un rôle important tout en étant délicate à prendre en compte. La température, plus facile à mesurer et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblaient des choix moins pertinent. Le partitionnement a été faite par classification hiérarchique ascendante. C'est une méthode déterministe qui consiste, à partir de l'ensemble des individus (ici nos différentes placettes de mesure), de les regrouper en classes de plus en plus grande. Les points sont regroupés par similarité, les deux points les plus proches sont fusionnés, puis les deux suivants et ce jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule classe. Cette classification est généralement représentée par un dendrogramme, elle a été appliquée sur les recouvrements végétaux mesurés et permet de distinguer quatre groupes (Figure 3.3).

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

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

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

Avec :

- $E_{(bilan)}$ l'erreur associée au bilan
- χ_{flux} la fraction du flux par rapport à la somme en valeurs absolue de tous les flux compris dans le bilan

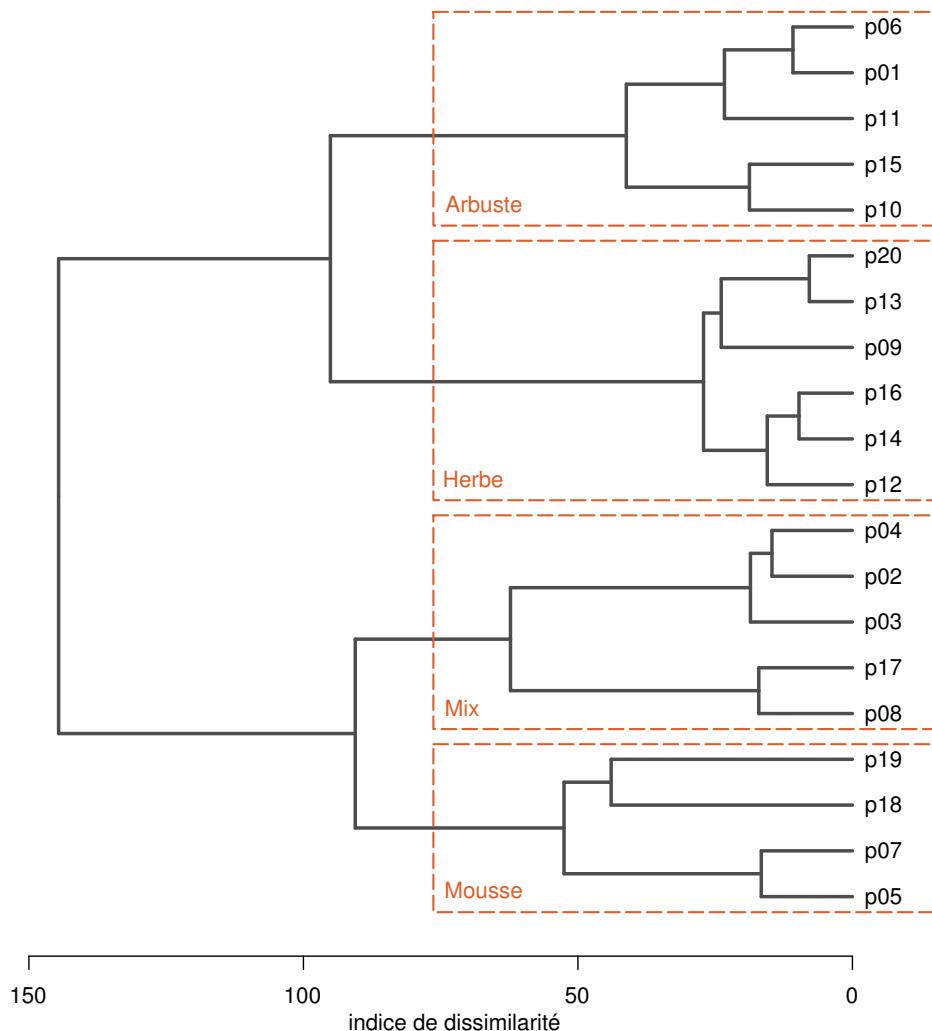


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinale, herbacées et arbustives)

— $NRMSE_{flux}$ la racine carré de l'erreur quadratique normalisée à la moyenne associée au flux

Ces erreurs ne sont qu'une part de l'erreur totale qui devrait être associée à ces flux. Elle ne considère par exemple pas les erreurs aléatoires et systématiques liées aux mesures.

3.3. Résultats

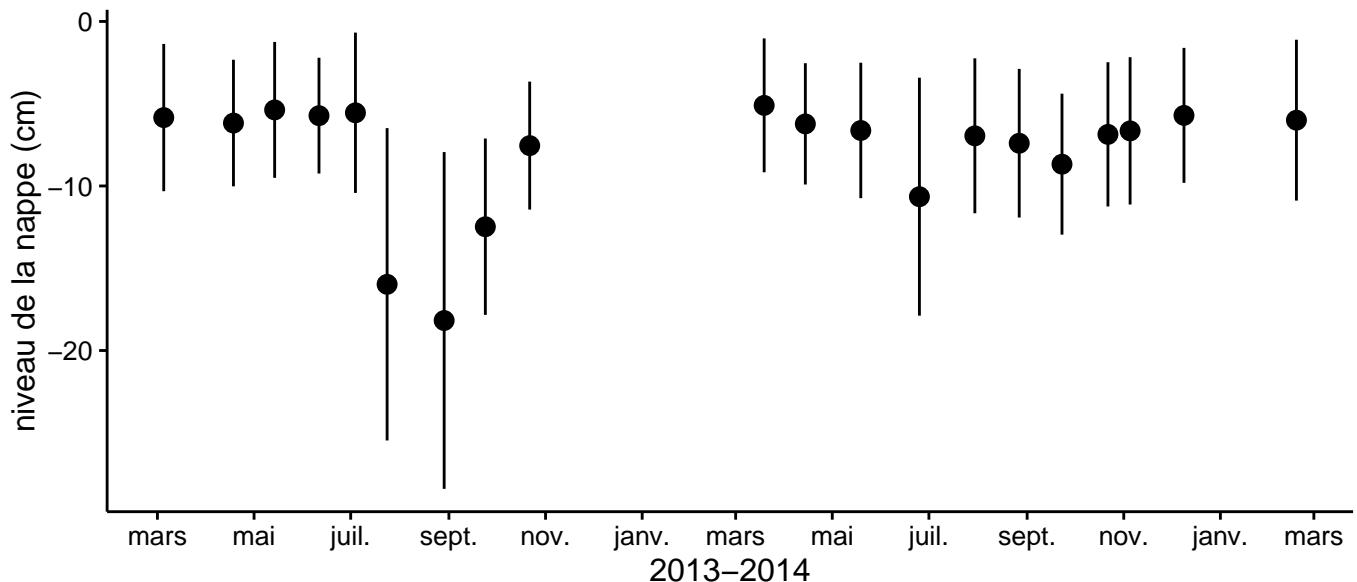


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).

3.3 Résultats

3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES

Facteurs contrôlant

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

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

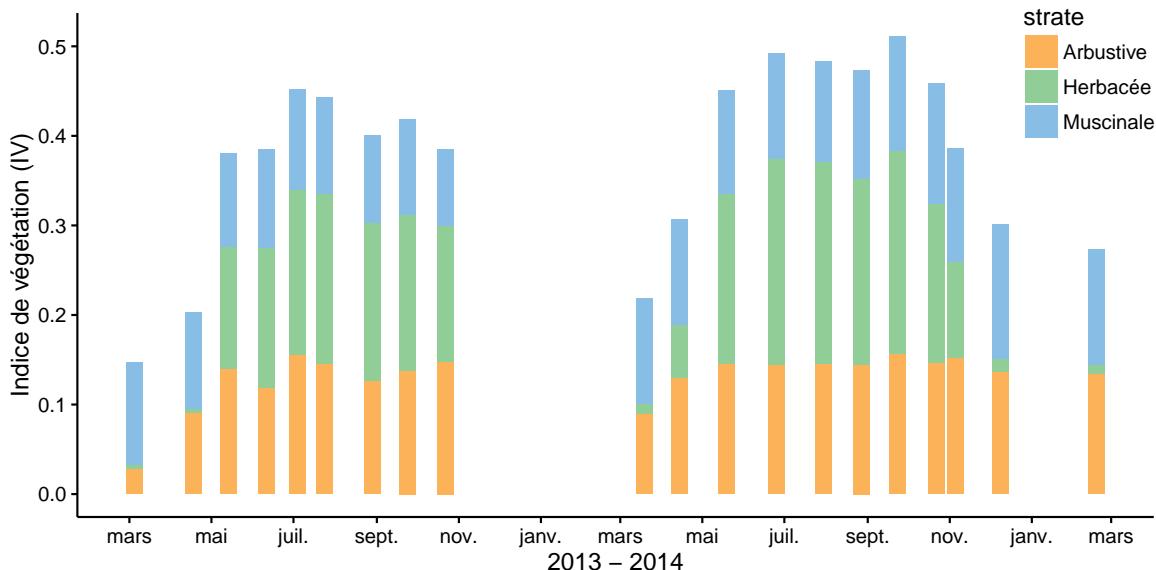


FIGURE 3.5 – Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015. Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le compose

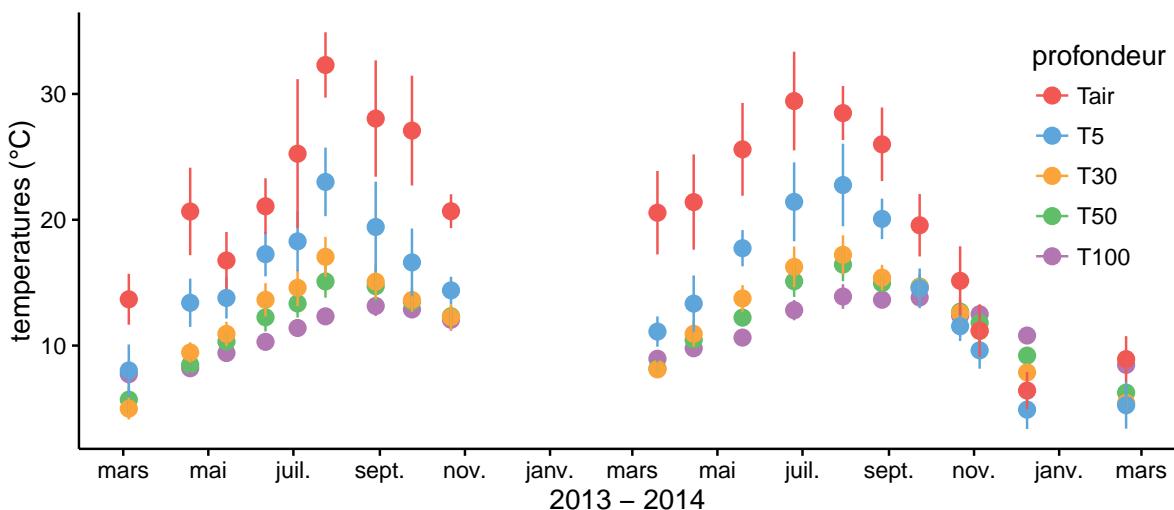


FIGURE 3.6 – Évolution moyenne des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurée dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015

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

La température de l'air mesurée manuellement dans les 20 placettes montre une variabilité saisonnière comprise entre 6 et 32 °C cohérente avec celle mesurée par la station météo. La variabilité saisonnière de la température est également visible quand elle est mesurée dans le sol avec cependant un amortissement et une diminution de la

3.3. Résultats

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

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

Flux de carbone

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

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

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

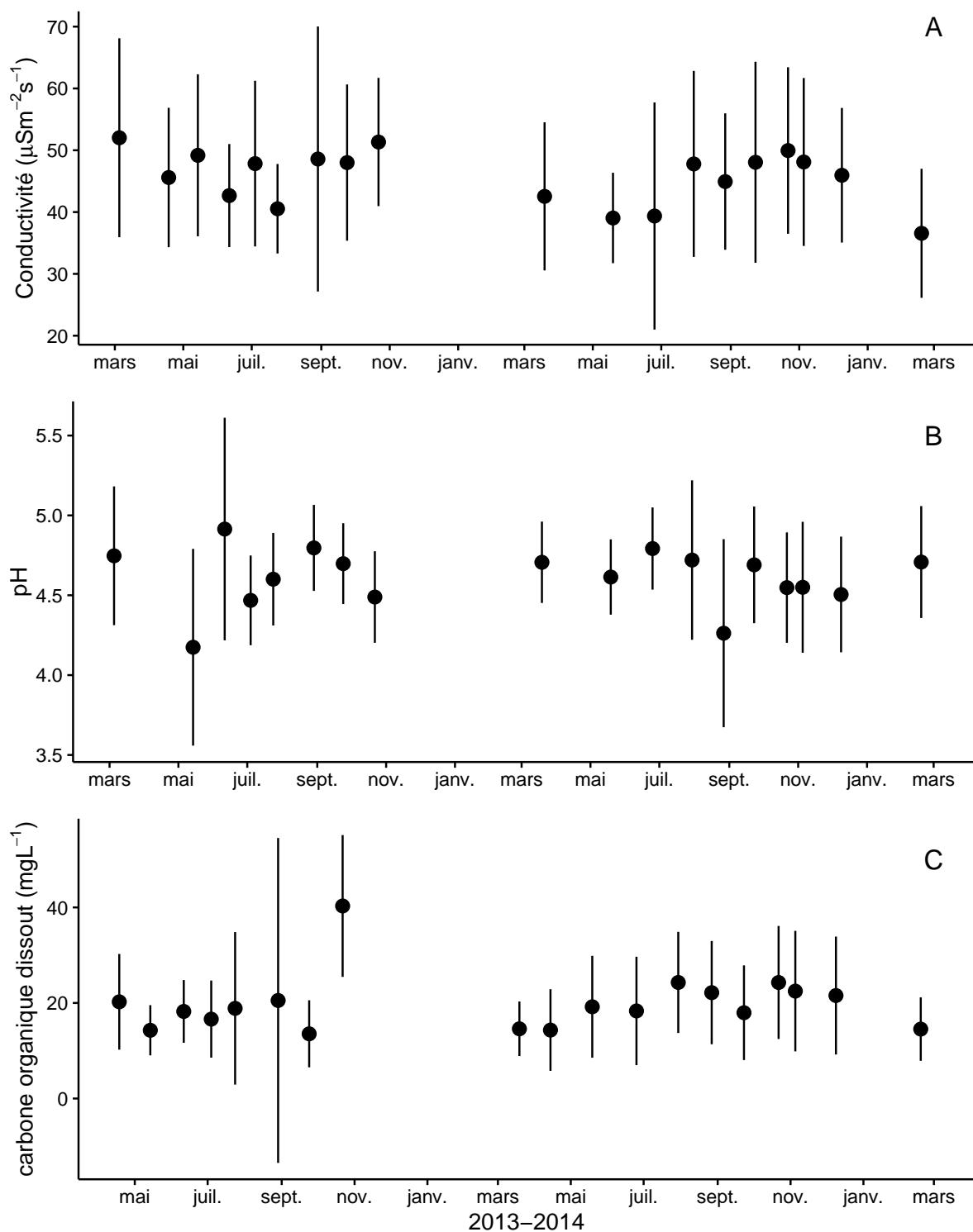


FIGURE 3.7 – Cinétique des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.

3.3. Résultats



FIGURE 3.8 – Cinétique des flux de CO₂ moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.

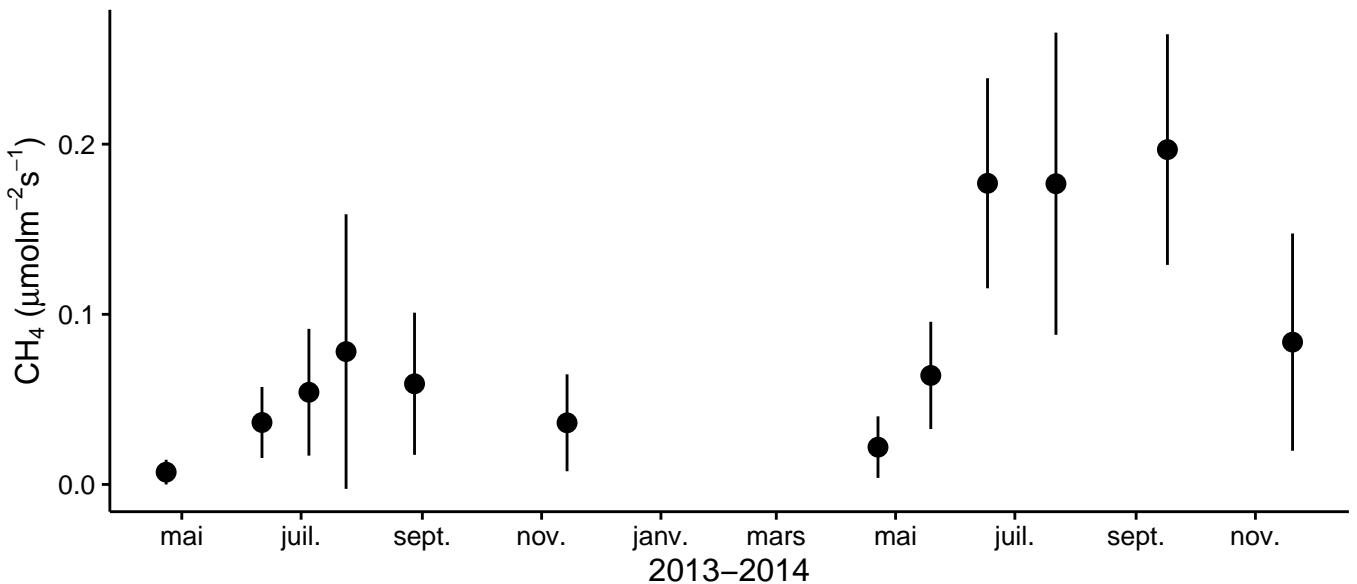


FIGURE 3.9 – Évolution des flux de méthane moyen sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard.

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

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

3.3. Résultats

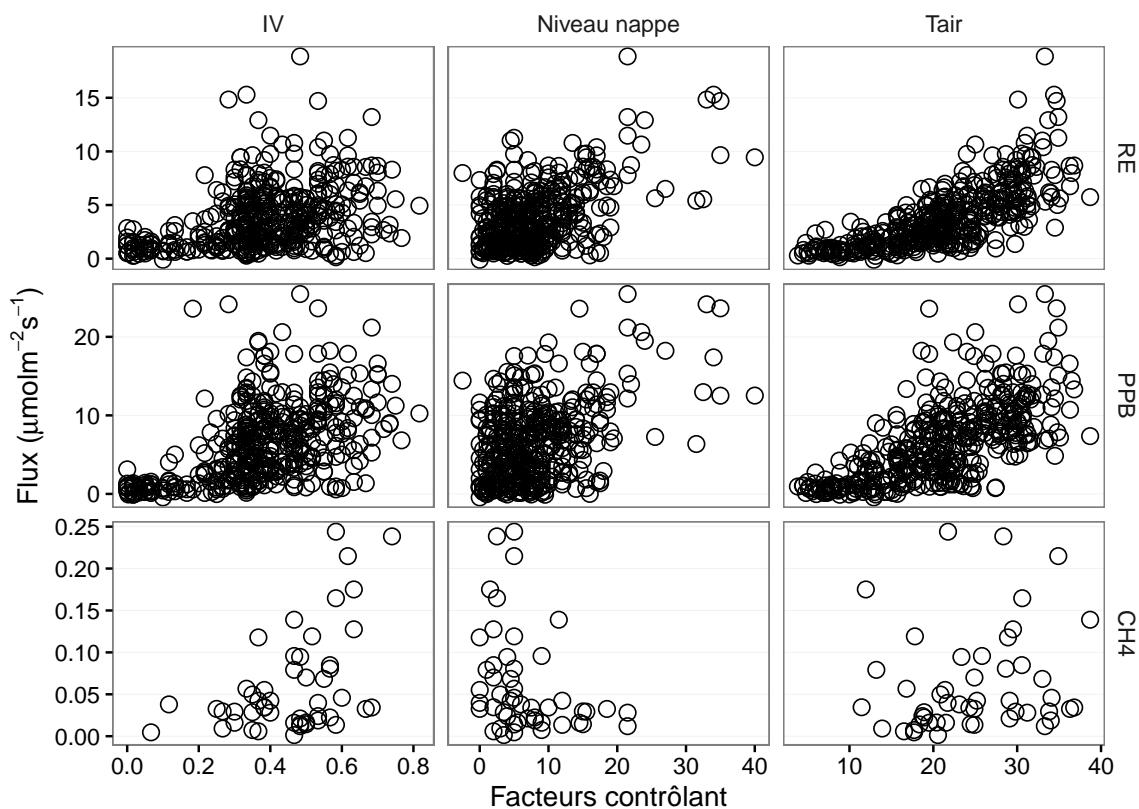


FIGURE 3.10 – Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l’indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d’eau au milieu (cm) et la température de l’air (Tair en $^{\circ}\text{C}$)

Relations entre flux gazeux et facteurs contrôlant

Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe d'eau a très peu varié pendant les deux années de mesures : principalement d'août à octobre 2013. De ce fait aucune relation claire n'est identifiable entre les flux et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄ (Figure 3.10). Les valeurs de la PPB et de la RE décrivent une tendance exponentielle quand la température de l'air augmente. Une tendance similaire est visible entre les flux de PPB et l'indice de végétation (IV). Pour le CH₄, aucune tendance n'est visible avec la température ou le niveau de la nappe, même si pour ce dernier il semble y avoir un maximum d'émission entre 0 et -10 cm. Les flux de CH₄ montrent une tendance exponentielle avec l'indice de végétation.

L'ensemble de ces observations sont cohérentes avec les résultats des ACP (Annexe C)

3.3.2 Estimation des flux de GES

Production primaire brute

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

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

Avec :

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

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

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

L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable explicative de la PPBsat, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une NRMSE de 32 % (Figure 3.11-a). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-b). Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.11-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.11-d). Par contre aucune relation n'est visible avec le

3.3. Résultats

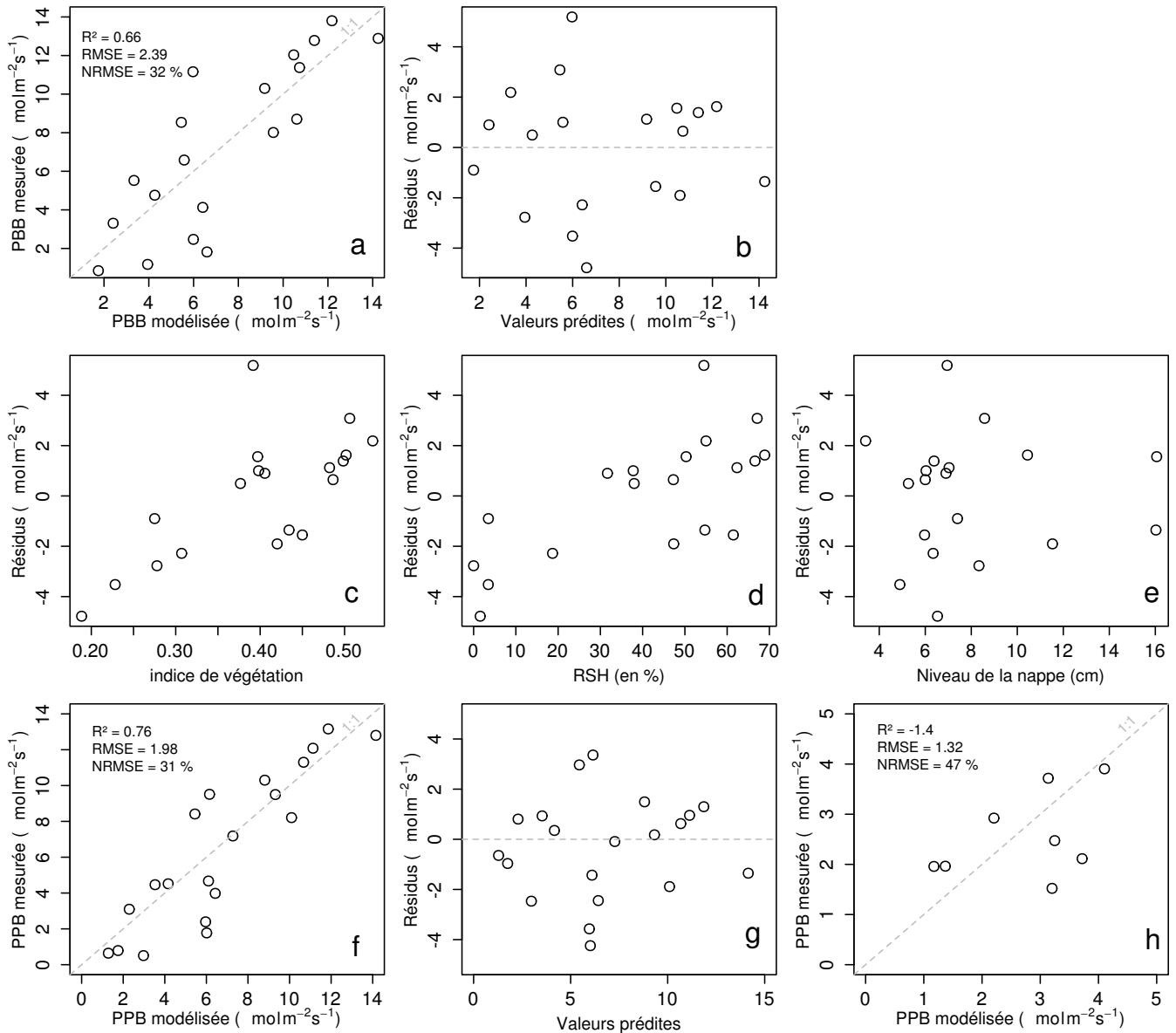


FIGURE 3.11 – Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée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

niveau de la nappe d'eau (Figure 3.11-e) Le pourcentage de recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir de l'équation 3.4 a une NRMSE de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.11-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests a une NRMSE plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.11-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 3.2). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) nous avons adapté le modèle, à la manière de [Bortoluzzi *et al.* \(2006\)](#), pour y intégré une fonction linéaire de la végétation :

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

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 : la NRMSE diminue à 21 %. (Figure 3.12-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. Avec notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de valeur supérieur à 4 (Figure 3.12-b). Le biais reste malgré tout faible au regard de l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont mis en relation avec des facteurs contrôlant tels que les recouvrements végétaux (que ce soit celui des sphaignes ou des herbacées), ou le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.12-c,d,e). Comme précédemment, la NRMSE de la PPB, de 19 %, est du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f). La NRMSE de PPBsat et PPB diminue avec la prise en compte de l'indice de végétation lors de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une NRMSE importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation (Figure 3.12-h). Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs

3.3. Résultats

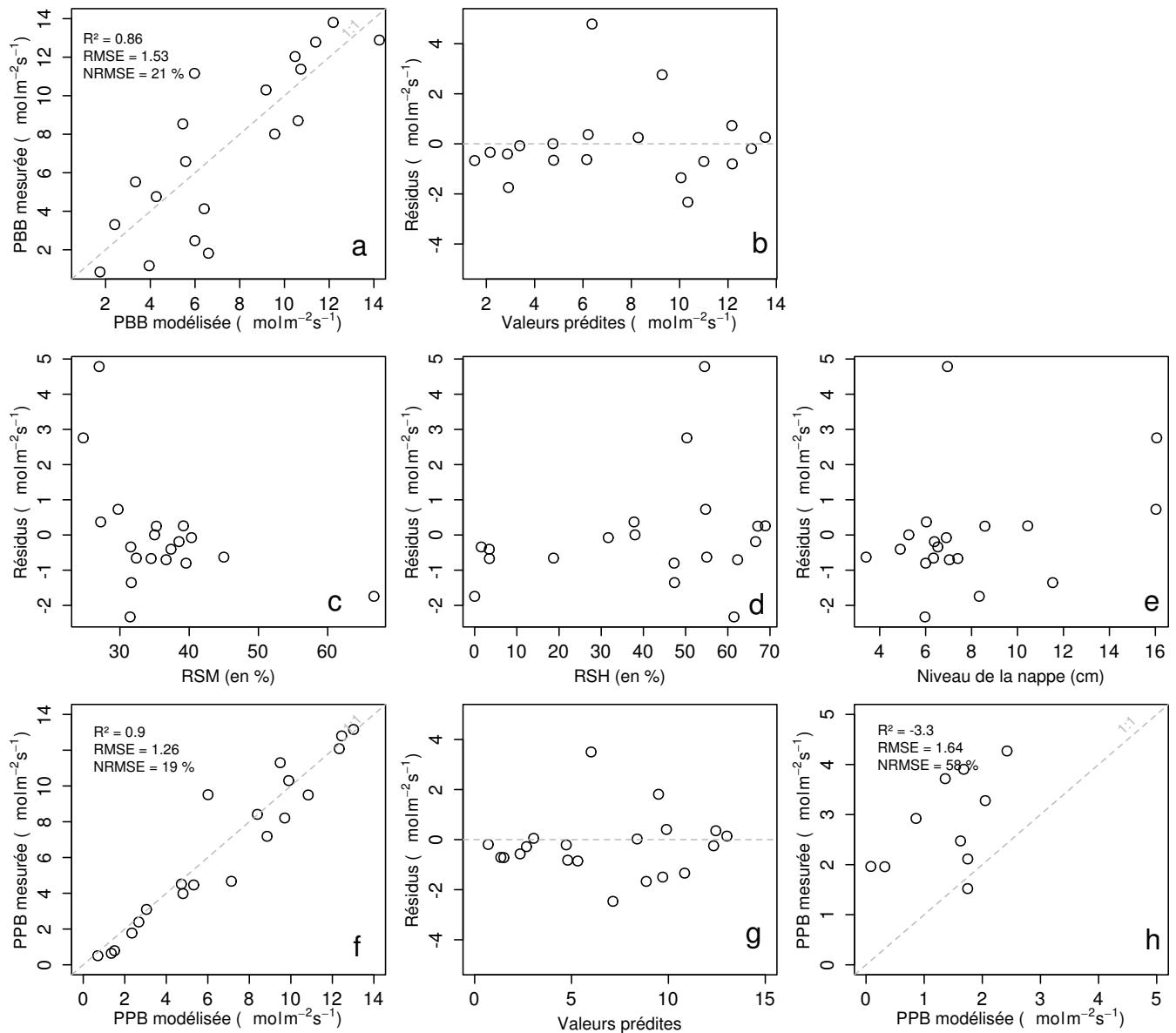


FIGURE 3.12 – Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage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

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

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

mesurées. Néanmoins ce modèle intégrant la végétation permet de diminuer de façon importante l'erreur associée à l'estimation des paramètres de l'équation.

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

Respiration de l'écosystème

La relation exponentielle entre la RE et la température est reconnue (Luo et Zhou, 2006b), et la RE est estimée avec l'équation :

3.3. Résultats

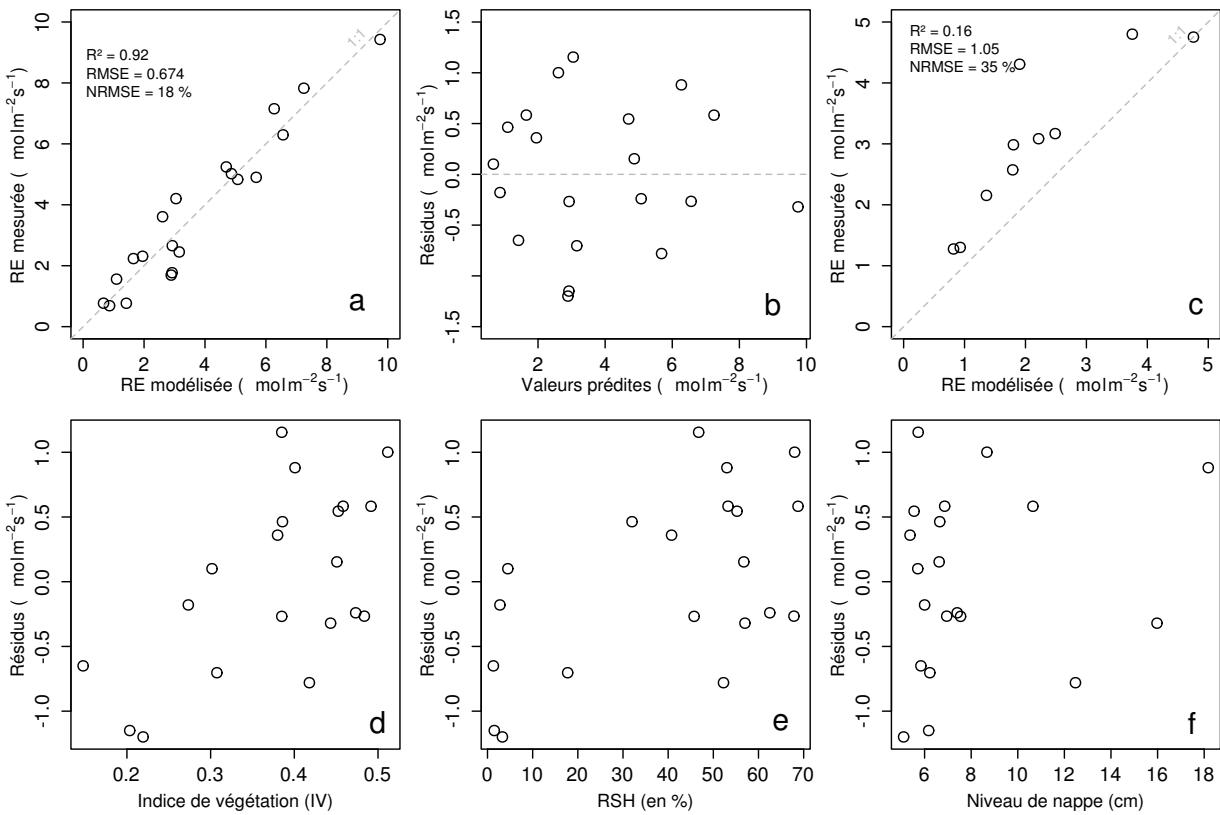


FIGURE 3.13 – Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation,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

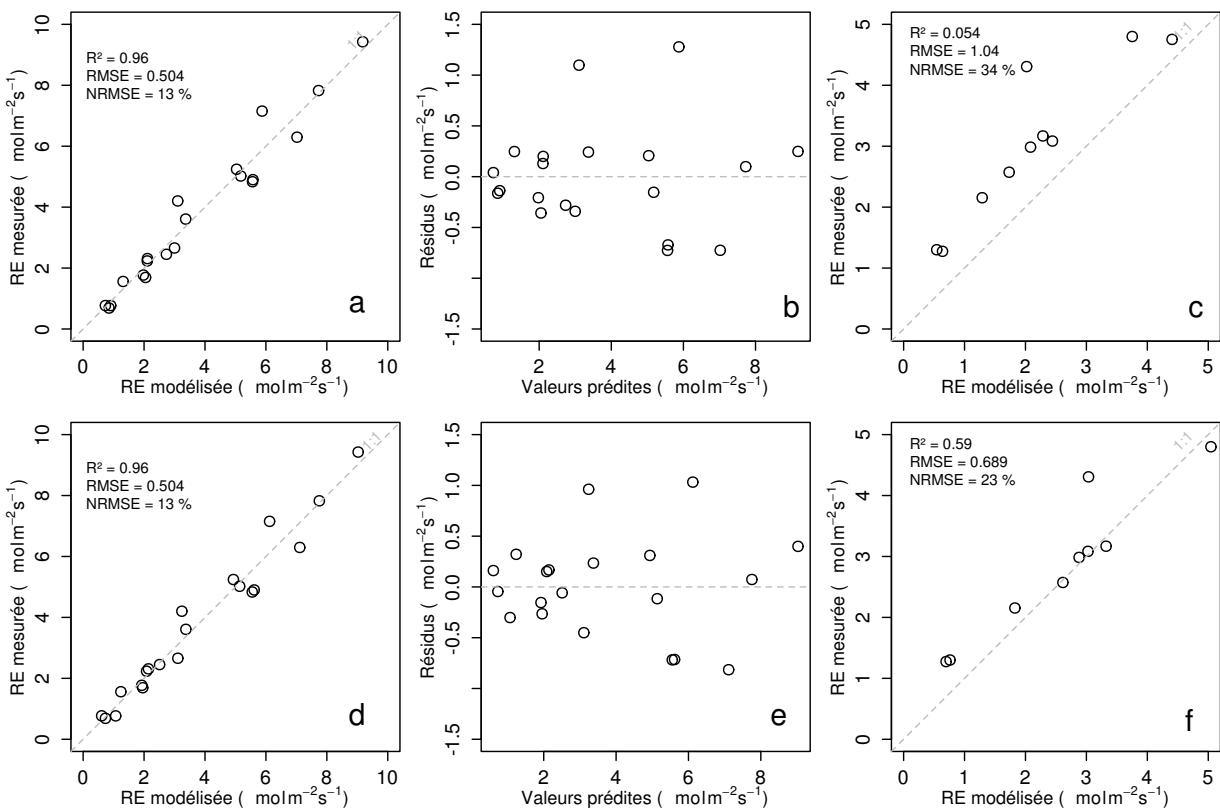


FIGURE 3.14 – Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de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

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

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

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

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

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

Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.14-a,b et 3.14-d,e respectivement. Dans les deux cas, la NRMSE diminue pour avoisiner 13 %, avec des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations montre cependant des différences : D'une part l'équation 3.8 ne permet pas de diminuer la NRMSE (34 %) et est très proche des 35 % calculé pour l'évaluation du modèle n'intégrant pas la végétation (Figure 3.14–c). D'autre part l'évaluation de l'équation 3.9 montre une NRMSE plus faible de 23 % (Figure 3.14–f). Les paramètres des différentes équations sont présentés dans le tableau 3.2 ; les modèles **RE-1**, **RE-2**, et **RE-3** correspondent respectivement aux équations 3.7, 3.8 et 3.9. À l'inverse de la PPB les paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du

3.3. Résultats

modèle RE-2, une significativité importante ($p\text{-value} < 0,05$) et une NRMSE faible (Tableau 3.2).

Flux de CH₄

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

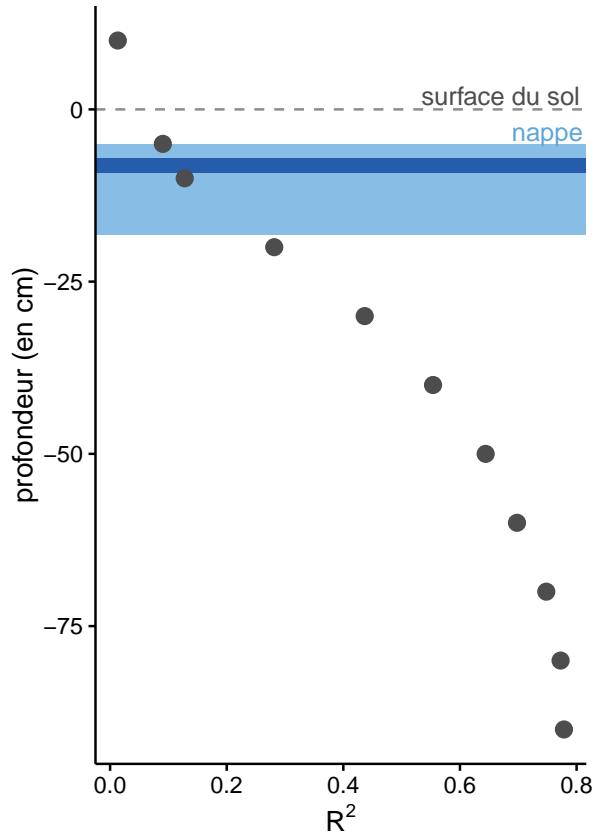


FIGURE 3.15 – Évolution du R² de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et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

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

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

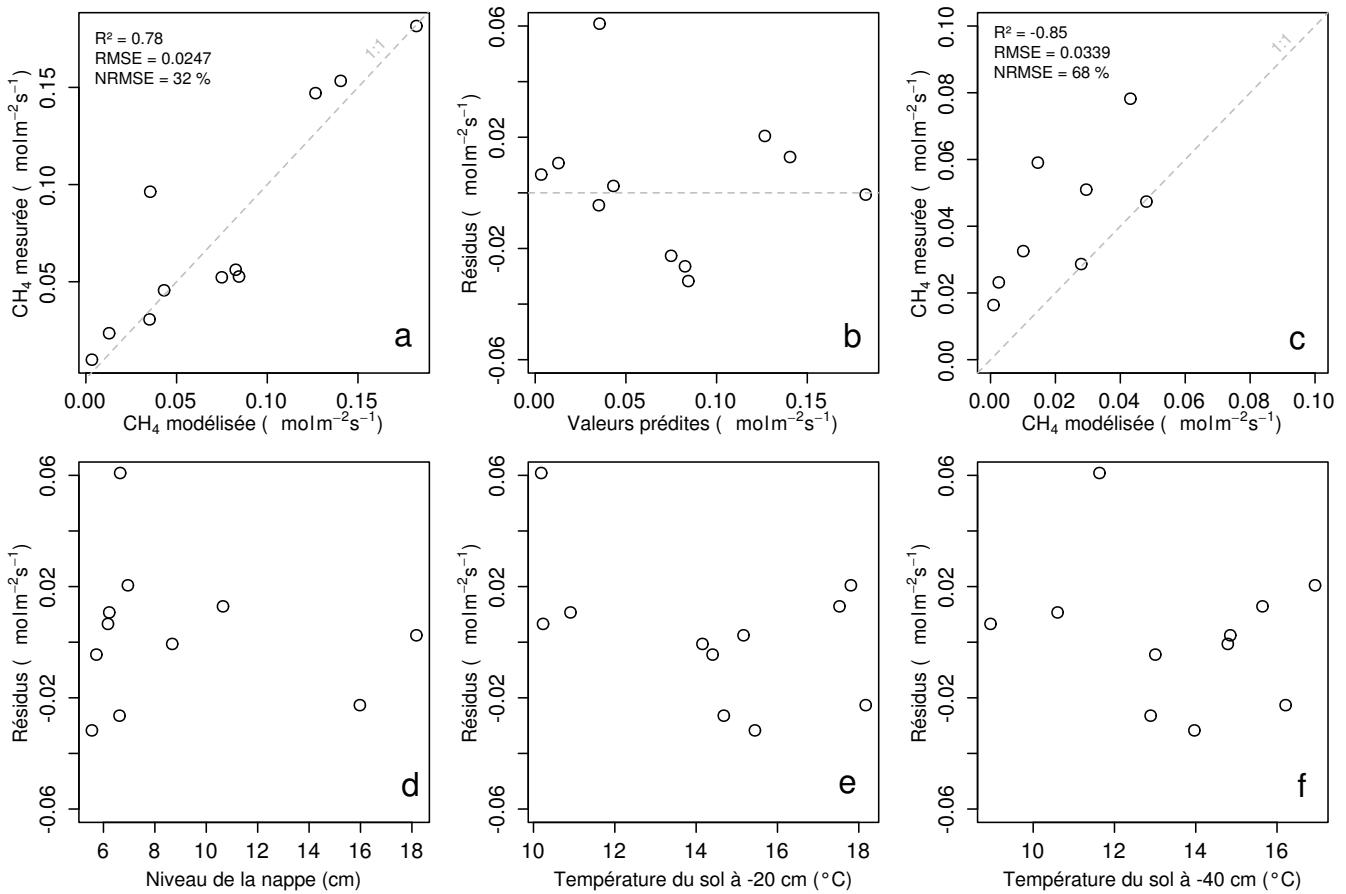


FIGURE 3.16 – Calibration des flux de CH₄ avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau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

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

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

Les interpolations des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie supérieure de la barre rouge sur la figure 3.17) ne semblent pas être reproduite par le modèle PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.17). Dans les deux cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014 et sous-estimer la PPB en été (en 2013 principalement pour PPB-1 et les 2 années pour

3.3. Résultats

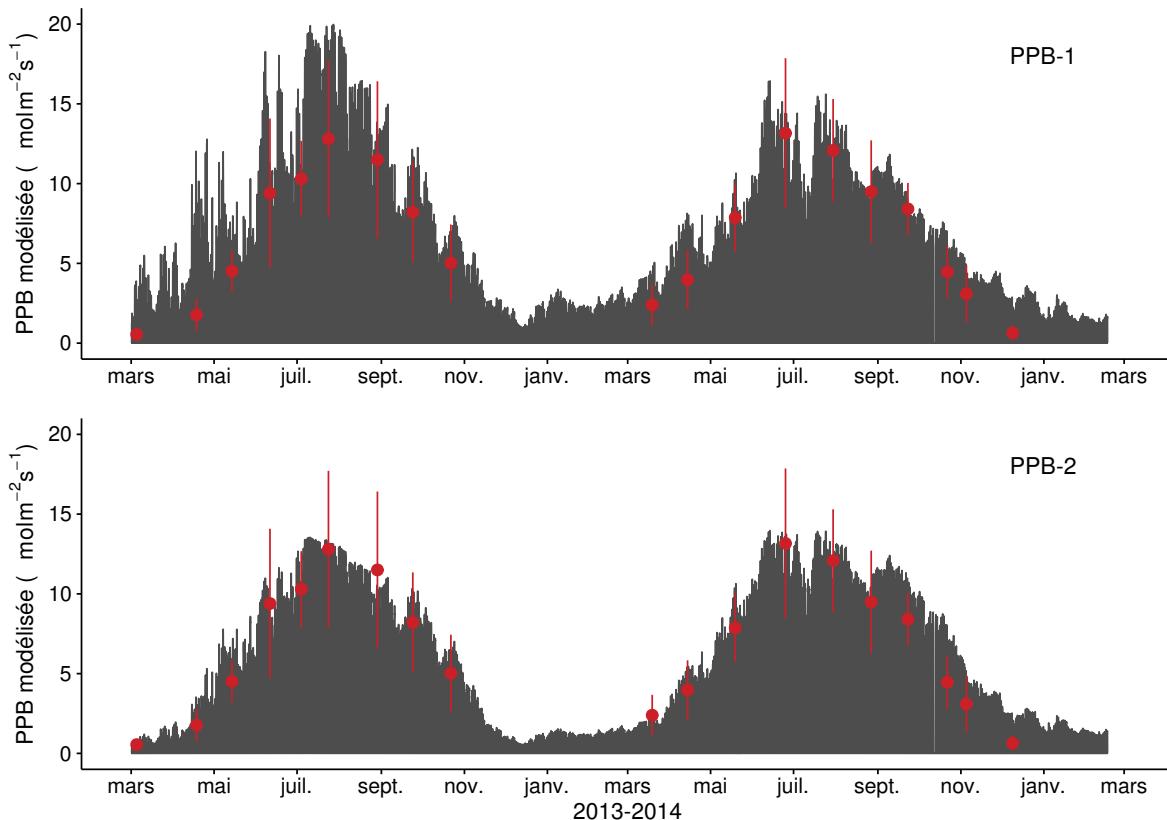


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

PPB-2).

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

Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière. Dans l'ensemble l'estimation du CH₄ semble rendre compte de la différence de flux mesuré en 2013 et en 2014.

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

Les flux interpolés à une fréquence horaire puis sommés par année sont présentés dans le tableau 3.3 pour les différents modèles utilisés. Sur les deux années, selon le mo-

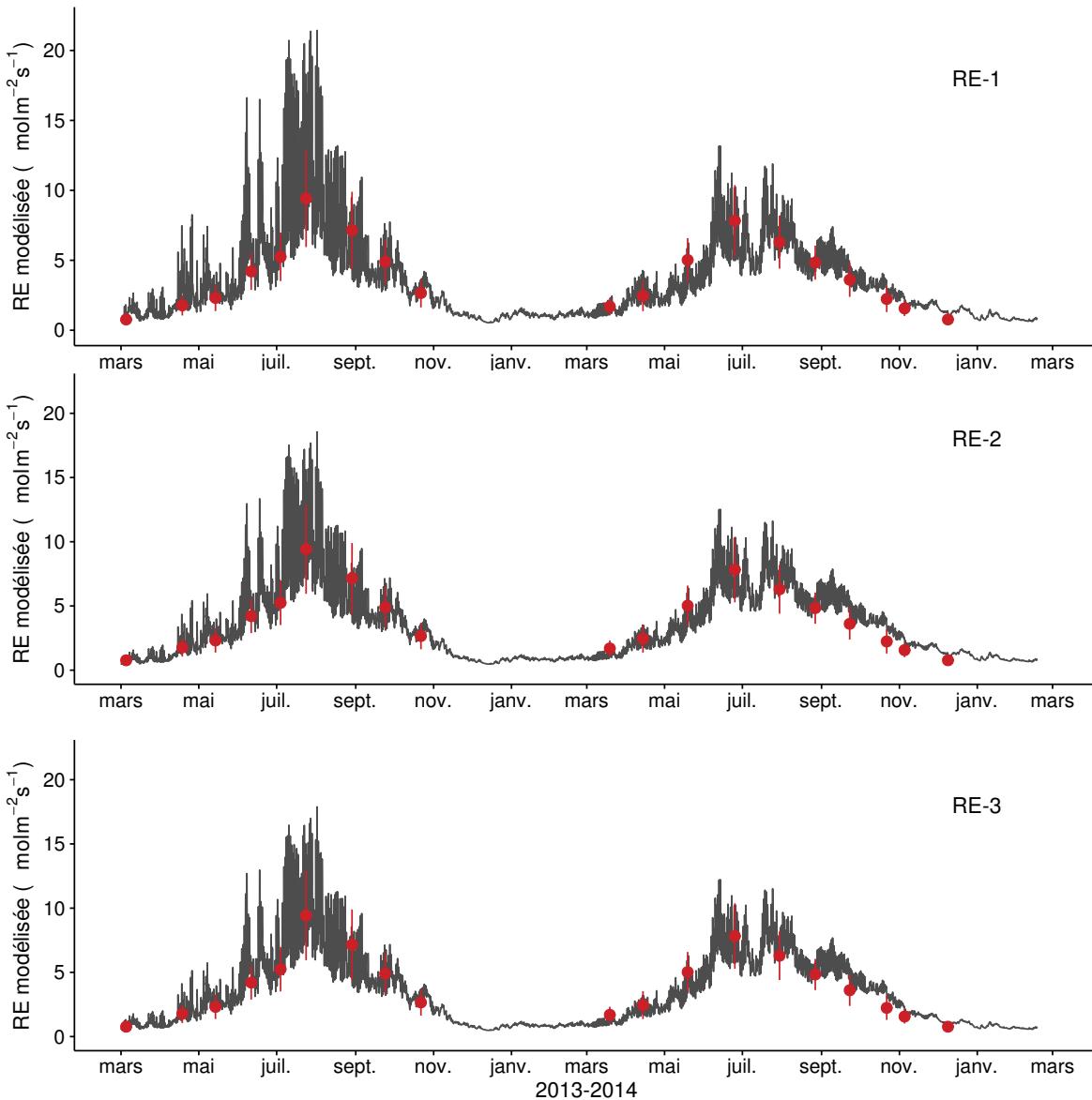


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

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

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

3.3. Résultats

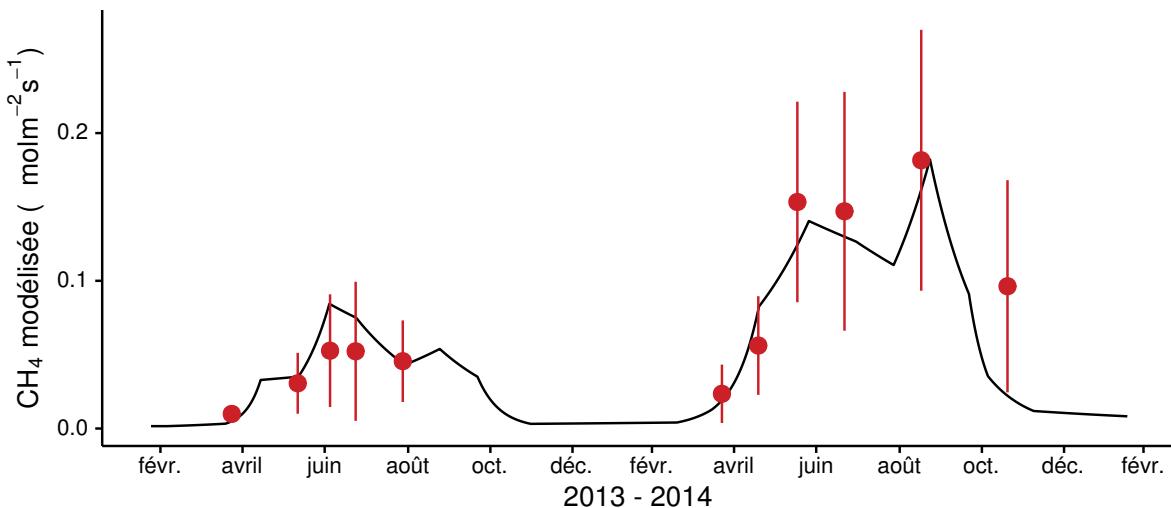


FIGURE 3.19 – Flux de CO₂ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

Tableau 3.4 – Bilan de carbone annuel, en gC m⁻² an⁻¹, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan

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

dèle utilisé, le flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et $1290\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ pour PPB-2 et PPB-1 respectivement. On observe une différence entre les deux modèles : celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus important en 2013 qu'en 2014, tandis que le modèle prenant en compte la végétation (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation minimise également l'incertitude de l'estimation, la divisant approximativement par deux.

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

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

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

Carbone organique dissout

La quantité de COD sortant de la tourbière est estimée à $8\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ en 2013 et $16\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ en 2014 (Tableau 3.3). Les concentrations moyennes en COD mesurées à l'exutoire sont très proche pour les deux années $18,6$ et $18,3\text{ mg l}^{-1}$ respectivement. Par contre la quantité d'eau sortant de l'écosystème est plus importante en 2014 avec un export aux alentours de 1000 m^3 par jour entre octobre 2014 et février 2015 (Figure 3.20).

3.3. Résultats

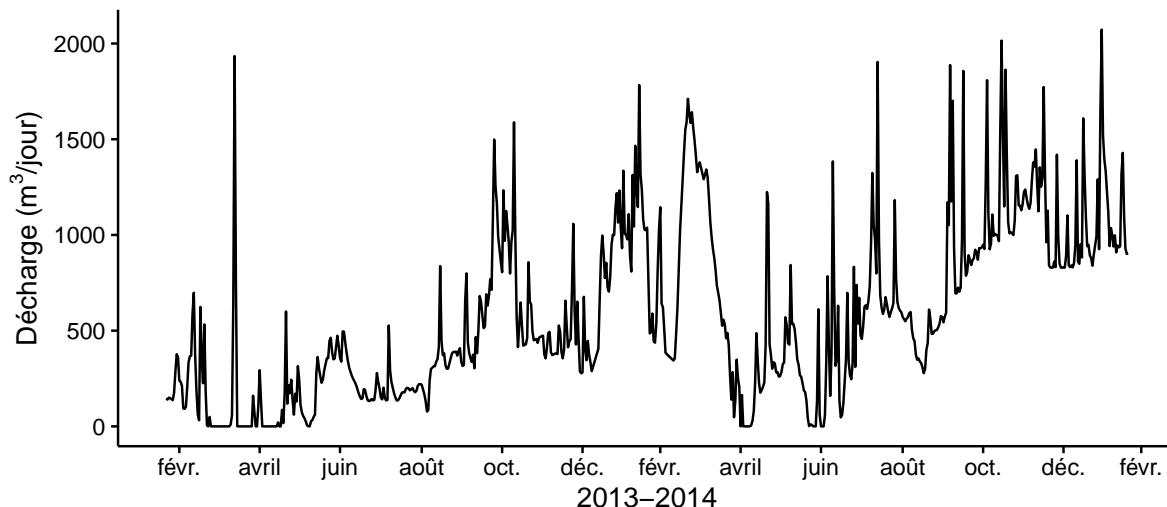


FIGURE 3.20 – Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet *et al.* (2013).

Représentativité locale du bilan de CO₂

En recalculant des valeurs de NRMSE individuelles pour chaque placette, il est possible d'avoir une indication sur la représentativité locale des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème (Figure 3.21). Que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°5 a systématiquement une NRMSE significativement plus élevée que les autres.

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

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

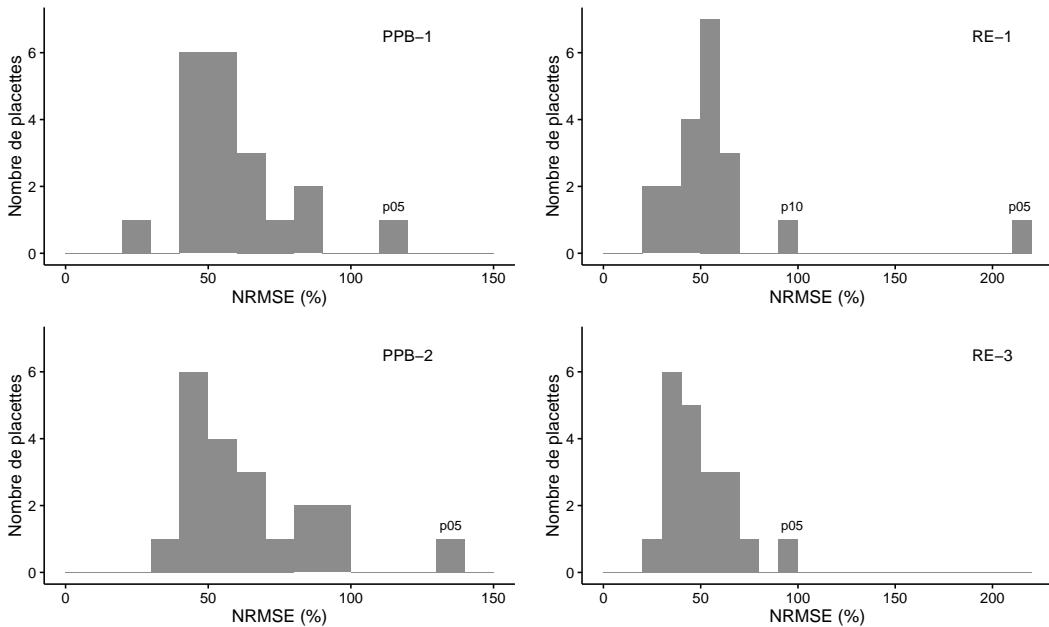


FIGURE 3.21 – Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO₂

Calibration par groupe de placette

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

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

3.3. Résultats

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

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

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

En terme de bilan de CO₂, les groupes Arbuste et Mousse sont ceux qui sont le moins

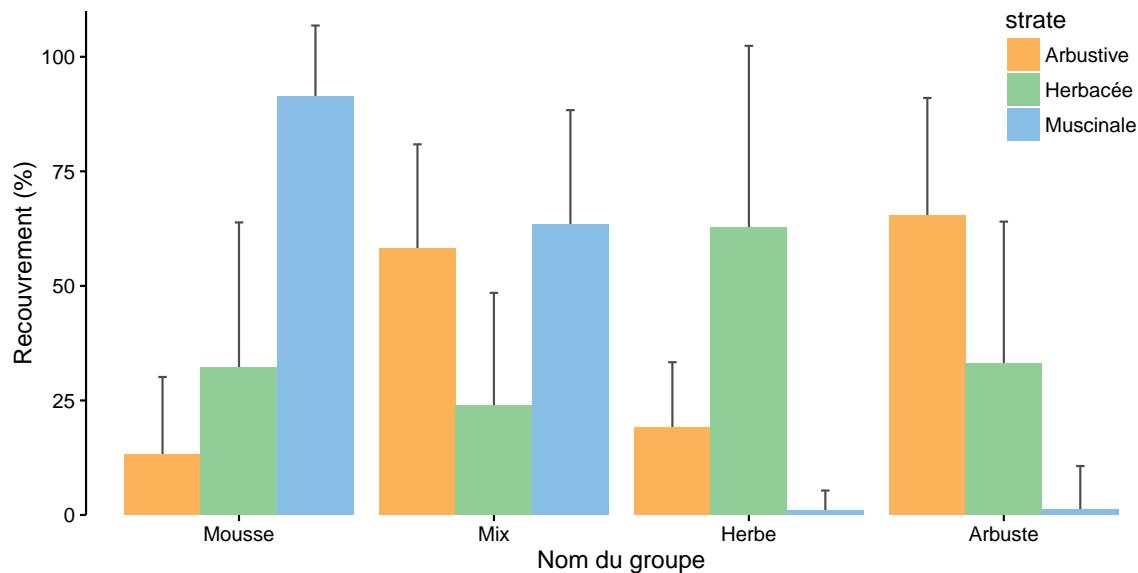


FIGURE 3.22 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.

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

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

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

3.3. Résultats

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

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

Calibration par placette

Les modèles RE-1, RE-3 ont pu être calibré pour l'ensemble des 20 placettes et le modèle PPB-2 pour 17 d'entre elles. Le modèle RE-2, proche de RE-3 n'a pas été calibré quant au modèle PPB-1 sa calibration par placette ne convergeant pas pour la moitié d'entre elles, il a été laissé de côté. Il faut noter que le faible nombre de points rend l'estimation des paramètres limitée en terme de significativité. Par ailleurs que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°10 semble avoir un comportement particulier.

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

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

Sur les deux années, les quantités de carbone assimilées par la PPB (modèle PPB-2) varient entre 507 et 1409 gC m⁻² an⁻¹, avec une majorité des placettes autour de

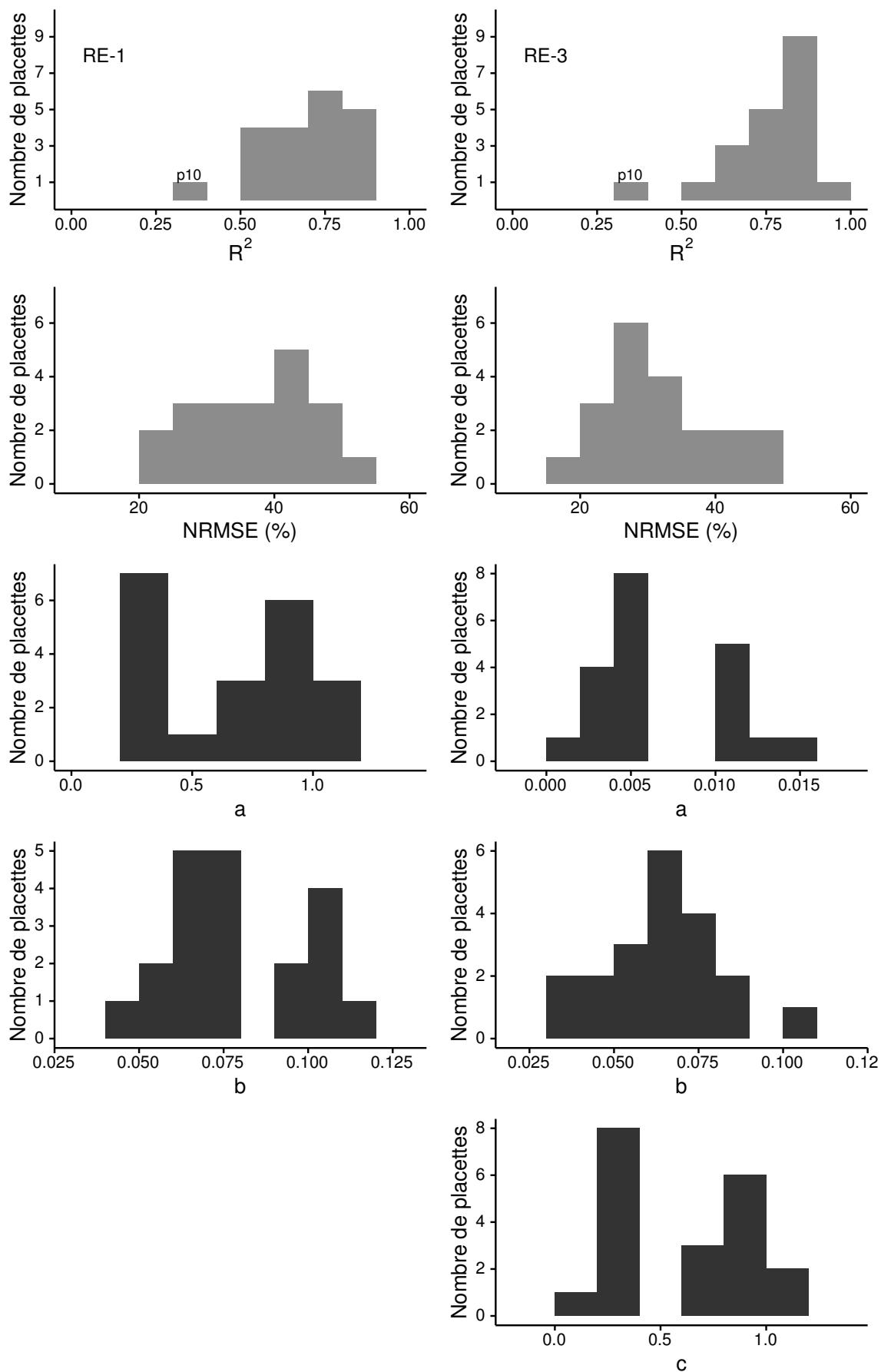


FIGURE 3.23 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette ($N=20$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

3.3. Résultats

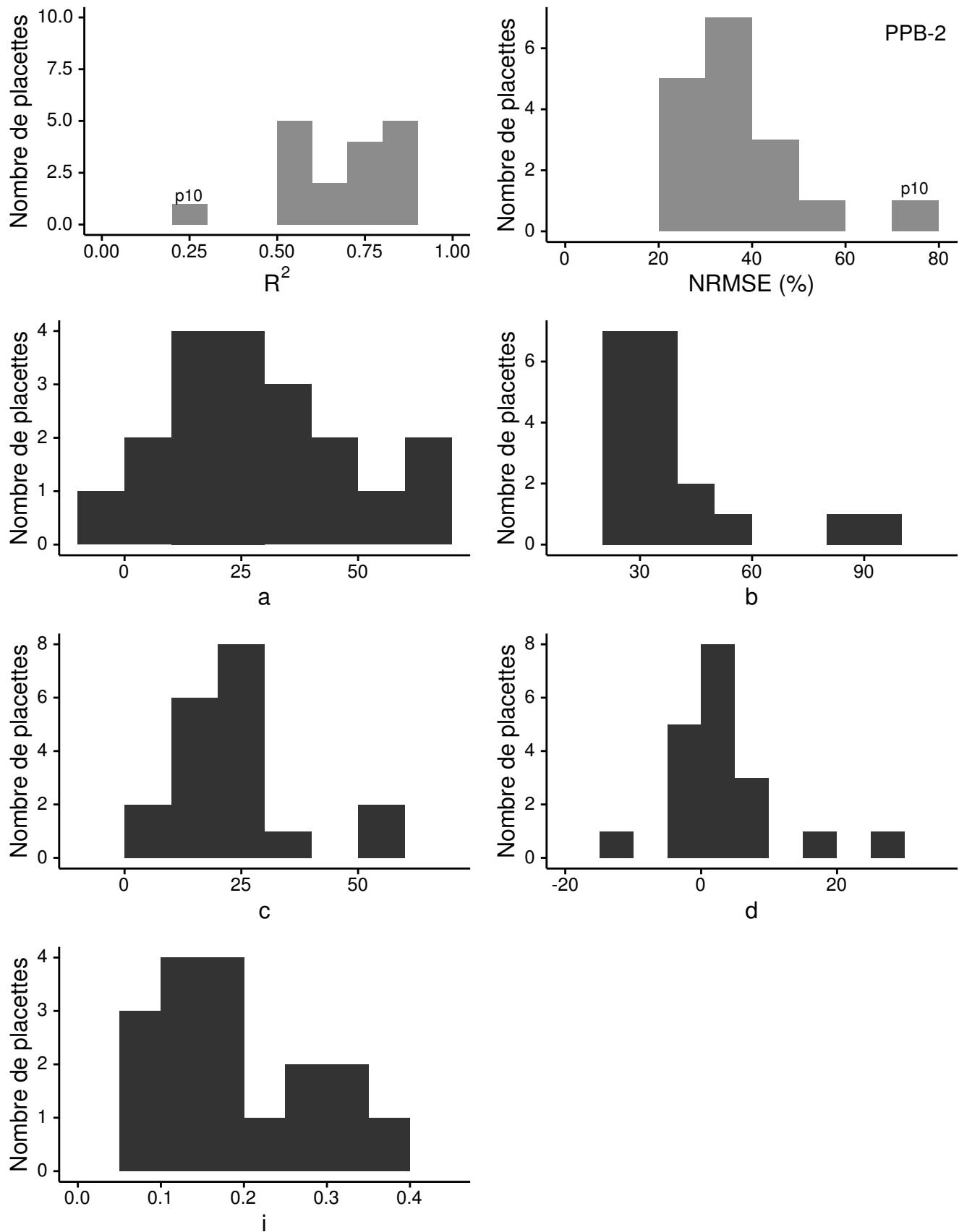


FIGURE 3.24 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette ($N=17$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

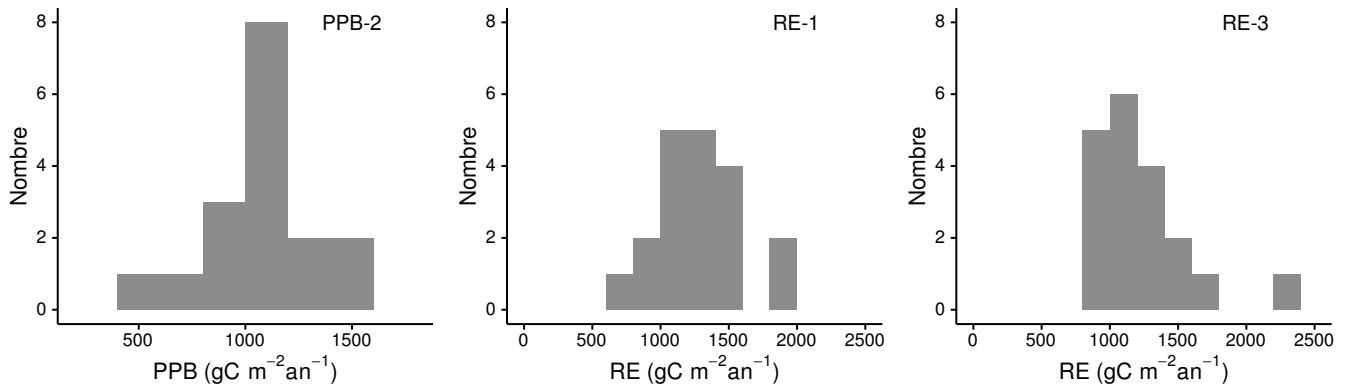


FIGURE 3.25 – Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)

1100 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et une moyenne de $1052 \pm 238 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Pour la RE, la distribution des flux du modèle RE-1 s'échelonne entre 633 et 1832 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec une moyenne de $1275 \pm 314 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et entre 828 et 2371 gcma avec une moyenne de $1218 \pm 363 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour le modèle RE-3.

Enfin il ne semble pas y avoir de gradient spatial des flux que ce soit pour la PPB ou la RE (Annexe G).

3.4 Discussion

La discussion de ce chapitre, s'articule autour de quatre parties. La première concerne les **modèles** calibrés à l'échelle de l'écosystème, leurs différences leurs qualités respectives. La seconde détaille les différents **flux** estimés par ces modèles. Le(s) **bilan(s)** de carbone issu(s) de ces flux sont exposés dans la troisième partie. Enfin la quatrième discute des éléments concernant la **variabilité spatiale** des flux.

3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème

PPB

À l'inverse du modèle PPB-2, le modèle PPB-1 ne prend pas en compte de façon directe la végétation. L'estimation des paramètres de PPB-1, lors de la phase de

3.4. Discussion

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

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

La prise en compte de la végétation, si elle améliore les incertitudes statistiques sur l'estimation des paramètres du modèle, semblent conduire à une sous-estimation de la PPB. En effet le modèle PPB-2 ne rend pas compte des valeurs les plus élevées qui ont été mesurées (Figure 3.17-B). Par ailleurs l'évaluation du modèle PPB-1 renvoie un erreur plus faible que celle du modèle PPB-2.

Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître importante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celle rencontré par [Worrall et al. \(2009\)](#) qui compare différentes façons de modéliser des flux de gaz avec des équations différentes (et non pas juste des variations sur un type de modèle).

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

RE

À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'améliore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre les valeurs de la NRMSE est de 5 % (Figures 3.13–a et 3.14–a,d). En revanche lors de la phase d'évaluation, l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus importante avec une différence de 11 % entre les valeurs de la NRMSE. Contrairement à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au maximum (entre RE-1 et RE-3), soit moins de 2 % du flux. L'intérêt de l'évaluation pour la RE ne réside pas tant dans la sélection d'une meilleure estimation des flux. Elle permet plutôt d'établir s'il est possible d'utiliser ou non un modèle dans un autre contexte. Pour la RE et le modèle RE-3 ce contexte reste contraint à l'intérieur du site.

Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins importante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05 (Tableau 3.2). La NRMSE calculée lors de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la calibration, reste faible particulièrement pour le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 % (Figure 3.14–f). La RE semble donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres plus fiable et une différence entre les estimations issues des différents modèles plus limitée.

F_{CH_4}

La calibration des flux de CH_4 conduit à une erreur du même ordre de grandeur que celle obtenue pour PPB-1 (Figure 3.16). L'évaluation du modèle fait doubler la NRMSE et montre sa limite : son utilisation est nécessairement restreinte à cette étude particulière.

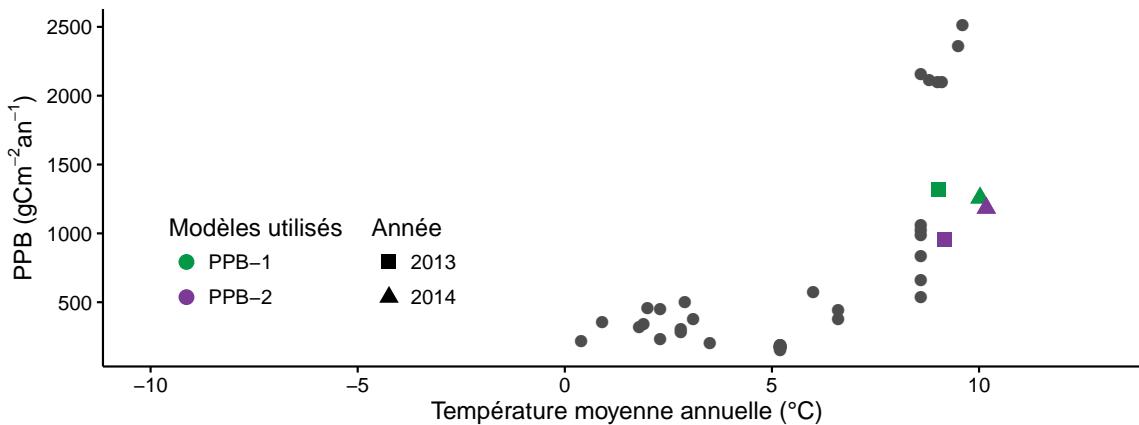


FIGURE 3.26 – Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

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

La PPB

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

Pour le modèle PPB-1 l'année 2013 a une PPB plus forte que 2014, cependant les incertitudes sont telles que la comparaison n'a pas grand sens. Pour les estimations faites avec PPB-2, l'incertitude est moins importante mais reste forte, et montre l'inverse : une PPB supérieure 2014 qu'en 2013. Cette observation serait davantage cohérente avec les valeurs de l'IV, légèrement plus haute en 2014 (Figure 3.5).

Une première hypothèse permettant d'expliquer une telle différence, est la différence entre les températures moyennes sur les sites. -4,3 °C et 1,2 °C respectivement pour Trudeau *et al.* (2014) et Peichl *et al.* (2014). Ces températures sont bien plus faible pour ces sites que sur la tourbière de La Guette. D'autres études faites à des latitudes plus basse et des températures moyennes annuelles plus forte, montrent des estimation

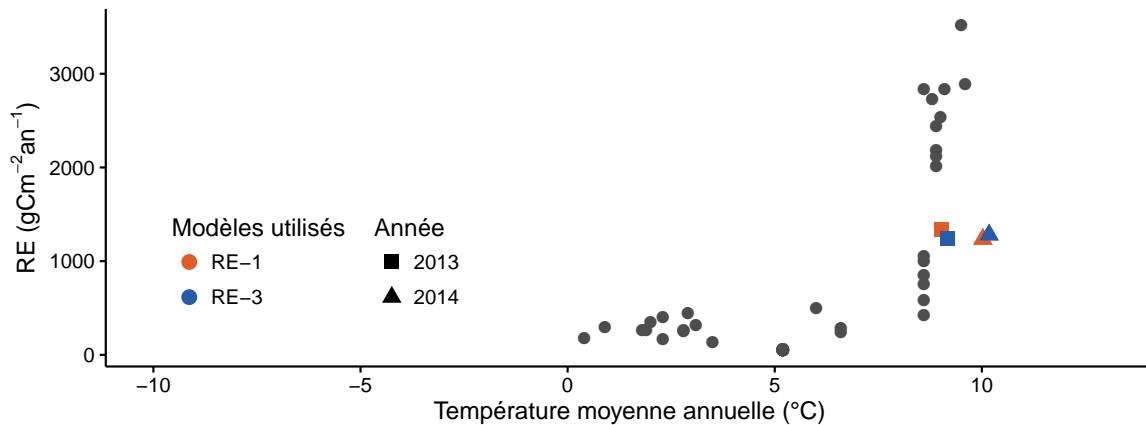


FIGURE 3.27 – Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

de la PPB plus proche de celles estimées sur la tourbière de La Guette. Entre 534 et 1058 gC m⁻² an⁻¹ par exemple pour [Beyer et al. \(2015\)](#), sur un site dont la température moyenne annuelle est de 8,6 °C et avec une végétation proche de celle observée sur la tourbière de La Guette (*Molinia*, *Eriophorum Augustifolium*, *Sphagnum* spp).

Une part de l'explication de la force de la PPB observée peut d'ailleurs être liée à la composition végétale du site. Ainsi [Jacobs et al. \(2007\)](#) étudiant des prairies tourbeuses hollandaises, estimate des valeurs de PPB comprises entre 400 et 2000 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 1300 gC m⁻² an⁻¹. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, [Görres et al. \(2014\)](#) trouve des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et 2590 gC m⁻² an⁻¹, mais avec des niveaux de nappe plus faible (< -30 cm). La tourbière de La Guette est envahie par une végétation vasculaire, notamment herbacée, la comparer à une prairie tourbeuse n'est donc pas moins pertinent que la comparer à une tourbière boréale, ou située à plus haute latitude. Dans ces deux cas les valeurs de PPB observées sont bien plus fortes que celles de la tourbière de La Guette.

La RE

Les observations sur l'intensité des flux de la PPB sont également valables pour la respiration : la RE estimée sur la tourbière de La Guette est plus forte que celles mesurées sur les tourbières boréales et plus faible que celles mesurées sur des prairies

3.4. Discussion

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

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

Représentativité locale des flux de CO₂

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

Pour la PPB (et toujours en excluant la placette n°5) la différence entre les deux modèles est moins forte (Figure 3.21). La majorité des placettes ayant une NRMSE d'environ 50 % pour les deux modèles, avant autant (7) de placettes ayant une NRMSE inférieure à 50 % que de placette (13) ayant une NRMSE supérieure. Il ne semble pas y avoir de différences significatives dans la représentativité locale des modèles PPB-1 et PPB-2.

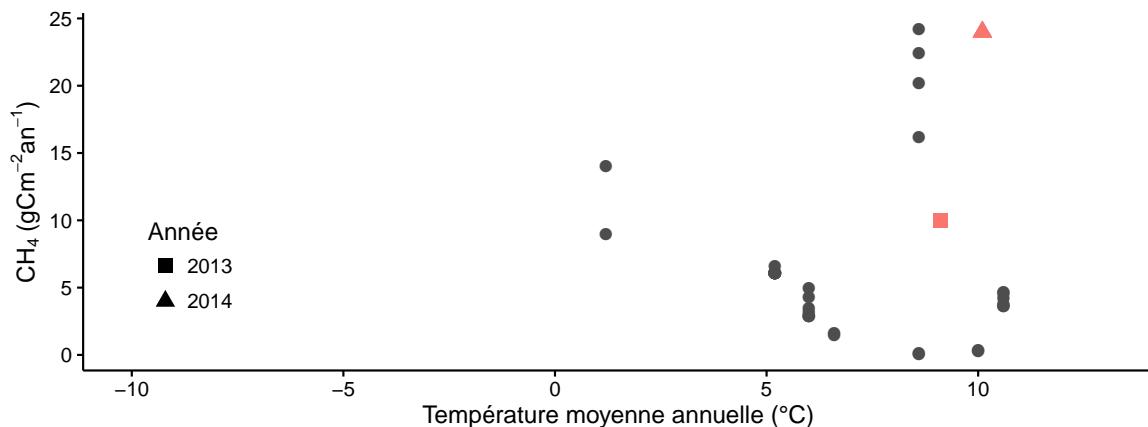


FIGURE 3.28 – Relation entre les flux de CH₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).

F_{CH₄}

Comparés aux flux de CO₂, les flux de CH₄ mesurés sur la tourbière de La Guette sont faibles : deux ordres de grandeur inférieurs. Ces flux sont dans la gamme des valeurs présentes dans la littérature, de 1 à 40 gC m⁻² an⁻¹ (Figure 3.28, (Nilsson *et al.*, 2001)). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celles mesurées par Nilsson *et al.* (2008) (entre 9 et 14 gC m⁻² an⁻¹). L’absence d’étiage en 2014 explique peut-être le doublement des flux en minimisant la zone aérobie et les possibilités d’oxydation du CH₄ (Lai, 2009). Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l’origine de l’absence de relation entre ce dernier et les flux de CH₄. Ces observations vont dans le même sens que les observations faites par Trudeau *et al.* (2012) et (à développer, de ref ds trudeau2012)

Le COD

L’intensité des flux de COD estimés sur la tourbière de La Guette sont très faibles comparés aux flux de CO₂. Par ailleurs, ils sont du même ordre de grandeur que les flux de CH₄. Les quantité de COD exportées par la tourbière sont dans la gamme de celles présentes dans la littérature. Elles sont plus faibles que celles estimées par Worrall *et al.* (2009) (entre 10 et 86 gC m⁻² an⁻¹), mais plus forte que celles estimées par Carroll et Crill (1997) dans une tourbière de bas-marais d’Amérique du nord (3,4 gC m⁻² an⁻¹)

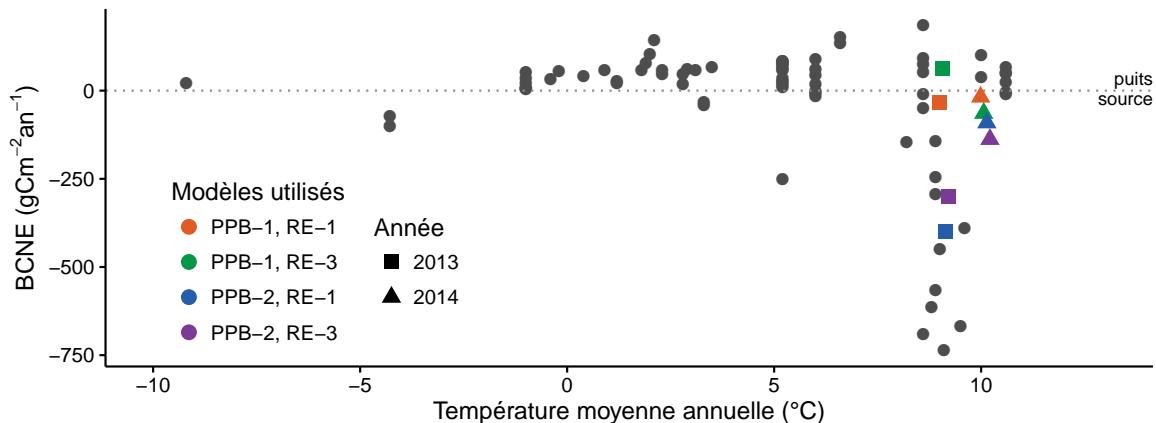


FIGURE 3.29 – Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant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

ou celles rapportées par [Waddington et Roulet \(2000\)](#) ($<6 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans une tourbière de haut-marais suédoise.

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

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

Puits ou source ?

En moyenne sur les deux années la tourbière de La Guette est soit à l'équilibre soit une source de carbone selon les estimations des flux considérées. Les quantités de carbone émises dans l'atmosphère sont comprises entre 0 et $245 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Tableau 3.4). Ces différences sont principalement liées à l'estimation de la PPB, les bilans calculés à l'aide du modèle PPB-2 estiment une source de carbone supérieure à

200 gC m⁻² an⁻¹. Ces valeurs, si on les compare à celle mesurées dans des prairies tourbeuses, ne sont pas aberrante en valeur absolue (Figure 3.29). Elles restent cependant sujettes à caution car il est possible que le modèle PPB-2 sous-estime la PPB et donc sur-estime les pertes de carbone par la tourbière (Figure 3.17). Par contre le fait que les estimations qui utilisent PPB-2 montrent une source de carbone plus importante en 2013 qu'en 2014 semble cohérent. En effet le peu de baisse du niveau de la nappe d'eau mesuré pendant les deux années de mesure a eu lieu en 2013. Elles se rapprochent de celles mesurées dans des tourbières de bas-marais d'Amérique du nord : -145 gC m⁻² an⁻¹ (Carroll et Crill, 1997) ou celles mesurées dans une autre tourbière de bas-marais en Allemagne (-142 à -565 gC m⁻² an⁻¹) mais utilisée comme prairie permanente (Beyer *et al.*, 2015).

Les estimations utilisant PPB-1 semblent indiquer que la tourbière est une légère source de carbone ou s'approche d'un équilibre. Avec ces estimations les bilans 2013 et 2014 sont beaucoup plus proches et la PPB est légèrement plus forte en 2013 qu'en 2014. Même si cette observation semblent aller à l'inverse des observations de terrain (un IV plus fort en 2014) les incertitudes sont telles qu'il est difficile d'écartier les estimations utilisant PPB-1 sur ce seul aspect.

Pour résumer, il est probable que la tourbière de La Guette a plutôt fonctionner comme une source en moyenne sur les deux années. Elle à probablement été une source plus importante en 2013 qu'en 2014 avec cependant une libération de carbone probablement un peu moins importante que celles prédictes en utilisant PPB-2.

Importance relative des flux

D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de CO₂, le CH₄ et le COD ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces observations sont cohérentes avec d'autres études comme Bortoluzzi *et al.* (2006); Worrall *et al.* (2009). Malgré tout si le CH₄ ne semble pas jouer un rôle majeur sur le bilan de carbone de la tourbière de La Guette, il faut cependant considérer le fait que seul le flux diffusif de CH₄ a pu être mesuré et estimé (C'est également le cas

3.4. Discussion

pour les études citées précédemment). Les émissions de méthane par ébullition sont donc exclues du bilan. Rarement estimé ce flux peut représenter 17 à 66 % d'une émission (?[Christensen et al., 2003](#)), et être potentiellement très fort : plus de 35 gC m^{-2} par événement ([Glaser et Chanton, 2009](#)). La présence de végétaux vasculaires qui en transportant le CH₄ dans l'atmosphère diminuent la concentration en CH₄ dans le sol tendraient cependant à diminuer ce phénomène ([Chanton, 2005](#)).

Incertitudes et limitations du bilan

Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH₄ avec une NRMSE de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence importante montre que l'estimation des flux de CH₄ à l'aide de l'indice de végétation a permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche, température moyenne annuelle significativement différente) est fortement limitée. L'importance faible du CH₄ dans le bilan de carbone de la tourbière (en valeur absolue) rend ces incertitudes moins critiques que celles faites sur l'estimation de la PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations observées en termes de bilan. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne dépasse pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

Outre ces aspects ce bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Différents éléments n'ont pas été pris en compte dans les mesures et l'établissement du bilan. La strate arborée notamment, largement présente dans certaines zones, n'est pas considérée directement. Les zones, restreintes, de touradons également, de même que les arbustes dépassant la taille de la chambre ou encore les zones d'eau libre.

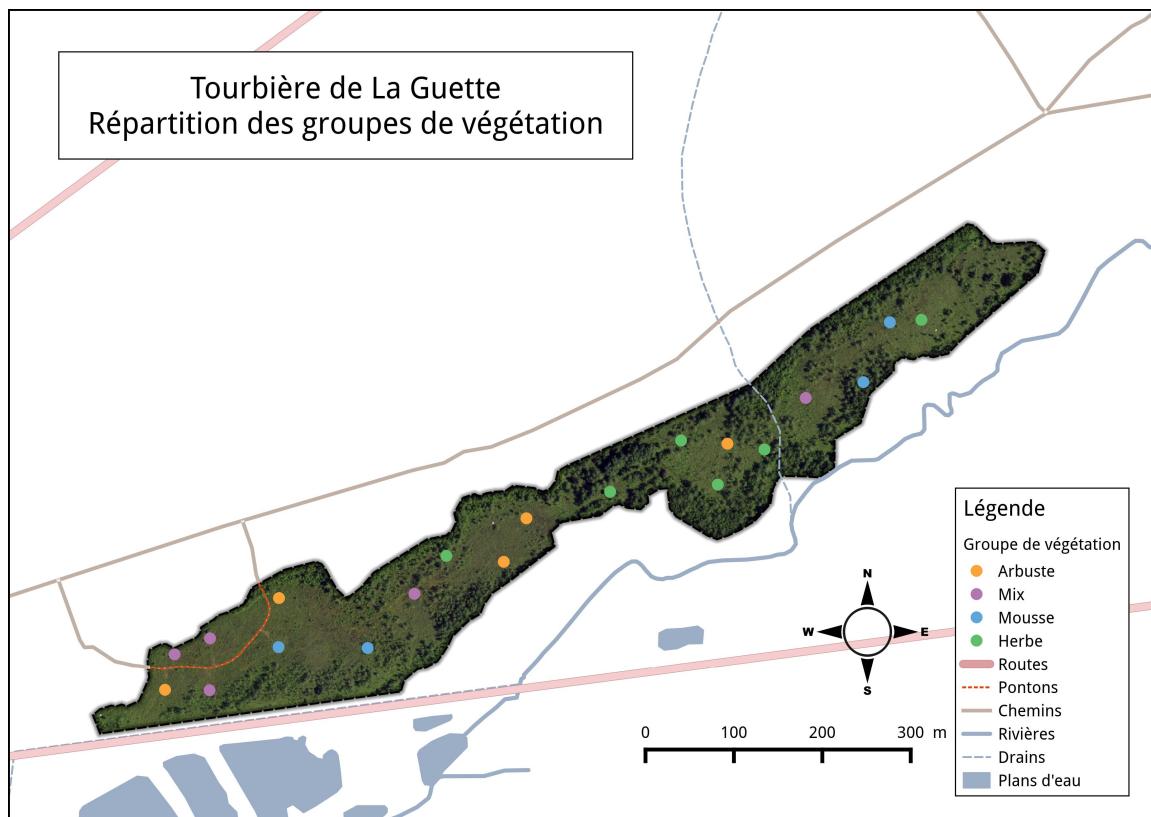


FIGURE 3.30 – Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.

3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette

Distribution des groupes de végétation

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

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

L'estimation des flux par groupe de végétation montre que lorsque la strate muscinale est la plus importante, l'intensité des flux est plus faible. Cette observation est valable pour la PPB, ce qui est cohérent avec le fait que les sphagnes sont connues pour avoir une production plus faible ([Rydin et Jeglum, 2013b](#); [Beyer et al., 2015](#)), et elle est également valable pour la RE. Dans ce cas le niveau élevé de la nappe d'eau et la proportion plus faible de plantes vasculaires, qui permettent l'aération du milieu et la stimulation de la RE par la libération d'exsudats racinaires, permet d'expliquer la faible intensité du flux.

Les groupes Mix et Arbustes sont proches et sont des sources de carbone importantes. À la fois car la RE de ces groupes est plutôt élevée ($> 1200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, et à la fois car leur PPB est plutôt faible (située entre celle du groupe Mousse et celle du groupe Herbe). Le point commun de ces deux groupes est la proportion de la strate arbustive qui dépasse 50 %. Ceci est cohérent avec la croissance limitée de la strate arbustive (par rapport à la strate herbacée) au cours de la saison de végétation (donc PPB plus faible) ([Rydin et Jeglum, 2013b](#)). La RE plus forte peut elle s'expliquer par la présence des racines.

Le groupe Herbe est le plus particulier, son comportement varie de façon importante en fonction des modèles. C'est le seul groupe dont une estimation du bilan est positive (fonction puits) ce qui est contraire à ce que l'on attend. En effet on attend avec l'envasissement du site par une végétation vasculaire une diminution de la fonction puits ou une augmentation de la fonction source. Pour expliquer cette observation on peut faire l'hypothèse que le niveau de nappe élevé limite la respiration, notamment hétérotrophe, la respiration hétérotrophe étant moins limitée par la capacité de la strate herbacée à échanger du gaz de leur racines à l'atmosphère grâce à l'aérenchyme ([Taylor et al., 2001](#); [Rydin et Jeglum, 2013a](#)). De la même manière la PPB serait pas ou peu limitée par le niveau de la nappe d'eau, ce qui est cohérent avec les observations de terrain montrant une végétation herbacée en pleine forme. Le bilan du groupe Herbe s'expli-

querait donc par le niveau élevé de la nappe d'eau limitant la respiration hétérotrophe tout en ne limitant pas, ou moins la PPB.

Quantification de la variabilité spatiale

La distribution des flux calculés par placette permet, de faire une première estimation quantifiée de la variabilité spatiale. La variabilité spatiale mesurée sur le site de La Guette est relativement forte comparée aux moyennes observées dans différents sites (Figure 3.31–A). La variabilité spatiale de la RE, similaire en 2013 et 2014, l'est davantage encore (Figure 3.31–B). La variabilité spatiale du bilan, dépasse les moyennes relevées dans la littérature (Figure 3.31–C).

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

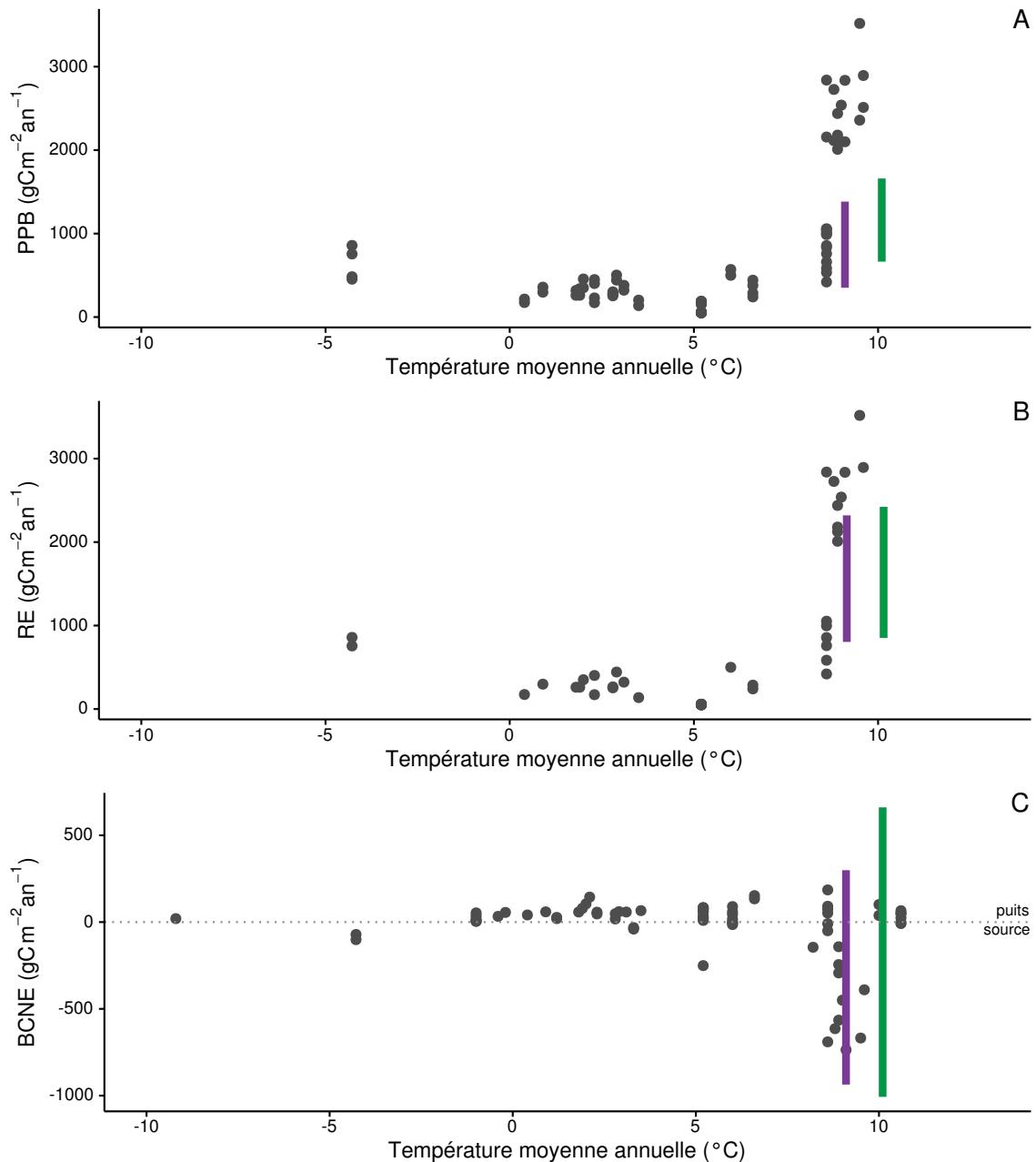


FIGURE 3.31 – Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l’annexe 5 recense les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

CHAPITRE 4

EFFETS DE L'HYDROLOGIE SUR LES FLUX DE GES

4.1	Introduction	108
4.2	Procédure expérimentale	110
4.2.1	Expérimentation A	111
4.2.2	Expérimentation B	112
4.2.3	Analyse des données	113
4.3	Résultats	113
4.3.1	Expérimentation A	113
4.3.2	Expérimentation B	121
4.3.3	Comparaison des deux expérimentations	126
4.4	Discussion	129
4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	129
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	130
4.4.3	Effet cycles multiples	132

4.1 Introduction

Au cours des deux années de suivis des flux de CO₂ et de CH₄ sur la tourbière de La Guette, le niveau de la nappe a très faiblement varié comparé aux années précédentes bien plus sèches. En conséquence l'effet des variations de nappe sur les flux n'a pu être investigué. Néanmoins l'hydrologie est un facteur contrôlant des flux (Blodau, 2002). Ainsi de nombreuses études ont reliées les émissions de CO₂ au niveau de la nappe. Cependant, aucun consensus n'a encore été atteint : La majorité des études montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage, soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible. Par exemple, Strack et Zuback (2013) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des mesures faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite par Aurela *et al.* (2007) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE aux conditions plus chaudes et sèche qui, principalement, augmentent la RE (effet de la température sur les vitesses de réaction et développement d'une zone aérobie permettant la respiration plus importante) et diminuent légèrement la PPB (suite à un stree hydrique de la végétation). Peichl *et al.* (2014) observent également une baisse de l'ENE lors d'une année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même sens que Lund *et al.* (2012) qui observent en 2008 une baisse de l'ENE sur une tourbière à sphaignes située au sud de la suède. Les mesures de RE faites cette année là étant similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution de la PPB. En 2006, sur la même tourbière, Lund *et al.* (2012) observent une autre baisse de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle des autres années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est expliquée par une augmentation de la RE. Ces inconsistances apparentes peuvent avoir pour origine des types de sécheresse différente : courte et intense pendant la saison de végétation

de 2006 et d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. À l'inverse des résultats précédemment cités, [Ballantyne *et al.* \(2014\)](#) dans une étude des effets à long terme d'une baisse du niveau de la nappe, observent pas d'effets significatifs sur l'ENE tandis que les flux de RE et de PPB augmentent tous les deux. Ces études montrent que si le niveau de la nappe est reconnu comme un facteur de contrôle des flux de CO₂, il est difficile d'en dégager des liens de cause à effet répétables.

Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à une baisse des émissions de CH₄, et inversement, le niveau de la nappe contrôlant la proportion des zones où le CH₄ est produit/oxydé ([Pelletier *et al.*, 2007](#)). [Turetsky *et al.* \(2008\)](#) montrent par ailleurs que selon leur sens, l'effet des variations du niveau de nappe sur les flux de CH₄ n'est pas identique. Ils observent ainsi que l'effet est plus important lorsque le niveau de la nappe est augmenté que lorsqu'il est diminué ($\pm 10\text{ cm}$). Ils font l'hypothèse que le niveau de la nappe, en plus de jouer sur la proportion production/oxydation, a un effet sur le transfert de chaleur dans le sol. Cette hypothèse s'appuie sur l'observation de températures plus élevées, que ce soit celles de l'air ou de la tourbe, dans les zones où le niveau de la nappe a été rehaussé. Cependant d'autres études, principalement dans des sites où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de relation entre le niveau de la nappe et les émissions de méthane, voire une relation inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés ([Kettunen *et al.*, 1996](#); [Bellisario *et al.*, 1999](#); [Treat *et al.*, 2007](#)). Là encore selon les conditions environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe n'est pas aisément généralisable.

La vitesse de l'augmentation du niveau de nappe semble également jouer sur les flux, des pics de RE ont été observés après la réhumectation rapide. La façon dont le niveau de la nappe augmente semble également jouer sur les flux. [Strack et Price \(2009\)](#) ont observés qu'une hausse graduelle par le bas de la colonne de sol conduit à une baisse de la RE, tandis qu'une hausse rapide simulant un événement pluvieux (par le haut) conduisait à un pic de RE. Ce pic de RE après une réhumectation a également été observé par [McNeil et Waddington \(2003\)](#). L'objectif de ce chapitre est

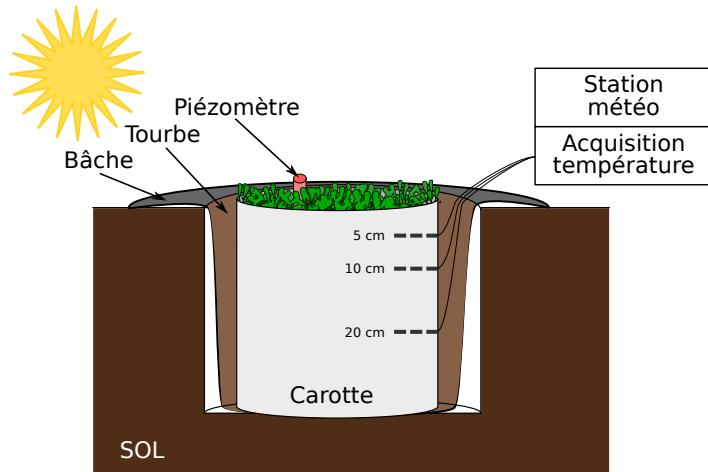


FIGURE 4.1 – Dispositif expérimental : les mésocosmes sont installés dans un trou creusé dans le sol. Ils sont isolés de ce dernier par une bâche imperméable et, pour l’expérimentation B, des sondes de température reliées à une station météorologique sont installées à différentes profondeurs.

donc d’explorer plus en avant l’effet du niveau de la nappe d’eau sur les émissions de GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il s’agit de déterminer l’effet de cycles de dessiccation/ré-humectation sur les émissions de CO₂ et de CH₄. On attend donc qu’une baisse du niveau de la nappe une augmentation des flux de RE, avec possiblement un pic d’émission au moment de la réhumectation, et une diminution des flux de méthane.

4.2 Procédure expérimentale

L’étude des cycles de dessiccation/ré-humectation est effectuée sur des mésocosmes, prélevés à la tourbière de La Guette et installés en extérieur. Cette méthode à l’inconvénient de ne pas permettre un contrôle fort des variables expérimentales comme les apports d’eau ou la température. Cependant elle permet de maintenir les échantillons dans des conditions les plus proche de celles présentes *in-situ* et notamment la présence d’un cycle journalière que ce soit pour les températures et le rayonnement solaire. L’expérimentation a été réalisée durant l’été 2013 avec un seul cycle relativement long, on s’y référera par la suite comme l’expérimentation A¹. L’expérimentation

1. Je tiens ici à remercier Zi Yin stagiaire de l’Université de Fudan en Chine, qui s’est occupée d’une grande partie de l’acquisition de données de CO₂ et des facteurs contrôlant et Paul Gaudry

Tableau 4.1 – Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour l'équilibrer avec leur nouvel environnement

code phase	dates
Expérimentation A (2013)	
EQ	12 avril – 31 mai
D1	1 juin – 16 juillet
R1	17 – 20 juillet
Expérimentation B (2014)	
EQ	17 avril – 29 juin
D1	30 juin – 6 juillet
R1	7 – 16 juillet
D2	17 – 28 juillet
R2	29 juillet – 3 août
D3	4 – 11 août
R3	12 – 14 août

a été renouvelée l'été 2014 avec trois cycles, plus courts. On appellera cette seconde expérimentation, l'expérimentation B ².

4.2.1 Expérimentation A

Six mésocosmes ont été prélevés le 12 avril 2013, sur la tourbière de La Guette. Le prélèvement s'effectue à l'aide de cylindres de PVC qui, dans un premier temps, posé sur le sol, permettent de faire un pré-découpage au couteau, puis dans un second temps sont insérés, délicatement, dans la tourbe. Les mésocosmes sont finalement dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.2). Enfin ils sont transportés au laboratoire ou ils sont enterrés en extérieur et saturé en eau (eau prélevée dans la tourbière), afin que leur conditions hydrologique de départ soient les plus proche possible (Figure 4.1). Trois mésocosmes tirés au sort servent de contrôle, et trois vont subir un cycle de dessiccation/ré-humectation. À partir du 2 mai 2013 les précipitations ont été interceptées à l'aide d'abri bâchés installable en cas de pluie et la nuit. Ces interceptions ont

stagiaire de l'Université d'Orléans qui s'est occupé de faire les mesures de méthane

2. Comme pour la première expérimentation il me faut ici remercier Tianyi Ji, un autre stagiaire de l'Université de Fudan en Chine pour s'être occupé de l'acquisition des données CO₂, Sarah Williams pour avoir réalisé les mesures de CH₄ et Franck Le Moing pour avoir géré la station météo.

été faites jusqu’au 17 juillet dans les 3 mésocosmes traités pour simuler une sécheresse. À cette date de l’eau est ajouté aux mésocosmes, que ce soit les contrôles ou les traitements, pour simuler de fortes précipitations (Tableau 4.1). Cette eau est une eau créée artificiellement, à partir d’un mélange l’eau dé-ionisée, de sulfate de sodium, de nitrate d’ammonium, de chlorures de potassium, de calcium, de magnésium et de sodium pour reproduire la composition d’une eau de pluie. La réhumectation s’est étalée sur quatre jours à raison d’un ajout de 1,16 l d’eau par jour et par mésocosme reproduisant ainsi un événement pluvieux enregistré sur la tourbière de La Guette (81,8 mm sur cinq jours)

4.2.2 Expérimentation B

Le 17 avril 2014, six nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de La Guette et installés près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l’expérimentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer la température de l’air, l’humidité relative, le rayonnement solaire, la vitesse et la direction du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. La pluviométrie devait également être enregistrée mais une panne de pluviomètre a empêchée l’acquisition de cette variable. Cette station permettait également l’enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées à -5, -10, et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu’en 2013 et l’objectif de suivre plusieurs cycles de dessiccation/réhumectation ont nécessité la mise en place d’un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases d’assèchement les niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2 cm par jour, une intensité permettant de simuler plusieurs cycles. La durée des différents cycles est présentée dans le tableau 4.1. Pendant les phases de réhumectation, de l’eau de pluie collectée à proximité des mésocosmes, est versée dans le mésocosme jusqu’à ce que le niveau d’eau atteigne la limite haute de l’embase.

4.2.3 Analyse des données

Pour les deux expérimentations les variables explicatives sont la température de l'air, du sol à -5 cm , le niveau de nappe, et la teneur en eau du sol.

Remarque : La mesure de la teneur en eau du sol se fait à l'aide d'une sonde munie d'un corps duquel dépasse deux tiges d'une dizaine de centimètre et écartée de deux. Pour l'expérimentation A les mesures ont été faite en insérant verticalement la sonde dans le mésocosme. La mesure est donc une intégration de la teneur en eau sur 10 cm . En revanche pour l'expérimentation B, la sonde à été insérée horizontalement sur un côté du mésocosmes à une profondeur fixe (-5 , -10 et -20 cm). La mesure qui en résulte est donc plus spécifique à cette profondeur. Pour les deux expérimentations les valeurs obtenues ne sont pas à prendre de façon absolue, les sondes n'ayant pas été calibrées pour des sols tourbeux.

La végétation n'a été suivie que lors de l'expérimentation B. Les placettes subissant les cycles de dessiccation seront nommées groupe « Dessiccation » et les placettes ne subissant pas les cycles, groupe « Contrôle ». Ces deux groupes correspondent aux deux traitements utilisés pour l'analyse statistique. Pour le CO_2 et le CH_4 , l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur une journée, les flux ayant été généralement mesuré deux fois par jour.

4.3 Résultats

4.3.1 Expérimentation A

Dynamique hydrologique

Pendant la phase de dessiccation de l'expérimentation A (campagnes 2 à 15) on observe une baisse du niveau de la nappe pour les placettes contrôles comme pour les placettes traitements (Figure 4.4–A). Cependant si les placettes du groupe Dessiccation ont un niveau de nappe qui diminue de façon régulière sur l'ensemble de cette phase, ce n'est pas le cas des placettes du groupe Contrôle. Ces dernières ont un niveau de

4.3. Résultats



FIGURE 4.2 – Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire et protégés de la pluie (en bas).

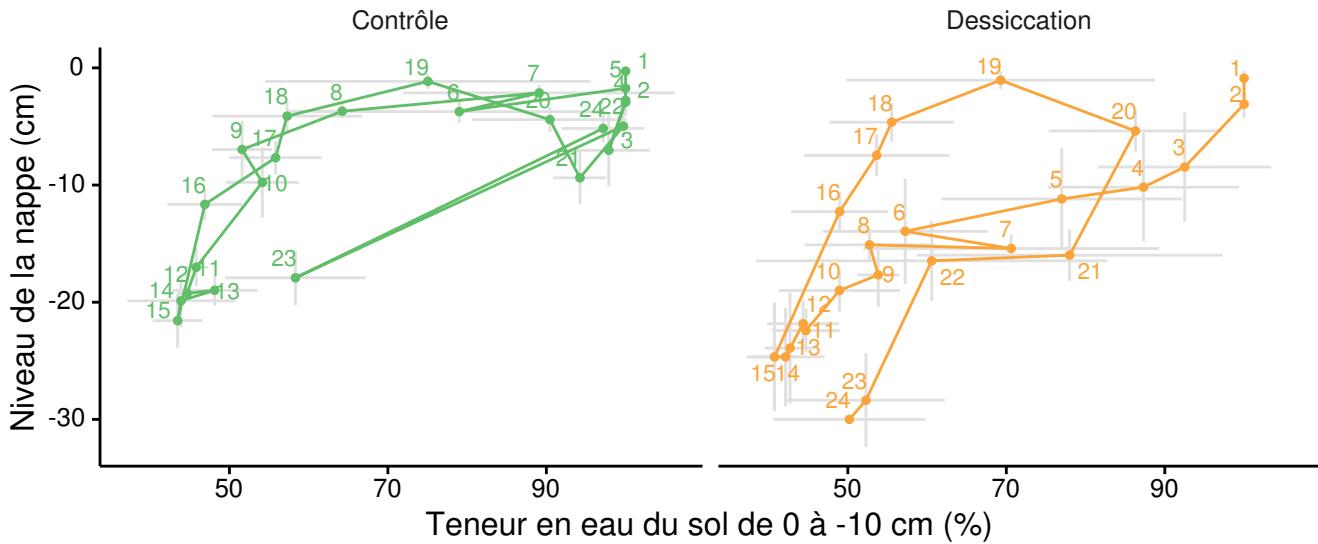


FIGURE 4.3 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation A. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.

la nappe qui reste à peu près constant (≈ -3 cm) des campagnes n°4 à 8. Un certain nombre d'épisodes pluvieux ont parsemés cette période, maintenant le niveau de nappe. Puis des campagnes n°9 à 15, le niveau de nappe diminue, passant de -7 à -22 cm. Le groupe Dessiccation quant à lui voit son niveau de nappe passer de -3 à -25 cm pendant cette phase. Pendant la phase de réhumectation, les deux groupes ont un comportement similaire. Leurs niveaux de nappe augmentent de -22 à -1 cm pour le groupe Contrôle et de -25 à -1 cm pour le groupe Dessiccation. Au delà, l'assèchement reprend avec un niveau de nappe qui baisse à nouveau pour les deux groupes, de façon régulière pour le groupe Dessiccation, et de façon plus irrégulière à cause des pluies, pour le groupe Contrôle.

Cette dynamique d'assèchement similaire est également visible à travers la teneur en eau du sol (Figure 4.5–A). Pour le groupe Contrôle, la teneur en eau se maintient à 100 % jusqu'à la campagne n°5 puis elle diminue jusqu'à la campagne n°15 où elle atteint 43 %. La teneur en eau du sol du groupe Dessiccation diminue dès la campagne n°2 et atteint 41 % à la fin de la phase de dessiccation (campagne n°15). À ce moment les deux groupes sont relativement proche. Ils le restent lors de la phase de réhumectation, pendant laquelle la teneur en eau du sol augmente. Cette dernière augmente même

4.3. Résultats

au delà, jusqu'à la campagne n°22 pour le groupe Contrôle et n°20 pour le groupe Dessiccation, où elle atteint 100 et 86 % respectivement.

La réponse hydrologique au cycle de dessiccation/réhumectation est différent selon qu'on l'observe à travers le niveau de la nappe ou la teneur en eau du sol (Figure 4.3). Pendant la dessiccation du groupe Contrôle, le niveau de nappe reste, dans un premier temps constant jusqu'à la campagne n°8 puis il diminue. Pendant sa phase de réhumectation le groupe Contrôle suit un « chemin » inverse, le niveau de nappe commence par augmenter sans variation importante de la teneur en eau du sol jusqu'à la campagne n°18, puis par la suite, la teneur en eau du sol augmente tandis que le niveau de nappe reste relativement constant. Pour le groupe Dessiccation, la phase de dessiccation est plus homogène avec une diminution conjointe du niveau de nappe et de la teneur en eau. Cette relation n'est cependant pas strictement linéaire avec une teneur en eau qui varie peu pendant les trois premières campagnes, puis qui diminue fortement jusqu'à la campagne n°8, avant de diminuer encore mais de manière moins forte jusqu'à la fin de la phase de dessiccation. En comparaison le niveau de nappe du groupe Dessiccation diminue de façon relativement régulière pendant cette phase. À l'inverse du groupe Contrôle, la réhumectation ne se fait pas de la même façon que la dessiccation mais à rebours. Pour le groupe Dessiccation, le chemin suivi par la réhumectation est très proche de celui observé pour le groupe Contrôle avec un niveau de nappe qui commence par augmenter, avant de se stabiliser et, pendant cette stabilisation, une augmentation de la teneur en eau du sol. Au delà de la campagne 20 le comportement des groupes divergent à nouveau. Le groupe Contrôle semble reprendre le même chemin de dessiccation à l'exception d'un point. Ce point, la campagne 23 et liée à une baisse brusque du niveau de la nappe (-18 cm) et semble d'avantage sur le « chemin » du groupe Dessiccation. Le groupe dessiccation quant à lui suit un chemin proche de sa première phase de dessiccation même si la teneur en eau du sol diminue moins rapidement par rapport au niveau de la nappe que précédemment.

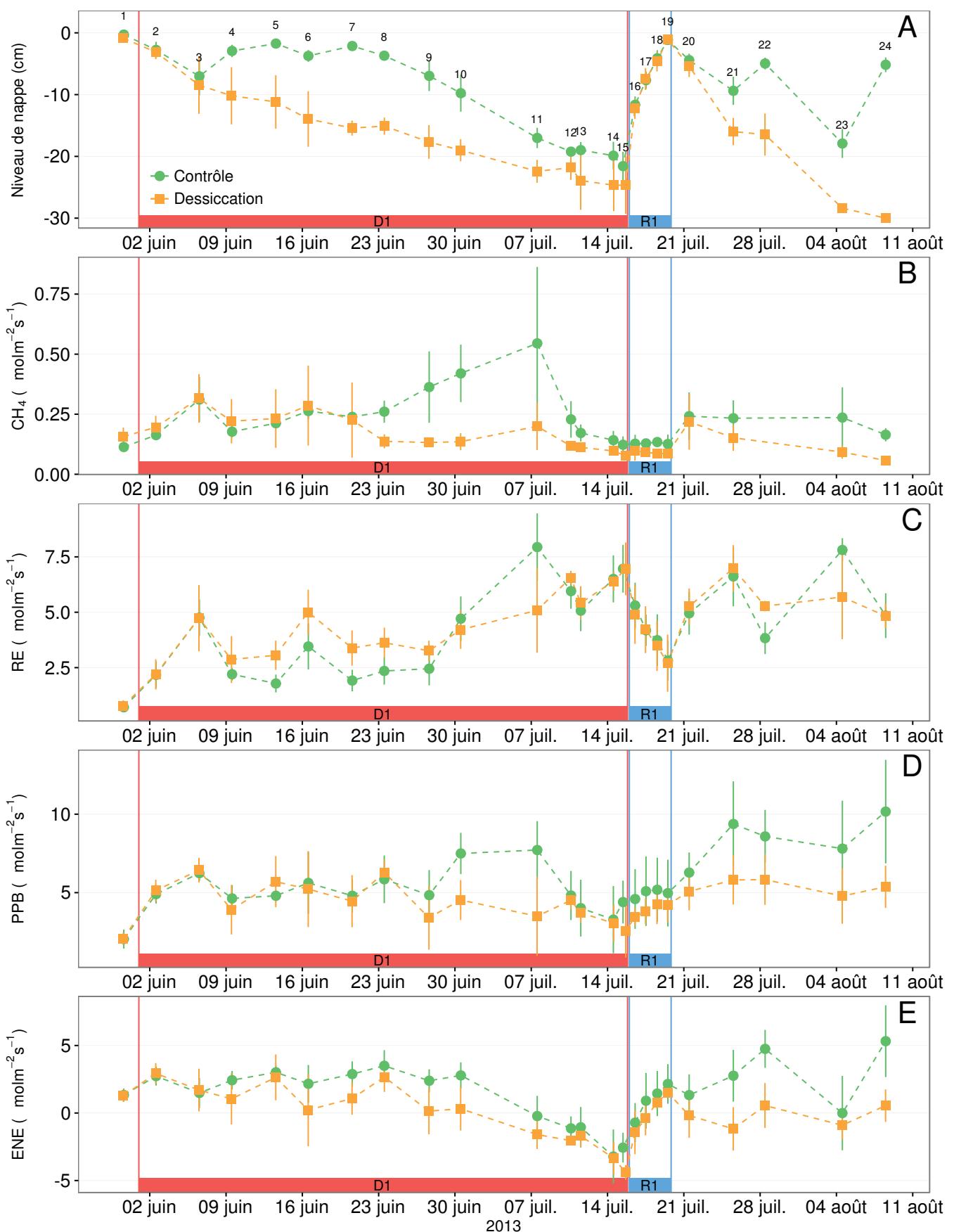


FIGURE 4.4 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

4.3. Résultats

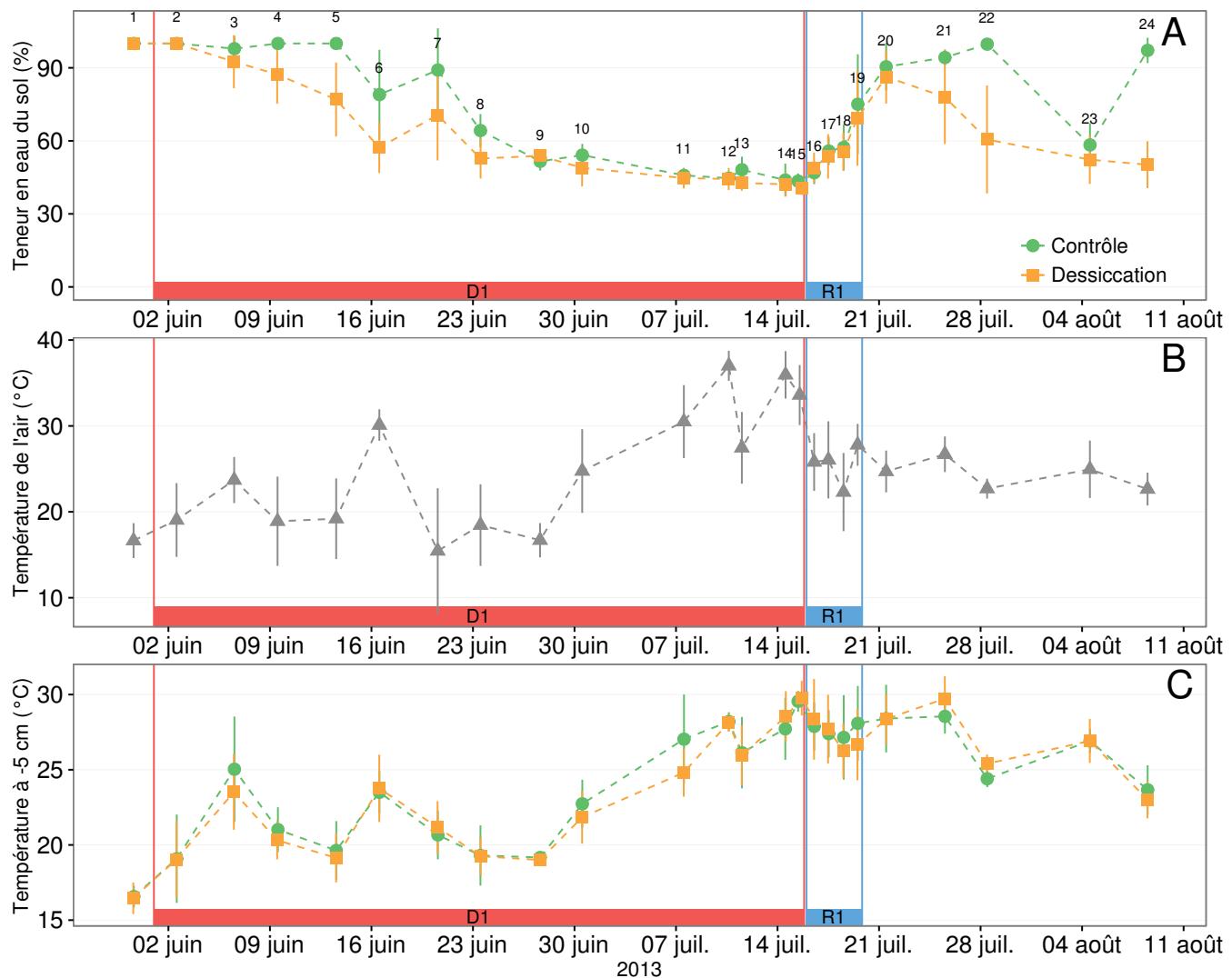


FIGURE 4.5 – Expérimentation B : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphique A correspondent aux numéros des campagnes.

Les flux de CH₄

Les émissions de CH₄, varient de 0 et 0,3 µmol m⁻² s⁻¹. Elles sont similaires entre les deux groupes jusqu'au 24 juin 2013, date à partir de laquelle elles divergent (Figure 4.4-B). À cette date les émissions du groupe Contrôle augmentent rapidement pour atteindre $0,55 \pm 0,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tandis que celles du groupe Dessiccation restent stable. À la fin de la phase de dessiccation, mi-juillet, les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et 0,2 µmol m⁻² s⁻¹. Ces niveaux restent constant pendant toute la phase de réhumectation, avant d'augmenter légèrement par la suite pour se situer entre 0,25 µmol m⁻² s⁻¹ et 0,2 µmol m⁻² s⁻¹.

La RE

Pendant la phase de dessiccation, les valeurs de la RE tendent à augmenter quel que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.4-C). Ces valeurs inférieures à 2,5 µmol m⁻² s⁻¹ début juin, atteignent environ 7 µmol m⁻² s⁻¹ pour les deux groupes mi-juillet, avant la réhumectation. Cependant la RE du groupe Dessiccation augmente régulièrement pendant l'ensemble de cette phase jusqu'à $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tandis que les valeurs du groupe Contrôle restent, dans un premier temps, stable jusque fin juin ($2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). À partir de début juillet, les valeurs de RE du groupe Contrôle augmentent fortement dépassant les valeurs du groupe Dessiccation. La RE de ce groupe atteint un maximum à $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles observées dans le groupe Dessiccation. Cette augmentation brusque correspond temporellement à celle observé, pour le même groupe, dans les flux de CH₄. Lors de la phase de réhumectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes pour atteindre 2,75 µmol m⁻² s⁻¹ en juin. Ce minimum reste cependant plus élevé que les valeurs mesurées initialement. Après la phase de réhumectation, les flux des deux groupes restent relativement proches pendant le reste des mesures, où ils remontent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau.

La PPB

Pour les deux groupes, les flux de PPB restent stables pendant la phase de dessiccation (Figure 4.4–D) : entre 5 et 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de moyenne pour les deux groupes) jusqu'au 24 juin. Ensuite comme pour le CH₄ et la RE, les valeurs de la PPB du groupe Contrôle augmentent et s'écartent de celles mesurées dans le groupe Dessiccation. À la fin de cette phase de dessiccation les flux redeviennent identiques entre les traitements et atteignent un minimum proche de $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente légèrement pour les deux groupes. La PPB dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à celles du groupe Dessiccation. Après la réhumectation, la PPB augmente pour les deux groupes, avec un maximum de $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Dessiccation et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Contrôle.

L'ENE

L'ENE est systématiquement supérieure pour le groupe Contrôle, avec une cinétique parallèle des flux pour les deux groupes (Figure 4.4–E). Pendant la phase de dessiccation, l'ENE reste relativement constante jusque fin juin (campagne n°10) 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 Dessiccation tend à augmenter du 10 au 30 juin environ, avant que les valeurs du groupe de Contrôle ne rejoignent celles du groupe Dessiccation. Au delà du 30 juin (campagne n°10), l'ENE baisse fortement pour les deux groupes pour atteindre un minimum proche de $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (campagne n°15). 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 Contrôle et de groupe Dessiccation respectivement (campagne n°19). 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.

Météorologie

Pendant la phase de dessiccation, les températures de l'air restent plus ou moins stable autour d'une valeur de 20 °C, puis elles augmentent jusqu'à la fin de la phase de dessiccation où elles atteignent 38 °C (Figure 4.4–B). Les températures de l'air diminuent pendant la réhumectation puis continuent de décroître faiblement avec des valeurs proche de 22 °C. Les température à -5 cm suivent les même tendances que la température de l'air, à l'exception d'une augmentation visible après la phase de réhumectation (Figure 4.4–C).

L'expérimentation A

L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Figure 4.9–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Les variations de la RE sont principalement liée au niveau de la nappe (Figure 4.9–C) Par conséquent, les variation de RE se répercutent sur l'ENE (Figure 4.9–G). Pour le CH₄ il est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux de nappe (Figure 4.9–A).

4.3.2 Expérimentation B

Dynamique hydrologique

Contrairement à l'expérimentation A, le niveau de nappe du groupe Contrôle de l'expérimentation B reste relativement constant pendant l'ensemble de la période de mesure (Figure 4.7–A). Le drainage artificiel du groupe Dessiccation permet d'abaisser le niveau de la nappe d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle et un temps pluvieux permet au groupe Contrôle de garder un niveau de nappe très élevé, supérieur à -5 cm la plupart du temps. Ce dernier n'a baissé, avec la teneur en eau du sol, que lors des campagnes 2 et 3 où il atteint sont point le plus bas à -8 cm. Les niveaux de nappe minimum des différents cycle sont -15, -19 et -13 cm respectivement pour D1, D2 et D3.

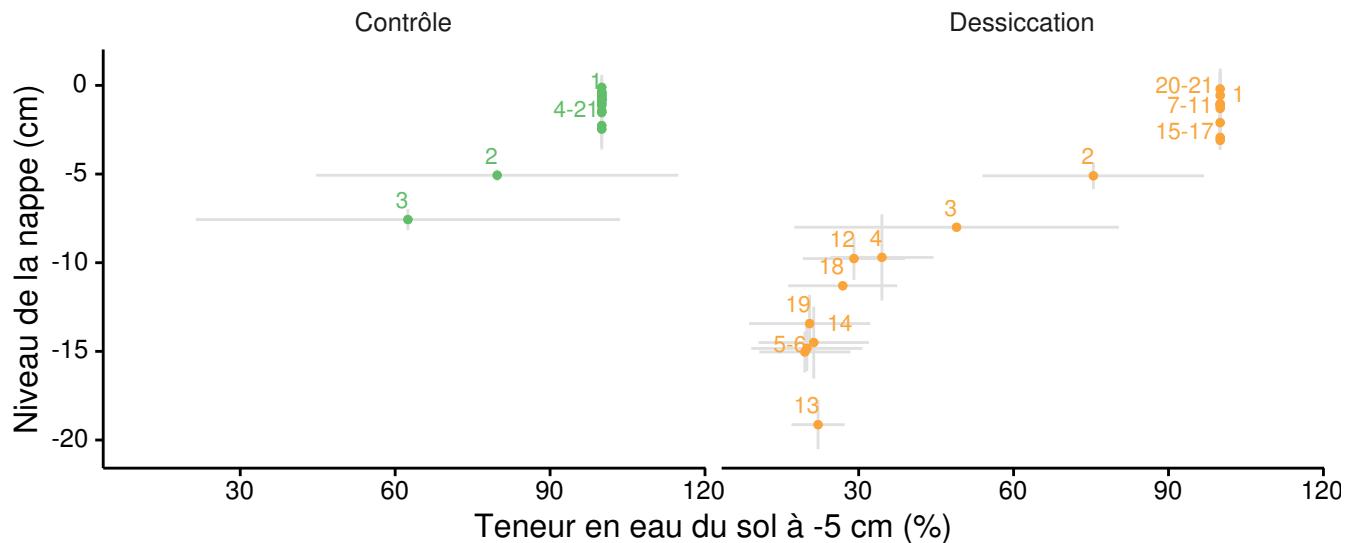


FIGURE 4.6 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l’expérimentation B. Les numéros correspondent à l’ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.

La teneur en eau du sol à -5 cm est constante, à 100 % pour le groupe contrôle, à l’exception des campagnes n°2 et 3 où elle baisse et atteint 93 % (Figure 4.8–A). Pour le groupe Dessiccation, la teneur en eau du sol à -5 cm est proche de 20 % pendant les phases de dessiccation et vaut 100 % pendant les phases de réhumectation.

Lors de cette expérimentation, le nombre de points par cycle est beaucoup moins important que pour l’expérimentation A. Il est donc difficile de voir si le comportement et les « chemins » teneur en eau de sol/niveau de nappe varient selon les phases d’un même cycle et entre les cycles (Figure 4.6).

Les flux de CH₄

Les flux de CH₄ moyen varient entre $0,07$ à $0,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les flux du groupe Contrôle, à l’exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe Dessiccation, (moyennes globales de $0,20 \pm 0,06$ et $0,11 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivement. Les émissions du groupe Contrôle tendent à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, est également visible pour le groupe Dessiccation. Concernant les cycles de dessiccation/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs entre eux, même si l’assèchement conduit à une baisse des émissions (Fi-

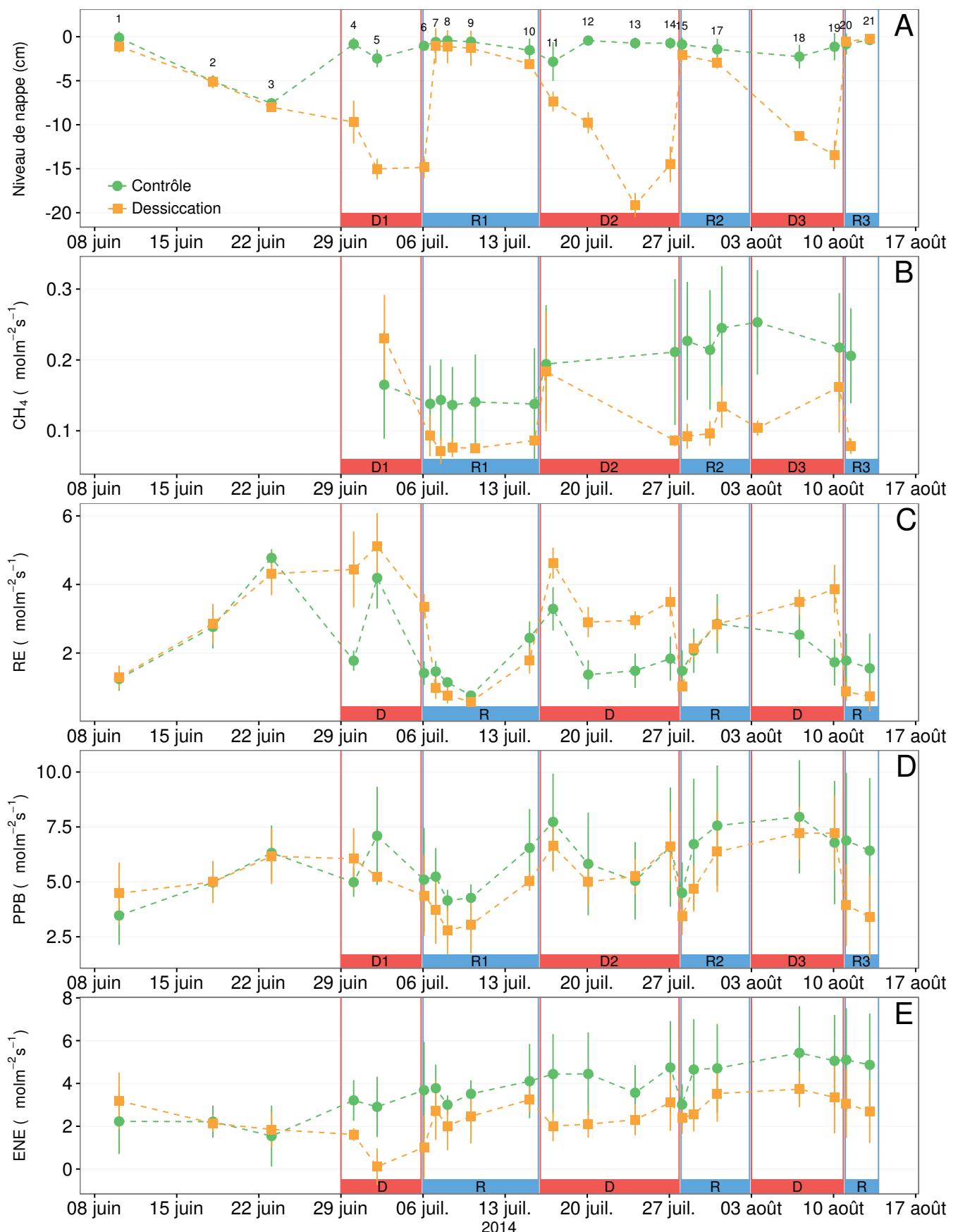


FIGURE 4.7 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

4.3. Résultats

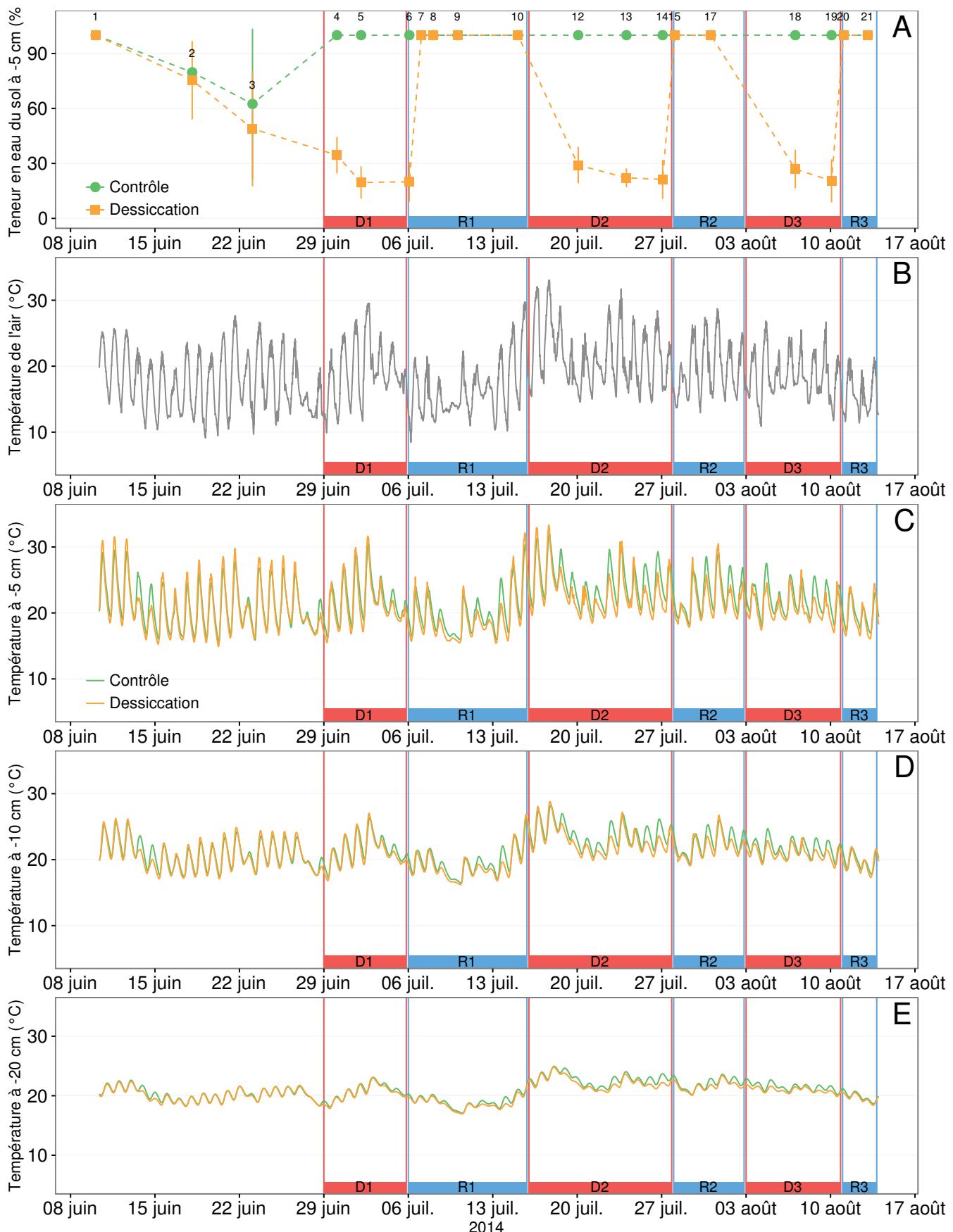


FIGURE 4.8 – Expérimentation B : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

gure 4.7–B) Cette relation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'apparaît cependant pas sur l'ensemble des données (Figure 4.9–B). Un pic d'émission de CH₄ est également à noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

La RE

La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.7–C)). Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des deux groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue. Pendant les phases de dessiccation, les valeurs du groupe Dessiccation sont systématiquement supérieures, de 1,5 à 1,8 µmol m⁻² s⁻¹ en moyenne par phase, par rapport à celle du groupe Contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux entre les deux groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du groupe Contrôle à être supérieure à celle du groupe Dessiccation. La RE du groupe traité est systématiquement plus faible pendant les phases de réhumectations que pendant les phases de dessiccations. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et 3,86 ± 0,80 µmol m⁻² s⁻¹ pour les groupes Contrôle et Dessiccation pendant les phases de dessiccation et 1,70 ± 0,62 et 1,51 ± 0,98 µmol m⁻² s⁻¹ pendant les phases de réhumectation.

La PPB

Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m⁻² s⁻¹. Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.7–D). À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe Contrôle supérieure à celle du groupe Dessiccation. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes respectives de 6,35 ± 2,19 contre 5,80 ± 2,20 pour le groupe Contrôle et de 5,95 ± 1,46 contre 4,05 ± 1,60 µmol m⁻² s⁻¹ pour le groupe Dessiccation.

L'ENE

Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre 0,11 et 5,42 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, elles ont tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant laquelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe Contrôle est systématiquement supérieure à celle du groupe Dessiccation (Figure 4.7–E). L'évolution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la période de mesure avec pour le groupe Dessiccation une diminution récurrente de l'ENE au début de chaque phase de dessiccation.

Météorologie

L'évolution des température de l'air et de la tourbe pendant l'expérimentation ne semble pas liée aux traitements effectués (Figure 4.8–B-E). La température de l'air varient entre 8 et 33 °C, elle à tendance à diminuer entre les campagne n°5 et 9, puis elle augmente (campagne n°10), avant de se stabiliser avec une tendance à la baisse pendant le reste de l'expérimentation. À partir de la phase R1 et pour D2, R2 et D3 on observe parfois une différence dans les températures entre le groupe Contrôle et Dessiccation.

4.3.3 Comparaison des deux expérimentations

Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.9–G,H). La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau de la nappe (Figure 4.9–C,D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit l'expérimentation. On peut noter que les valeurs de PPB les plus faibles correspondent aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.9–E,F). Pour le méthane, que ce soit pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.9–A,B). Afin de séparer les effets de la température et ceux du niveau de la nappe, les résidus des équations reliant les flux à la température ont été étudiés

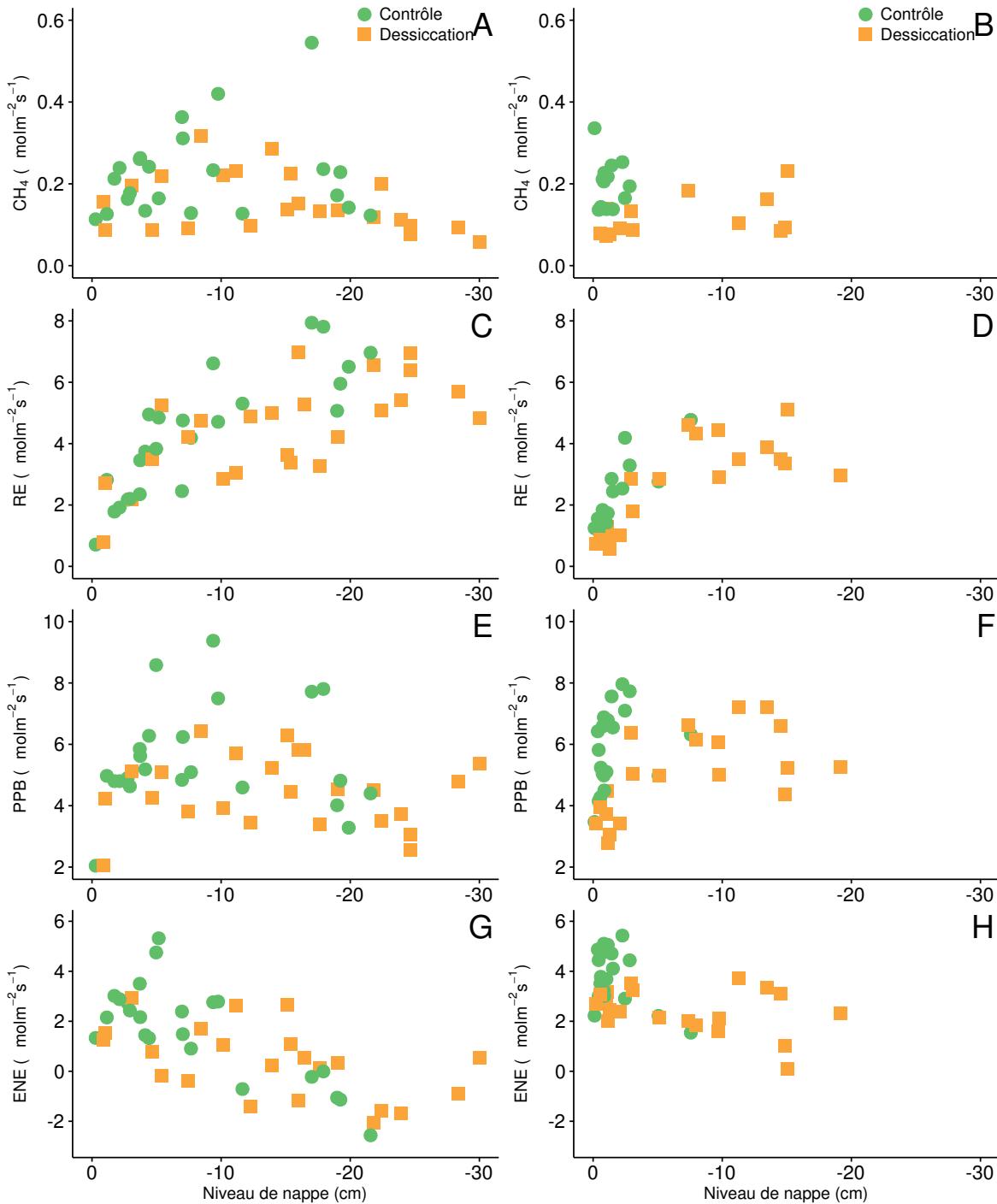


FIGURE 4.9 – Relations entre les flux de GES, CH₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.

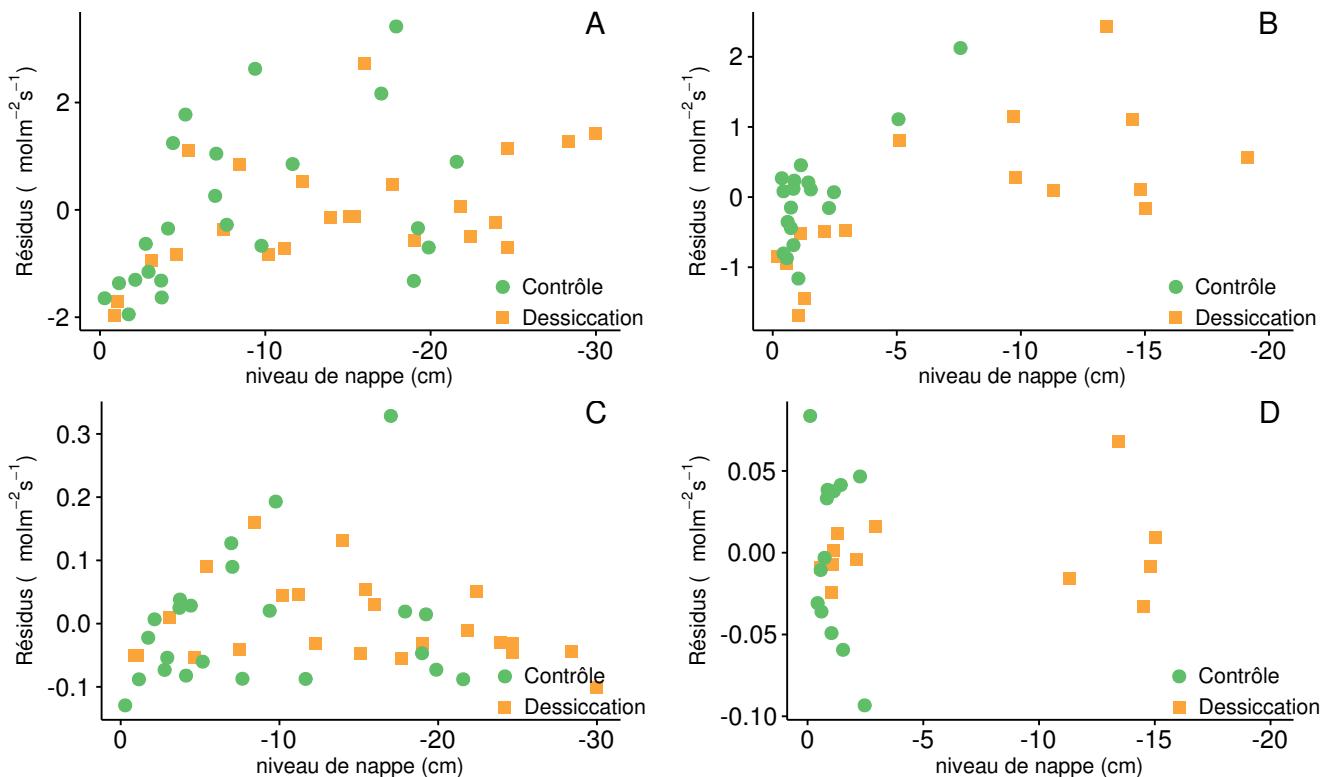


FIGURE 4.10 – Relation entre les résidus d'équation du type $\text{Flux} = a * \exp(b * \text{Température})$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH_4 (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentations (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation A et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation B.

pour la RE, qui semble contrôler en grande majorité les flux de CO₂ et le CH₄ (Figure 4.10). La relation entre les résidus de la RE et le niveau de la nappe est moins clair une fois l'effet de la température retiré (Figure 4.10, comparée à Figure 4.9–C). Malgré tout on peut observer une tendance à la hausse des résidus entre 0 et –18 cm pour les deux groupes de l'expérimentation A, puis une cassure, et à nouveau une tendance à la hausse pour le groupe Dessiccation. Une tendance à augmenter des résidus de la RE quand le niveau de nappe diminue est également visible pour le groupe Dessiccation de l'expérimentation B (Figure 4.10–B). Cette hausse semble cependant s'amortir rapidement au delà de –10 cm. Pour le CH₄, aucune tendance entre les résidus de l'équation et le niveau de la nappe n'est visible pour l'expérimentation B (Figure 4.10–D). Pour l'expérimentation A, il est difficile d'observer une tendance claire même s'il semble y avoir un maximum des résidus liés au CH₄ autour de –10 cm (Figure 4.10–C).

4.4 Discussion

4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ*

CH₄

Les flux moyen de CH₄ mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations font partie des valeurs hautes mesurées sur la tourbière de La Guette. Certaines campagnes dépassent nettement le maximum de 0,2 µmol m⁻² s⁻¹ mesuré directement sur le site en 2014. Ces valeurs sont dans la tranche haute des valeurs rapportées par la littérature, Blodau (2002) montrent ainsi que les flux de CH₄ varient généralement entre 0,004 et 0,14 µmol m⁻² s⁻¹. Malgré tout ces valeurs restent cohérentes avec celles observées par Lai *et al.* (2014) sur une tourbière canadienne (0–0,56 µmol m⁻² s⁻¹) ou par ? sur la tourbière de La Guette avec des valeurs comprises entre 0,03 et 0,4 µmol m⁻² s⁻¹

CO₂

Pour le CO₂ les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées sur la tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation A, l'ENE moyen est plus faible que celui mesuré sur le terrain la même année : 0,81 contre 2,85 µmol m⁻² s⁻¹. Pour l'expérimentation B en revanche l'ENE moyen vaut 2,71 µmol m⁻² s⁻¹ ce qui est relativement proche de celui mesuré sur le terrain : 2,93 µmol m⁻² s⁻¹. Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux mesurés sur le terrain, mais dans la gamme basse : les maxima moyens mesurés dans les mésocosmes sont d'environ 7,5 pour des valeurs de 13 µmol m⁻² s⁻¹ mesuré directement sur la tourbière. Ces valeurs restent cohérentes avec la littérature ([Bortoluzzi et al., 2006](#)) (**Réf needed**).

Les flux de RE et de PPB sont moins fort que les flux mesurés sur le terrain mais restent dans leur gamme de valeurs. Ces comparaisons sont par ailleurs à relativiser puisque les mesures de flux n'ont pas nécessairement lieu aux mêmes moment de la journée.

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

CH₄

Les flux de CH₄, moyennés par phase, sont plus fort pendant les phases de dessiccation que lors des phases de réhumectation. Cette observation va à l'encontre de celles généralement faites, et qui soutiennent l'hypothèse qu'une baisse du niveau de la nappe fait baisser les flux de CH₄, en augmentant la zone propice à son oxydation et en diminuant la zone propice à sa production ([Aerts et Ludwig, 1997](#); [Pelletier et al., 2007](#); [Turetsky et al., 2008](#)). [Kettunen et al. \(1996\)](#), dans une étude *in-situ*, rapportent eux aussi une relation inverse entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe. Ils expliquent cette observation par le fait qu'une baisse du niveau de la nappe peut permettre une libération du méthane accumulée dans une porosité scellée par l'eau. Des observations similaires sont faites, toujours sur le terrain, par [Bellisario et al. \(1999\)](#), sur une tour-

bière pour laquelle les niveaux de nappe varient entre -1 et -13 cm, et par Treat *et al.* (2007) où les niveaux de nappe varient entre -9 et -30 cm. Ces derniers expliquent également l'augmentation des flux de CH₄, suite à une baisse du niveau de la nappe par une diminution de la pression de l'eau qui libère du CH₄ auparavant bloqué dans une porosité isolée de l'atmosphère. Le point commun de ces études et de ces travaux est un niveau de nappe relativement élevé, majoritairement supérieur à -30 cm. Ce niveau de nappe élevé semble permettre au phénomène de transport du CH₄ de prendre le pas, en terme de signal, sur les phénomènes de production/oxydation qui sont traditionnellement liés aux fluctuations du niveau de l'eau.

Le fait que les groupes Dessiccation, quelque soit la phase et l'expérimentation, aient des flux de CH₄ plus faible que les groupes Contrôle peut s'expliquer par le fait que la communauté des méthano-gènes n'est pas (expérimentation B) ou moins (expérimentation A) malmenée dans les groupes Contrôle par rapport aux groupe Dessiccation. La production de CH₄ des groupes Contrôle est donc plus forte que celles des groupes Dessiccation. De plus après le premier abaissement du niveau de la nappe une partie de la communauté des méthano-gènes est probablement détruite ou a migré dans le bas de la colonne de tourbe. La production des groupes Dessiccation est donc localisée plus bas que celle des groupes Contrôle. En outre, la réhumectation peut bloquer le transport de cette production. Cet écart temporel entre la production et l'émission de CH₄, lié à ce phénomène, rend difficile d'établir une relation directe entre le CH₄ et les variables qui contrôlent sa production, que ce soit la température ou le niveau de la nappe.

CO₂

Pour les deux expérimentations les valeurs de l'ENE sont relativement proche avant la première phase de dessiccation. À partir de la première phase de dessiccation, l'ENE des groupes Dessiccation est systématiquement plus faible que celle des groupes Contrôle. L'observation de valeurs d'ENE plus faible pour un niveau de nappe plus bas est cohérente avec la littérature, que ce soit des expérimentations en méso-

4.4. Discussion

cosmes Aerts et Ludwig (1997); Blodau *et al.* (2004) ou sur le terrain Bubier *et al.* (2003); Sonnentag *et al.* (2010).

Pour l'expérimentation A la cause de cette baisse semble d'abord être une RE plus forte pour le groupe Dessication que pour le groupe Contrôle pendant les campagnes n°3 à 9. Par la suite entre les deux groupes, la différence de RE est moins importante, voire s'inverse, et les deux groupes se retrouve avec un ENE similaire. Après la phase de réhumectation, à partir de la campagne n°20, la différence de valeurs de l'ENE entre les deux groupes est à nouveau présente et semble cette fois s'expliquer d'avantage par la PPB (plus forte pour le groupe Contrôle) que par la RE. (**justif photo sphaigne ?**). Pour l'expérimentation B la différence entre l'ENE du groupe Contrôle et celui du groupe Dessiccation est lié à une RE plus importante pendant les phases de dessiccation et à une PPB plus faible pendant les phases de réhumectation.

Dans les deux expérimentations, une baisse du niveau de la nappe conduit à une augmentation de la RE, ce qui est en accord avec a littérature, que ce soit des expérimentations en mésocosmes Blodau *et al.* (2004); Dinsmore *et al.* (2009) ou sur le terrain Ballantyne *et al.* (2014). L'effet de la baisse du niveau de la nappe sur la PPB semble également limité que ce soit pour l'expérimentation A ou B. La taille des mésocosmes et l'amplitude des variations de la nappe sont peut être assez importante. En effet dans Blodau *et al.* (2004) et Dinsmore *et al.* (2009) par exemple, les mésocosmes utilisés sont plus grands, 75 et 41 cm respectivement, ont permis d'abaisser le niveau de l'eau au delà de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois comme étant un seuil au delà duquel son observés des changements importants (Blodau *et al.*, 2004; Peichl *et al.*, 2014). Ce seuil serait également une limite au delà de laquelle les forces de capillarités ne permettraient plus d'alimenter en eau les sphaignes (Rydin et Jeglum, 2013c; Ketcheson et Price, 2014).

4.4.3 Effet cycles multiples

La multiplicité des cycles de l'expérimentation B semble montrer que la différence entre l'ENE observée dans les deux groupes, pendant les phases de réhumectation, tend

à augmenter avec le temps. Ce qui indiquerait une baisse de la résilience de l'écosystème après les événements de dessiccations. Davantage de points de mesures par cycle semble nécessaires pour avoir plus de certitude sur ce point.

CHAPITRE 5

VARIATION JOURNALIÈRE DE LA RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (ARTICLE)

5.1	Introduction	136
5.1.1	Study sites	138
5.1.2	Data acquisition	138
5.1.3	Data synchronisation	139
5.1.4	Sensitivity of ER to temperature	139
5.1.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	140
5.1.6	Physico-chemical characterisation of the peat	140
5.2	Results	141
5.2.1	Air temperature and ER variability	141
5.2.2	ER and soil temperature synchronisation	143
5.2.3	Model implementation	144
5.2.4	ER and temperature relationship	145
5.2.5	Q_{10} evolution	147
5.2.6	Daytime and nighttime differences	147
5.2.7	Peat characterisation	147
5.3	Discussion	150
5.3.1	ER differences between sites	150
5.3.2	Time-delay between temperature and ER	151
5.3.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	152
5.3.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements	153
5.3.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation	153
5.4	Conclusions	154

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⁻¹, 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⁻¹ (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., ?), or soil temperature. The most commonly used soil temperatures are those at -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014; Görres *et al.*, 2014) and -10 cm (Kim et Verma, 1992; Zhu *et al.*, 2015). In some studies, different depths are used and the selected one depends on the goodness-of-fit (Günther *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2015). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes. Even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists. In

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.

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

5.1.1 Study sites

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

5.1.2 Data acquisition

Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diameter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour in random order. These measurements were undertaken using a closed static chamber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan in order to minimize concentration gradients ([Pumpenan *et al.*, 2004](#)). Measurement lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

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

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

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

5.1.3 Data synchronisation

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

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 : Q₁₀ (5.2) and Arrhenius (5.3)

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

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

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

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

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

5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature

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

5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat

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

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

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

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

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

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

5.2 Results

5.2.1 Air temperature and ER variability

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

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

5.2. Results

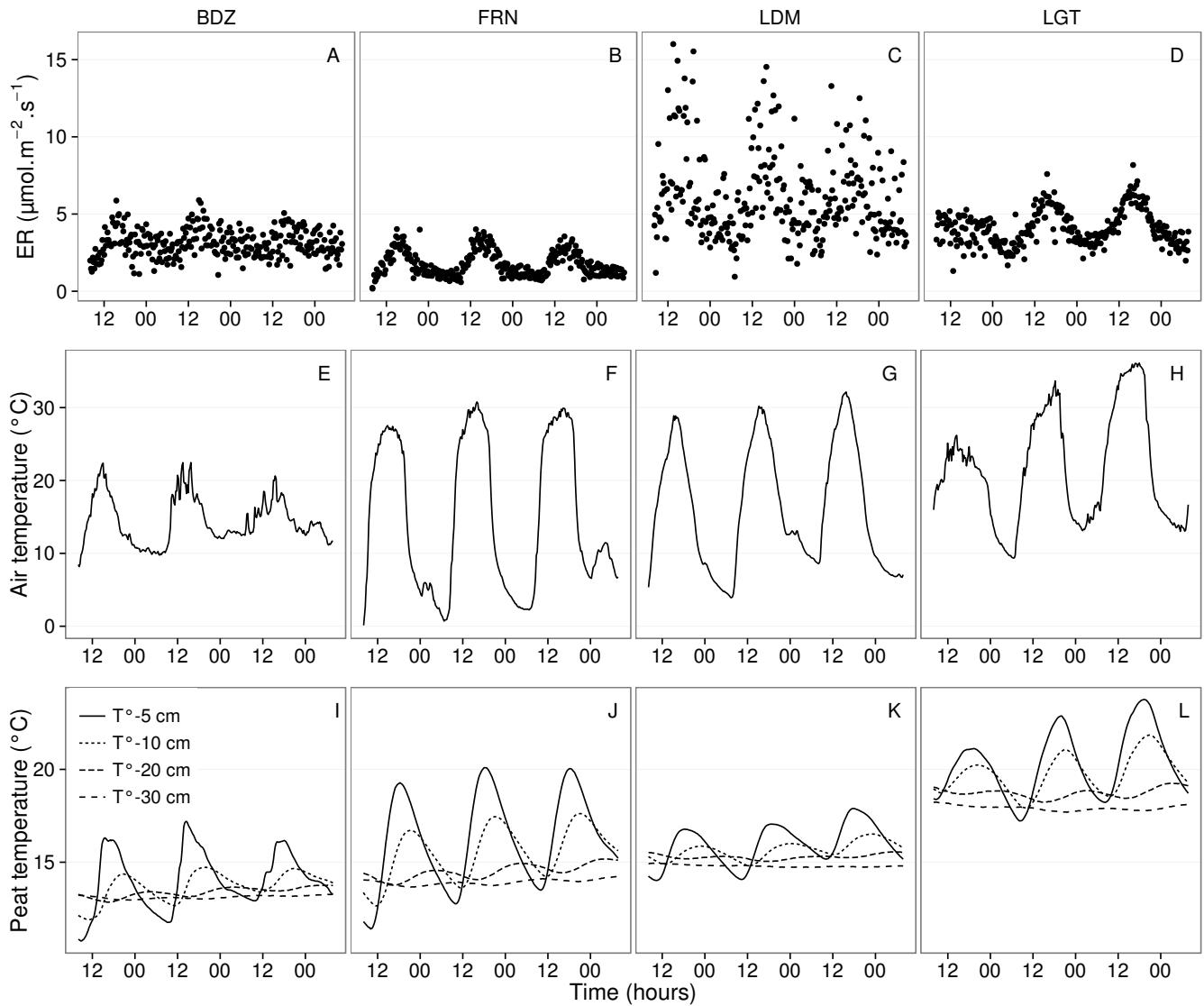


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

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

5.2.2 ER and soil temperature synchronisation

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

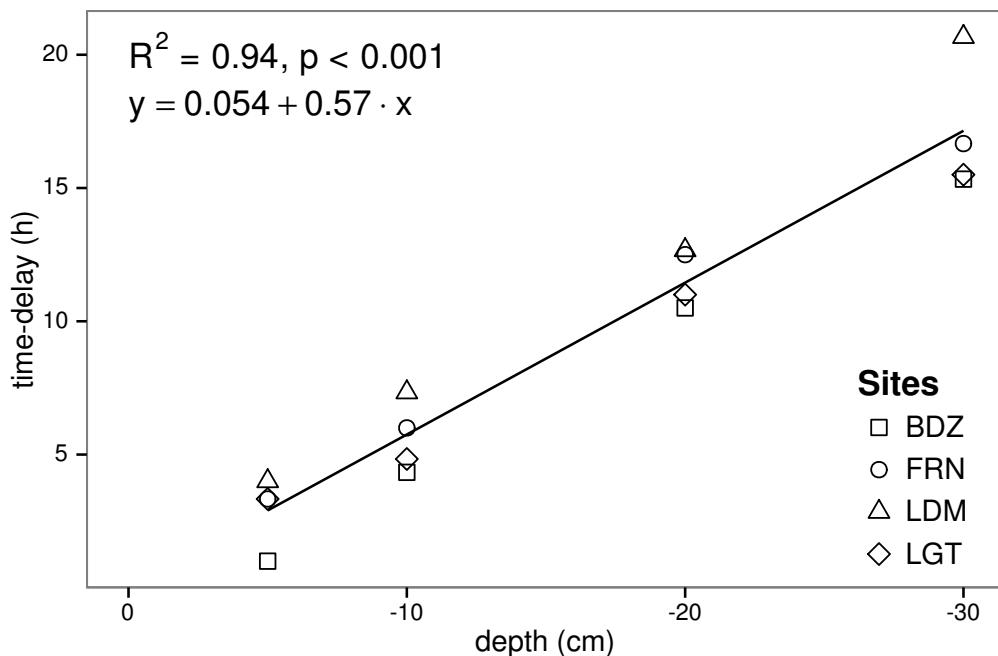


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

5.2. Results

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

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

5.2.3 Model implementation

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

5.2.4 ER and temperature relationship

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

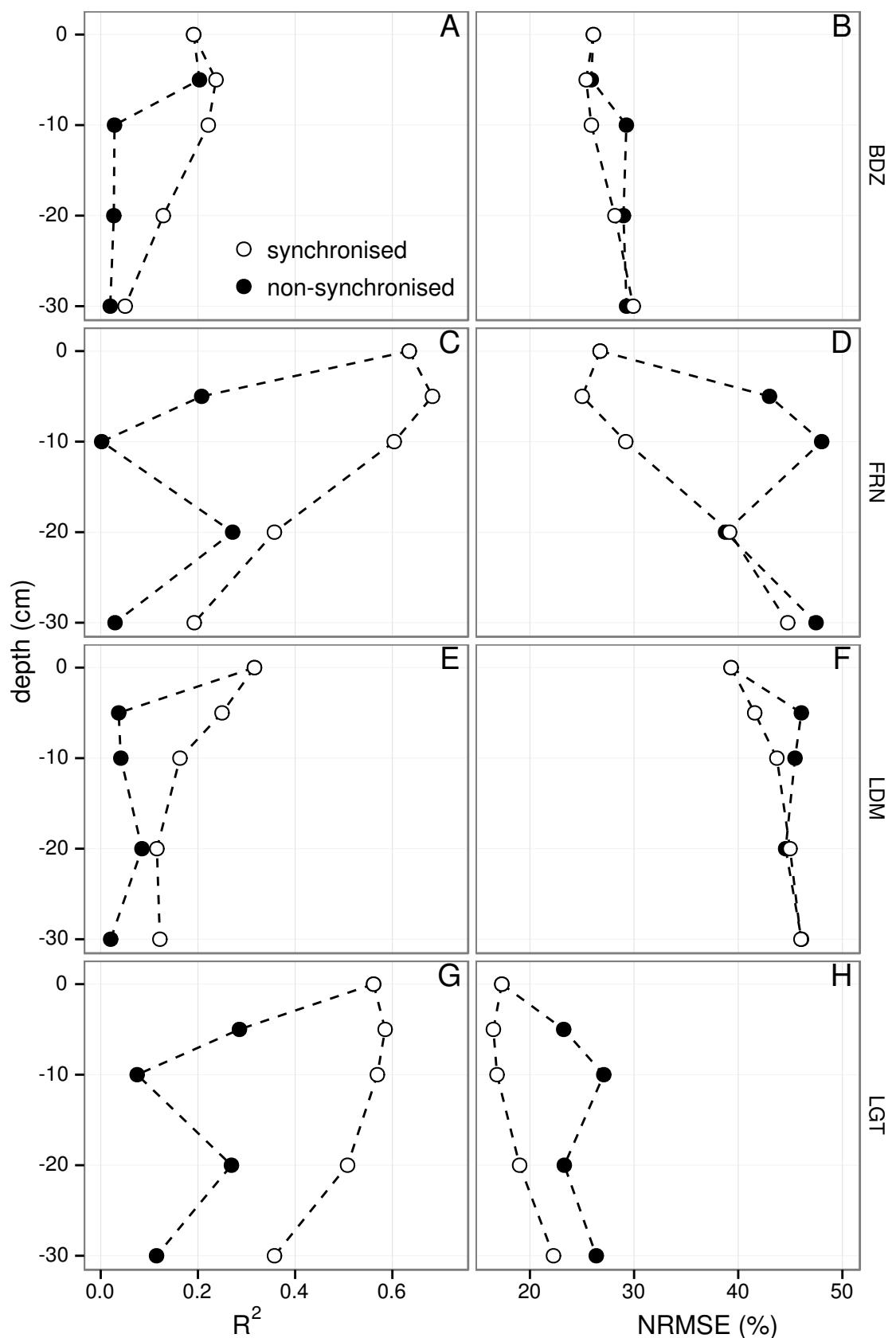


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

5.2.5 Q_{10} evolution

The Q_{10} 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_{10} 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_{10} values fell almost to 0, while for non-synchronised data Q_{10} values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q_{10} values estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either decreased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic values (Figure 5.4).

5.2.6 Daytime and nighttime differences

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

5.2.7 Peat characterisation

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

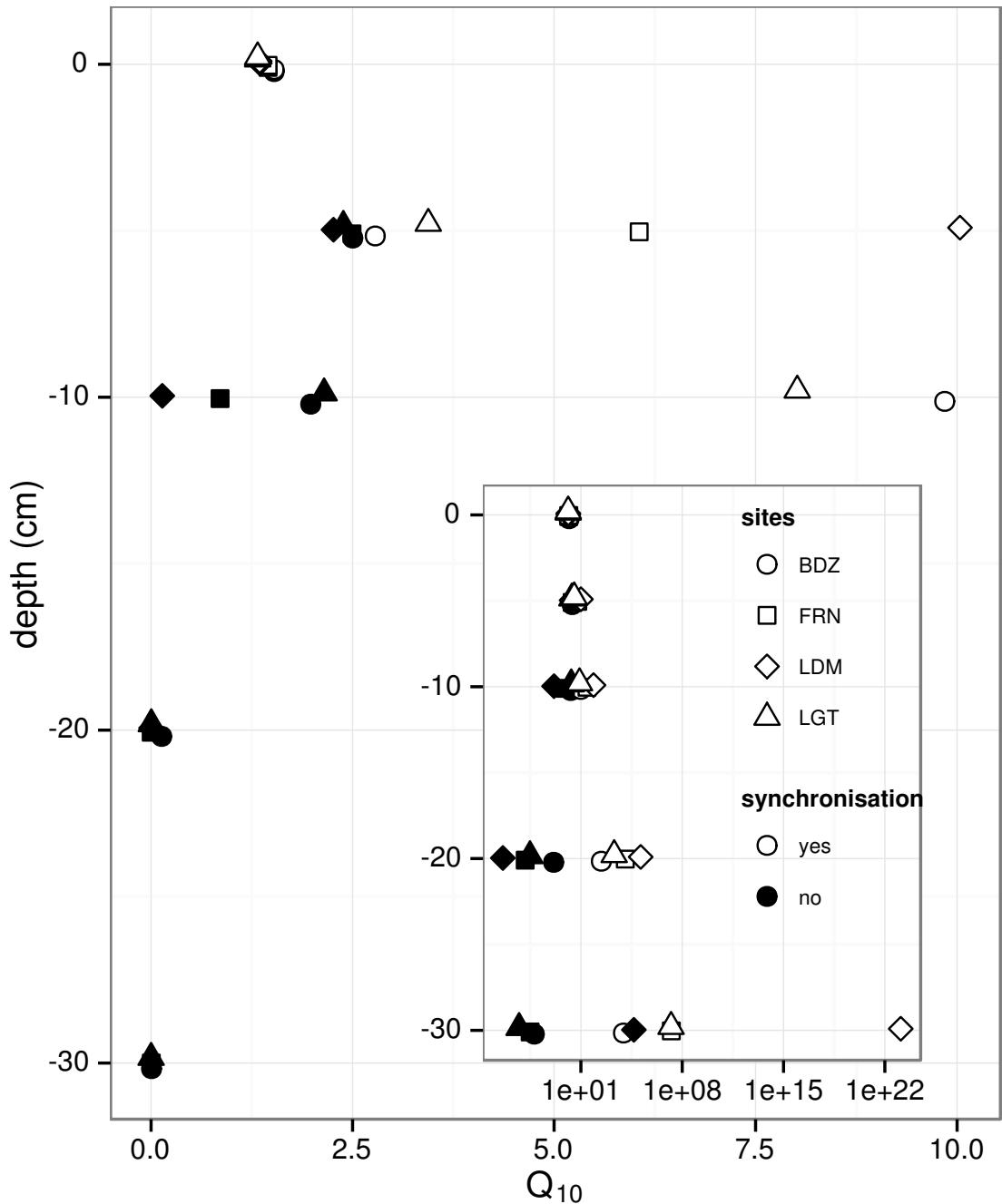


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

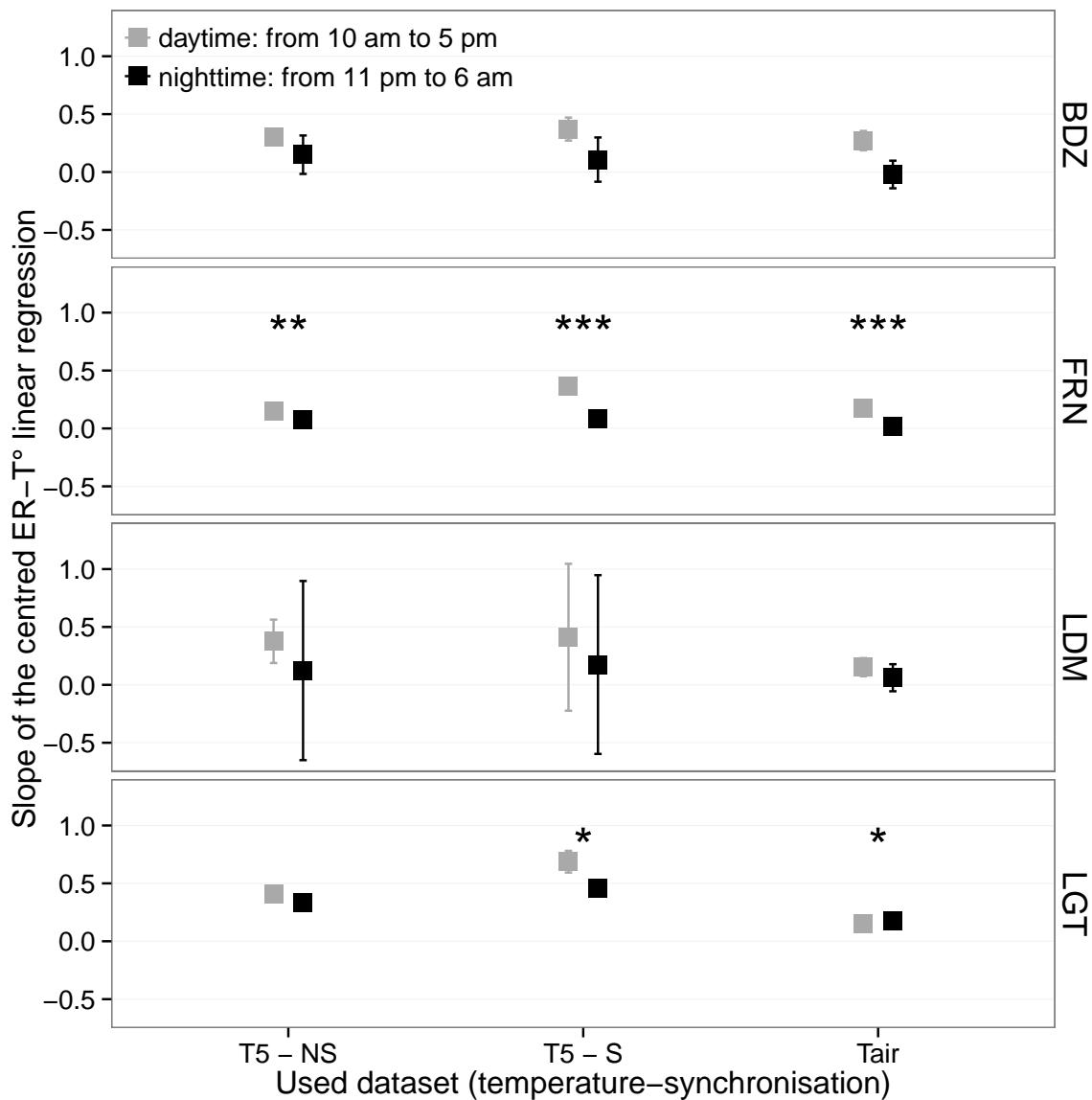


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

5.3. Discussion

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

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

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

5.3 Discussion

5.3.1 ER differences between sites

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

to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 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 perceptible 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 Time-delay between temperature and ER

Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peatlands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relationship 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 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER fluxes.

5.3.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation

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

5.3.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements

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 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation

In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} 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 (≥ 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_{10} decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely an increase in Q_{10} 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_{10} 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.

5.4 Conclusions

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

Acknowledgements

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



SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

L'étude des flux de carbone dans les écosystèmes tourbeux est complexe car assujetti à des facteurs de contrôle dont la prépondérance varie fortement selon l'échelle considérée et les conditions environnementales. Les effets d'un facteur contrôlant sur un flux de gaz vont généralement dans le même sens dans la littérature : une hausse de la température à tendance à augmenter les flux. Une augmentation du niveau de la nappe à tendance à favoriser la production de CH₄ par rapport à celle du CO₂. La végétation semble faciliter les échanges de gaz et libère des substrats facilement mobilisables. Outre le fait que ces facteurs co-varient et qu'il donc difficile de distinguer leurs effets, ces effets sur les différents flux en terme de bilan de carbone est beaucoup moins nette, d'où la nécessité d'estimer des bilans de carbone sur ces écosystèmes.

Bilan du bilan (de C) ?

Il semble cohérent que les flux de CO₂ de la tourbière de La Guette soit plus fort que ceux mesurés dans des tourbières boréales. De par sa position géographique, le site à une température moyenne annuelle du site relativement élevée, et subit un climat moins dur avec des hivers moins longs et froids. Par ailleurs il semble également cohérent que ces valeurs n'atteignent pas celles estimées dans les tourbières utilisées comme des prairie permanentes, notamment car ces dernières ont généralement un niveau le nappe d'eau plus bas.

Les observations réalisées sur la tourbière de La Guette ont permis de mettre en évidence des flux de CO₂ particulièrement fort que ce soit pour la RE ou la PPB. Ces flux annuels, plus fort que ceux relevés dans les tourbières boréales, sont cependant moins important que ceux mesurés dans des tourbières utilisées comme paires permanentes. Ces observations sont cohérentes avec les observations de terrain. En effet la présence d'une végétation vasculaire herbacée largement dominante (*Molinia caerulea*) rapproche davantage la tourbière de La Guette d'une prairie tourbeuse que d'une tourbière boréale où prédomine les sphaignes. Le niveau de la nappe particulièrement

élevé pendant les deux années de mesure a probablement limité en partie les flux de CO₂ sans pour autant les empêcher. En effet à la fois *Molinia caerulea* et *Eriophorum Augustifolium* (**Vaginatum oui mais augustifolium ?**) possèdent un aérenchyme, cette adaptation aux milieux inondés leur permettant de maintenir des échanges gazeux de leurs racines à l'atmosphère. Par ailleurs la situation géographique locale et globale du site : une tourbière de plaine située à basse latitude, joue également sur la saisonnalité du climat, plus faible qu'en montagne, et permettant aux flux de rester plus fort pendant une période de l'année plus importante. Les flux de CH₄ ne semblent quant à eux pas être contraint par le niveau de la nappe pendant les deux années de mesures. Leur relation avec la végétation laisse encore une fois penser un effet possible de l'aérenchyme.

Ces travaux ont également montré la forte variabilité spatiale des flux de CO₂. Le nombre limité de points de mesure du CH₄ ne permettant pas d'affirmer quoi que ce soit de ce côté là. (**dvlpé var spa + vég**)

La prise en compte de la végétation reste une difficulté importante, l'observation répétée nécessitant des mesures non destructives, souvent imprécises ou très coûteuses en temps. Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone sont celle où les herbacées sont dominantes.

Modélisation saisonnière et mesures horaires

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

Premier point, on compare des modèles qui prennent en compte la variabilité spa-

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

Second point, le modèle est calibré à partir de moyennes des flux par campagne de mesure (Figure ??). Ces moyennes sont comprises entre $0,69 \pm 0,27$ et $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, par conséquent les estimations des modèles, dont RE-1, en dehors de cette gamme sont du domaine de l'extrapolation et donc à considérer avec précaution.

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

L'hydrologie

L'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette n'a pas pu être mis en évidence de part une pluviométrie forte et un niveau de nappe toujours

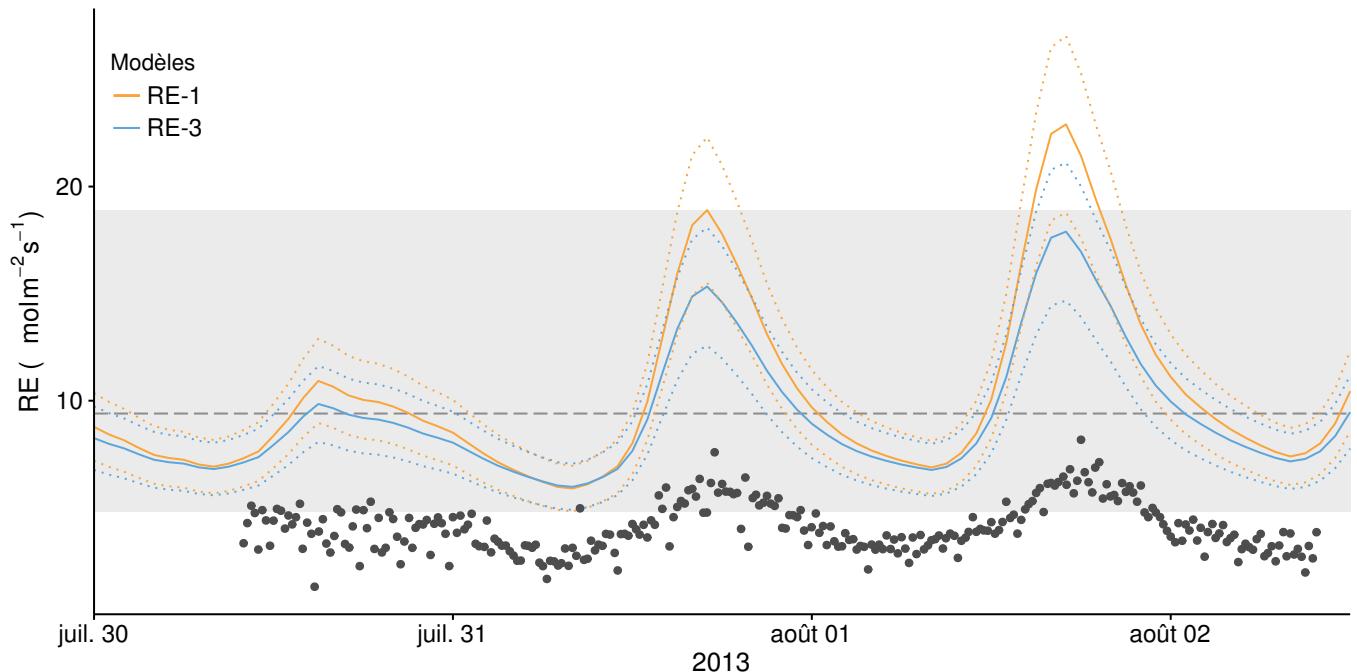


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par les modèles RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond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

important. Les expérimentations

Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précédent le BdC

(lien chap 3 et 4)

Les prendre en compte amélioreraient-il les modèles

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

modèles globaux et profondeur de tourbe

Ouverture vers d'autre méthodes de mesures

- chambre automatique (lien chap 5, et chap 3 ?)
- tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3 ?)

perspectives

La suite du projet CARBIODIV permettra peut être de mettre en évidence l'effet de la restauration.

Un partenariat avec le LSCE commencé pendant ces travaux devra permettre de valoriser ces données à des échelles plus importante. Des données on d'ors et déjà été envoyée à Chloé XX qui développe un code "tourbière" dans le modèle ORCHIDEE.

L'installation prochaine d'une tour eddy covariance sur le site permettra de comparer ce bilan à des mesures plus haute fréquence.

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

idées

L'amélioration du protocole de végétation (RVI?)

Amélioration des chambres (contrôle de la température ? de la vitesse du ventilateur ? plus grande ? aquisition automatisée du PAR sur la chambre)

l'inclusion des arbres

Correction du volume par pondération de la surface

Utilisation de chambres automatiques/EC

Humidité du sol

Propriétés physique de la tourbe (en cours)

BIBLIOGRAPHIE

- AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, 44(2):163–186.
- ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U., CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 37(1):117.
- ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International Geophysics Series*. Academic Press.
- AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITTIILA, E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014). Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in northern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.*, 47(2):151–163.
- BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N., RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,

- CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGOLIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS, C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–91.
- BEYER, C., LIEBERSBACH, H. et HÖPER, H. (2015). Multiyear greenhouse gas flux measurements on a temperate fen soil used for cropland or grassland. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, pages n/a–n/a.
- BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2013). A water-table dependent reservoir model to investigate the effect of drought and vascular plant invasion on peatland hydrology. *Journal of Hydrology*, 499:132–139.
- BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls. *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A. (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993). Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003). Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998). Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995). Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(4):455–470.
- BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.

- CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem : Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell Environ.*, 33(3):394–407.
- CARROLL, P. et CRILL, P. (1997). Carbon balance of a temperate poor fen. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 11(3):349–356.
- CHANTON, J. P. (2005). The effect of gas transport on the isotope signature of methane in wetlands. *Org. Geochem.*, 36(5):753–768.
- CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BALDOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C., ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HOWARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J., HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W. et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER, H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance : a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.
- CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R., JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*, pages 847–940.
- CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013). Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- CHRISTENSEN, T. R., PANIKOV, N., MASTEPANOV, M., JOABSSON, A., STEWART, A., ÖQUIST, M., SOMMERKORN, M., REYNAUD, S. et SVENSSON, B. (2003). Biotic controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands – a closed environment study. *Biogeochemistry*, 64(3):337–354.
- CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA, A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peatland. *Oikos*, pages 368–388.
- COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions. *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.

- COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007). Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (2014). Diurnal deviations in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*, 123:263–269.
- DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*, 318(1-2):229–242.
- ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics. Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum, de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011). *Sols et Environnement*, (2e édn), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris, Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- GLASER, P. H. et CHANTON, J. P. (2009). Methane accumulation and release from deep peat : measurements, conceptual models, and biogeochemical significance. *Carbon Cycl. North. Peatl.*, pages 145–158.
- GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C. (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.

- GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011). Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREECKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Technology*, 22(7):1–17.
- GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology*, 27(3):269–279.
- GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of biomass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂ Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*, 1(11):763–766.
- JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN, A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M. (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*, 4(5):803–816.
- JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):385–388.
- JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.

- JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., von BLOH, W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖLICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MACKENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER, A., SEGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K., TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics : a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International mire conservation group.
- JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS, J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL, M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓTTIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN, A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W). *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (2005). A conceptual model of volume-change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohydrology*, 7(2):771–782.
- KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland. *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current carbon sequestration of an Atlantic blanket bog ? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*, 19(4):409–421.

- LAI, D. Y. F., ROULET, N. T. et MOORE, T. R. (2014). The spatial and temporal relationships between CO₂ and CH₄ exchange in a temperate ombrotrophic bog. *Atmospheric Environment*, 89:249–259.
- LAIHO, R. (2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8): 2011–2024.
- LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical classification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume 820, pages 37–51.
- LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society Jyskä.
- LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentration, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN, J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*, 5(2):1475–1491.
- LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas. Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–317.
- LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland. *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic Press, Burlington.

- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press, Burlington.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161 – 185. Academic Press, Burlington.
- MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH, L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SENEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANSSENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010). Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Level. *Science*, 329(5993):838–840.
- MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse, Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T. (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog. *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (2015). Carbon dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–1111.
- NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- NILSSON, M., MIKKELÄ, C., SUNDH, I., GRANBERG, G., SVENSSON, B. H. et RANNEBY, B. (2001). Methane emission from Swedish mires : National and regional budgets and dependence on mire vegetation. *J. Geophys. Res.*, 106(D18):20847–20860.
- NILSSON, M., SAGERFORS, J., BUFFAM, I., LAUDON, H., ERIKSSON, T., GRELLE, A., KLEMEDTSSON, L., WESLIEN, P. et LINDROTH, A. (2008). Contemporary carbon accumulation in a boreal oligotrophic minerogenic mire – a significant sink after accounting for all C-fluxes. *Glob. Change Biol.*, 14(10):2317–2332.
- ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events : regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.

- PALES, J. C. et KEELING, C. D. (1965). The concentration of atmospheric carbon dioxide in Hawaii. *J. Geophys. Res.*, 70(24):6053–6076.
- PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007). Dependence of the Q₁₀ values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE, A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY, V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Riviere watershed, James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644). In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–527.
- POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry. *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN, M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE, D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI, 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.
- PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ, S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORENO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE, J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG, G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.

- RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines et collines*. Forêt privée française.
- RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle qu'amendée en 1982 et 1987*.
- ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL, P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Adaptations to the peatland habitat. In *The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*, pages 85–107. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Productivity and peat accumulation. In *The biology of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013d). Sphagnum - the builder of boreal peatlands. In *The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (1987). Biospheric CO₂ emissions during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*, 39B(1–2):140–154.
- SIGG, L., BEHRA, P. et STUMM, W. (2014). Cycles biogéochimiques des éléments dans les milieux aquatiques. In *Chimie des milieux aquatiques-5e édition : Cours et exercices corrigés*, pages 411–470. Dunod, Paris.
- SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996). The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*, 23(2):126–131.
- SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev*, 43(4):449–528.

SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA, O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*, 303(5656):353–356.

SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.

STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G. K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG, J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, B. et MIDGLEY, B. M. (2013). *IPCC, 2013 : climate change 2013 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change.* IPS, International Peat Society, Jyväskylä, Finland.

STRACK, M. et PRICE, J. S. (2009). Moisture controls on carbon dioxide dynamics of peat-Sphagnum monoliths. *Ecohydrology*, 2(1):34–41.

STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*, 9(2):278–287.

STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.

SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotundifolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.

TAYLOR, K., ROWLAND, A. P. et JONES, H. E. (2001). Molinia caerulea (L.) Moench. *J. Ecol.*, 89(1):126–144.

TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).

TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.

TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*, 118(1-3):371–387.

TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HARDEN, J. W. et MCGUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).

- TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C. (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS, S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010). Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂ production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Frontiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT, R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA, D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N cycling : Does substrate supply play a role? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–120.
- WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHAPIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–94.
- WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009). The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total Environment*, 407(13):4084–4094.
- WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change. *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.

- WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants—a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*, 44(5):907–920.
- YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland carbon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*, volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series Washington, DC.
- YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

INDEX

A

atterrissement 11

C

carbone

 stock 12

changements globaux 2, 14

E

échange net de l'écosystème

 contrôle 21

P

paludification 11

photosynthèse 17

production primaire brute

 contrôle 21

R

respiration 18

 de l'écosystème 18

 contrôle 20

 du sol 18

S

services écologiques 3

T

tourbières 8–16

 distribution 11

 formation 11

 surface 10

 utilisation 14

turbification 10

Z

zone humide 8



ANNEXES

A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

B protocole végétation

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

La strate arbustive

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

La strate herbacée

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

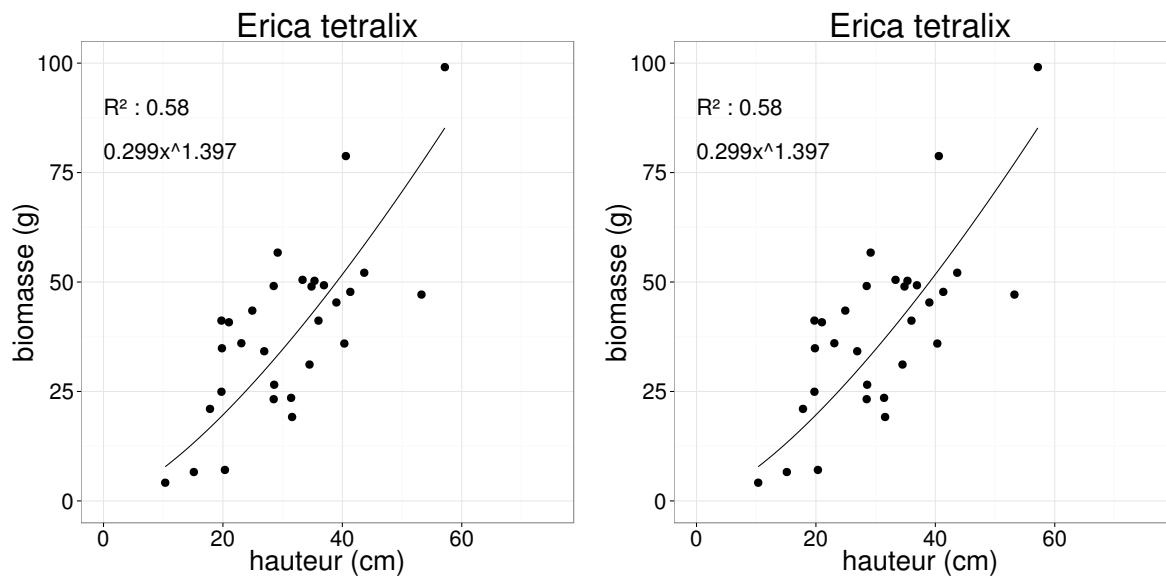


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

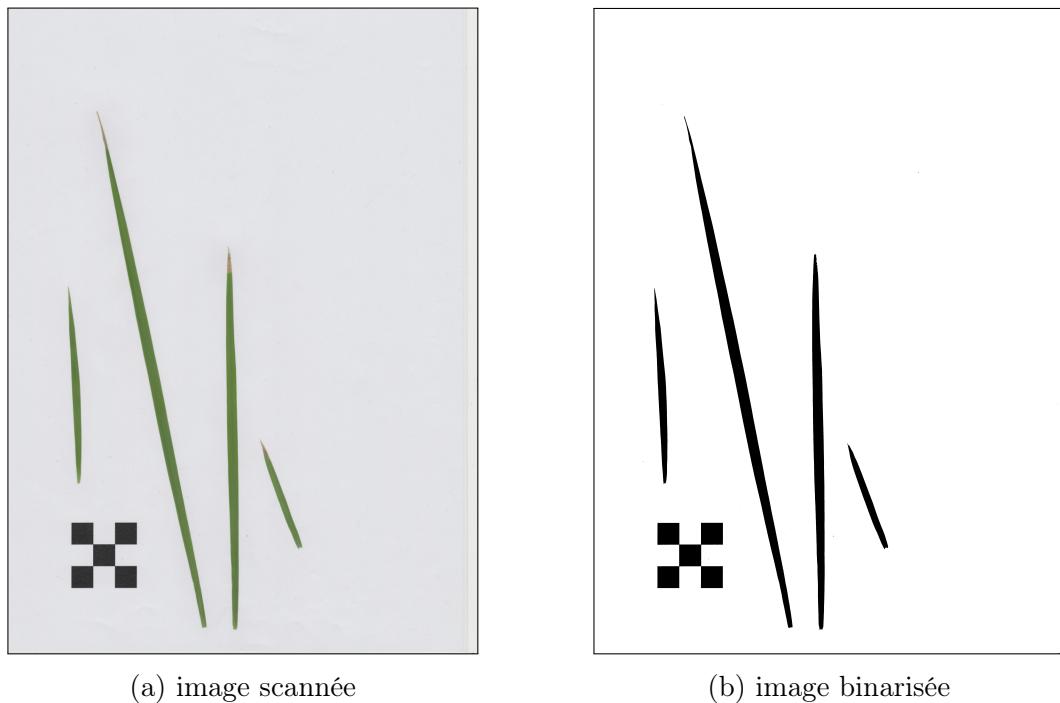
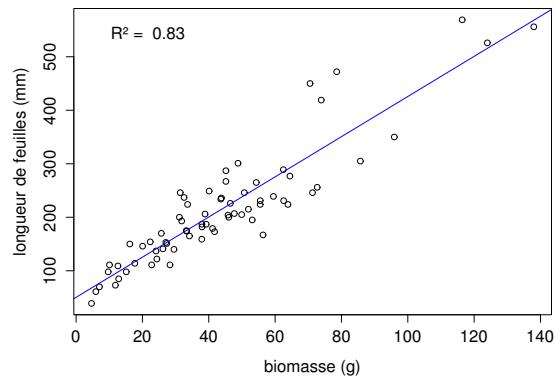
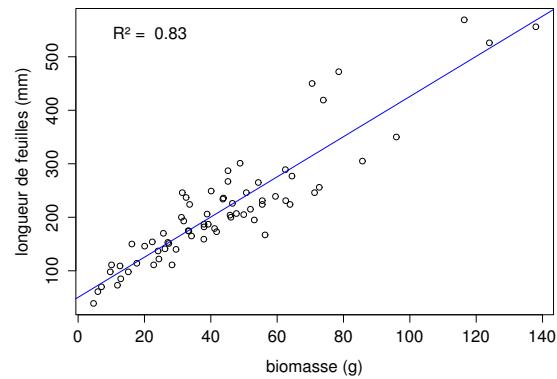


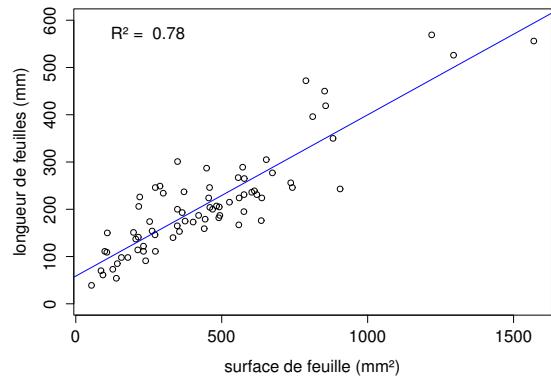
FIGURE 9 – Scanne des feuilles



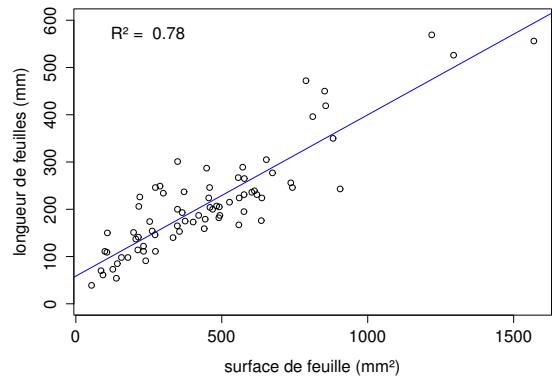
(a) *Molinia caerulea* – biomasse



(b) *Eriophorum* – biomasse



(c) *Molinia caerulea* – surface



(d) *Eriophorum* – surface

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

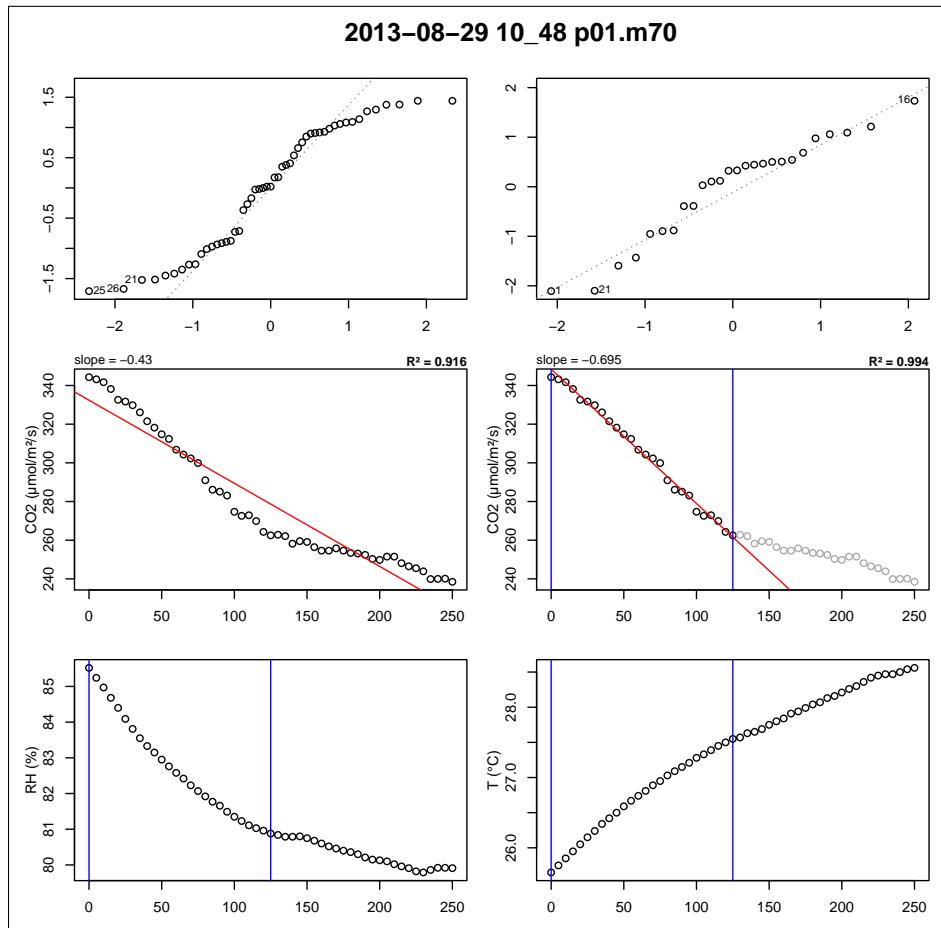


FIGURE 11 – Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO₂

C Le projet CARBIODIV

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

Carte Nécessaire.

D package m70r

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

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

- qui reste donc intact.
- De calculer les flux net.

E Résultats des ACP

Les données de CH_4 étant moins nombreuses que les données de CO_2 , deux ACP ont été effectuées, l'une sans les données de CH_4 et l'autre avec, afin de maximiser le nombre d'observation utilisés.

E.1 ACP des flux de CO_2 et des facteurs contrôlants (sans CH_4)

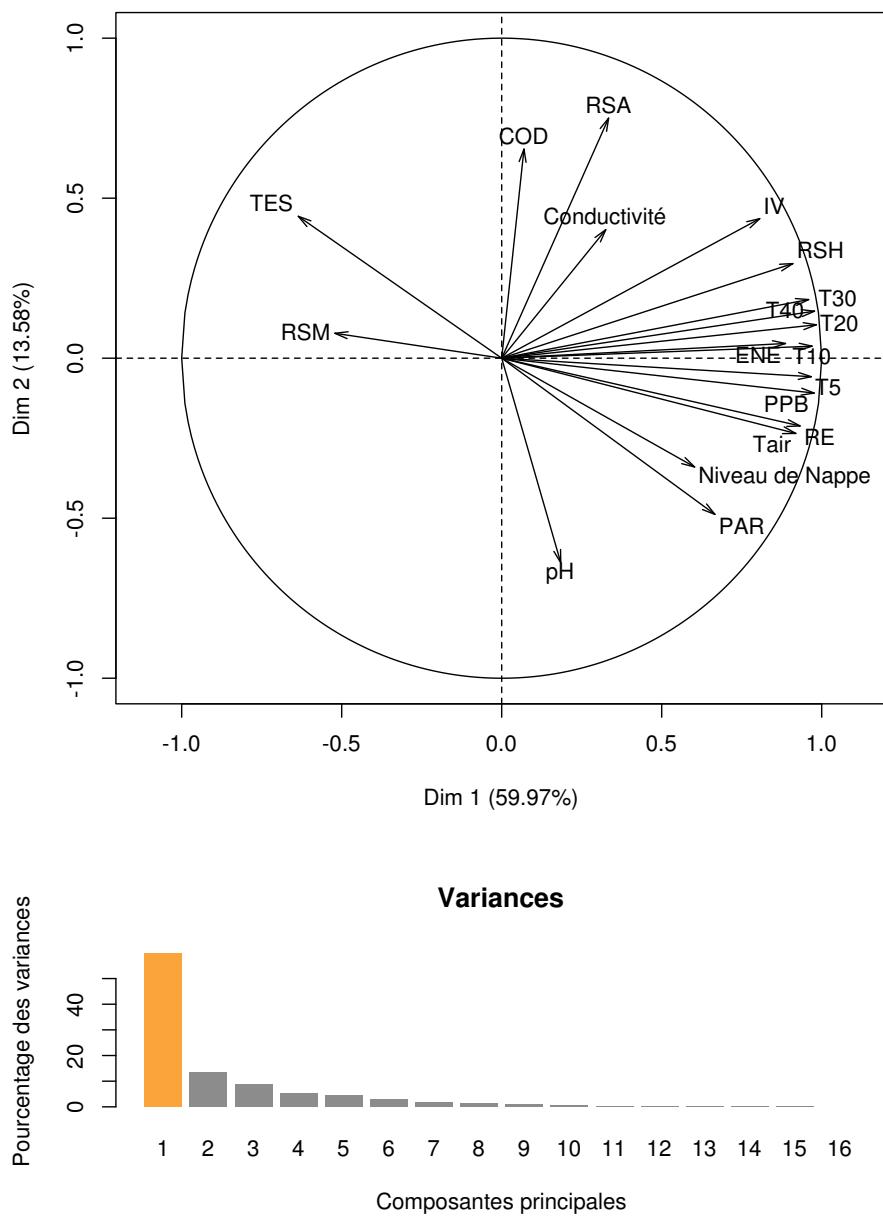


FIGURE 12 – Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH_4 (en haut), et pourcentage de variance expliquée par dimension (en bas)

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

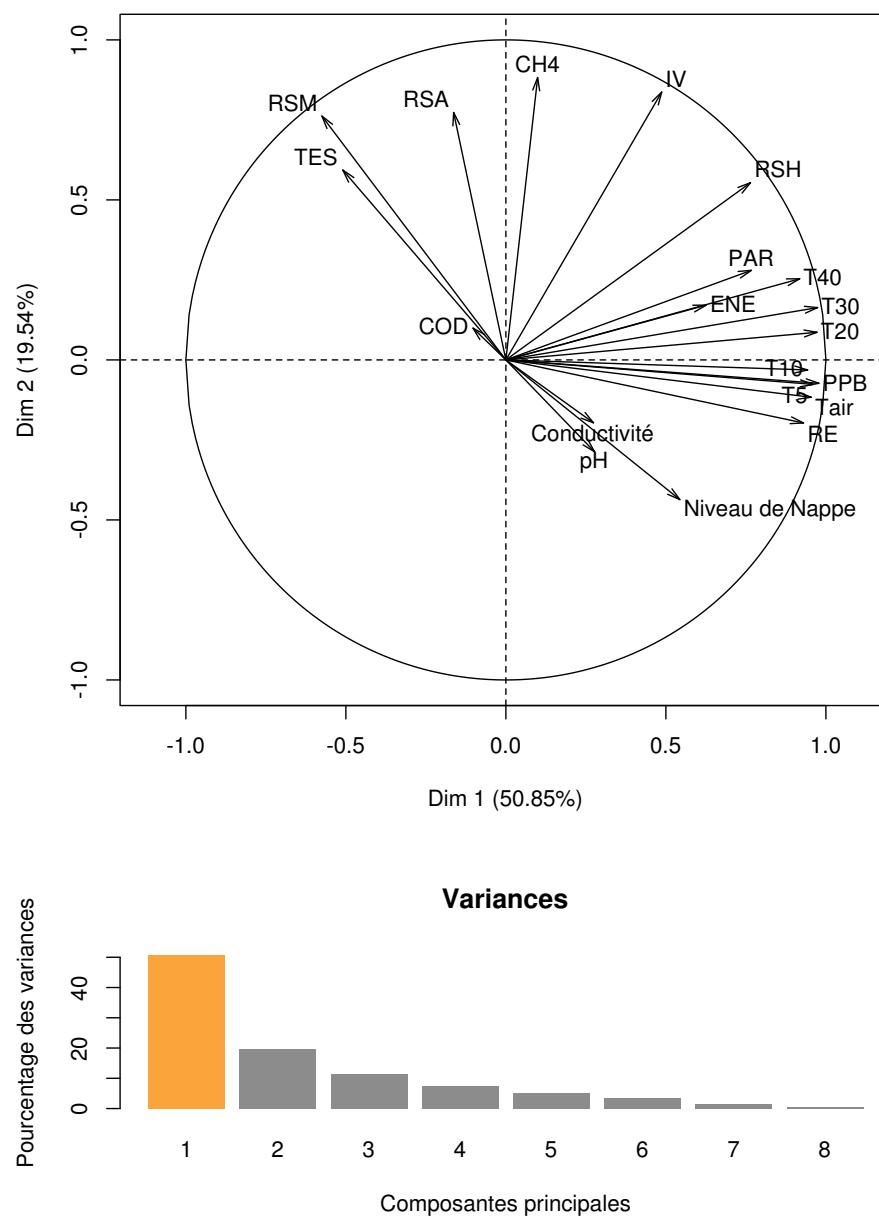


FIGURE 13 – Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)

F Calibrations flux de GES et facteurs contrôlant

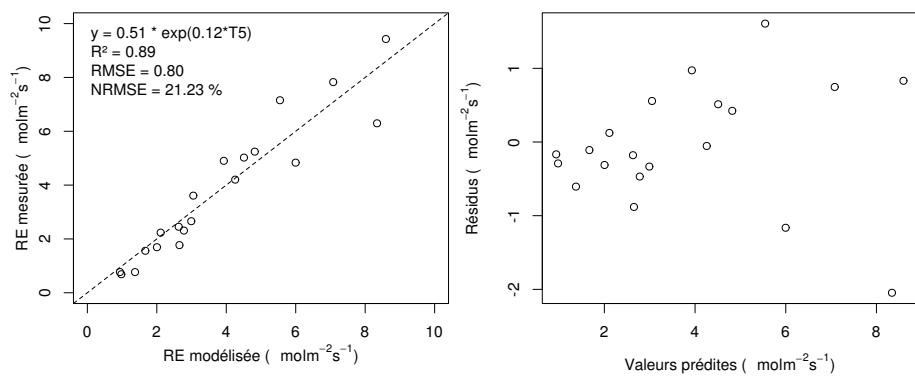


FIGURE 14 – Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à droite la distribution des résidus.

G Cartes des flux par placettes

G.1 PPB

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

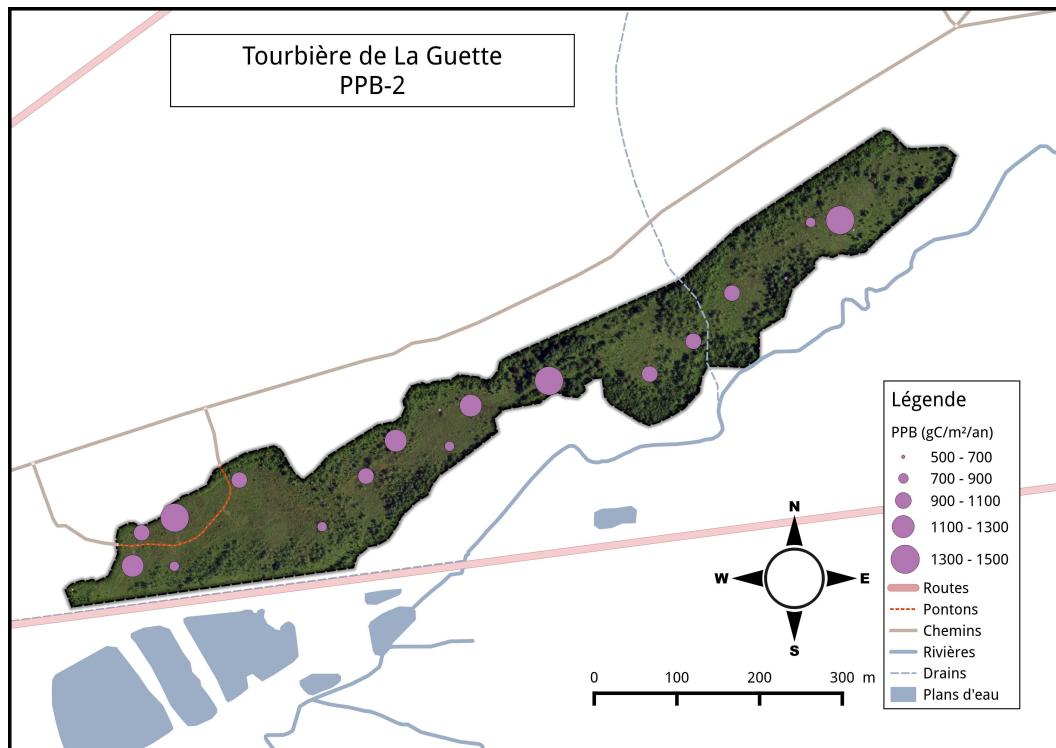


FIGURE 15 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle PPB-2

G.2 RE

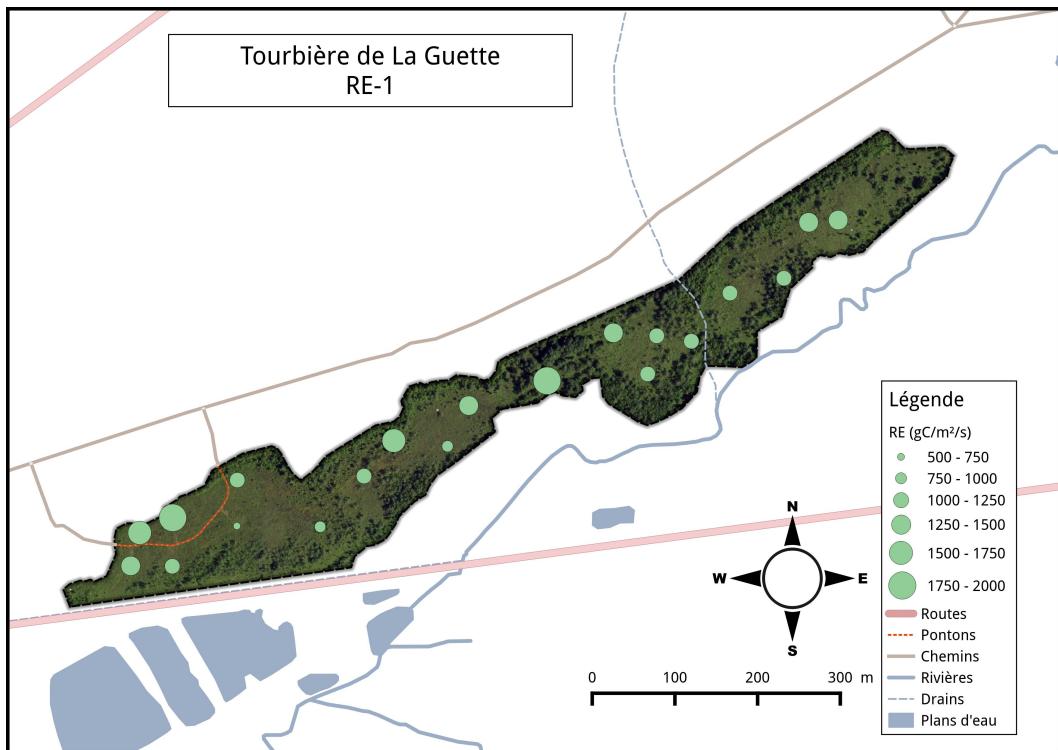


FIGURE 16 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-1

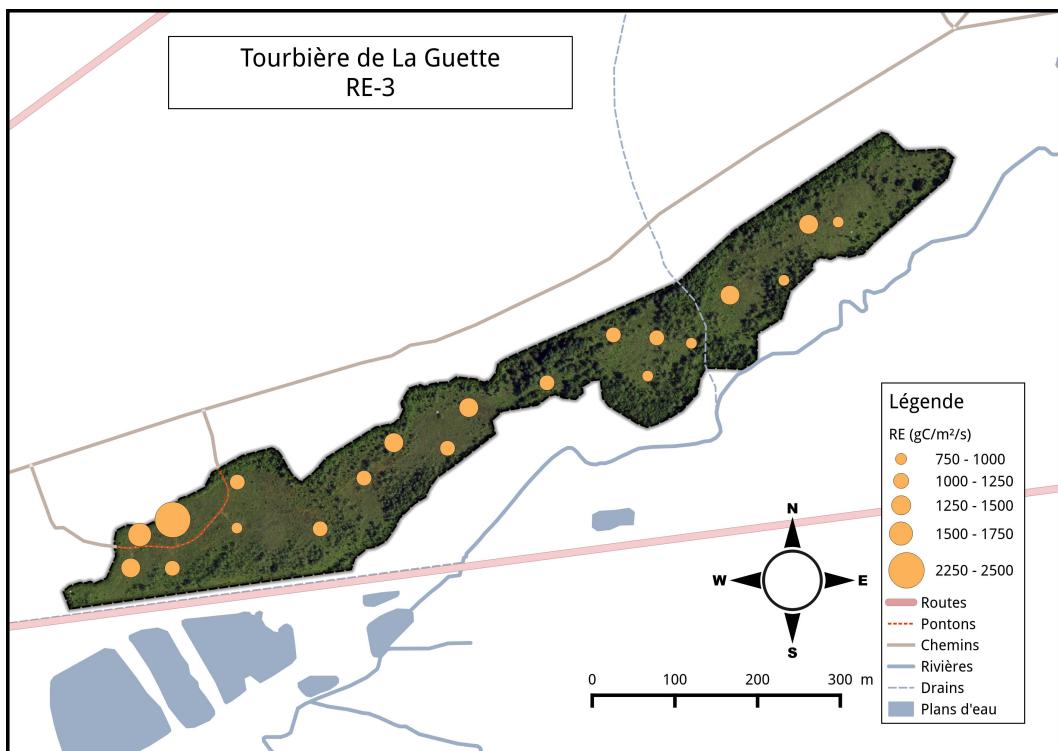


FIGURE 17 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-3

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

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

H Tableau modélisation par groupe de végétation

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

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

Tableau 5 – Références et données utilisés

I Tableau de données bibliographiques

[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, ...

