

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	vii
Liste des tableaux	ix
Remerciements	xi
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	7
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	19
1.2.1 GES et Tourbières	21
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	37
1.3 Objectifs du travail	39
2 Sites d'études et méthodologies employées	41
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
2.2 Autres sites du service national d'observation	47
2.3 Mesures de flux de gaz	48
2.3.1 Les mesures de CO ₂	48
2.3.2 Les mesures de CH ₄	50
2.3.3 Le calcul des flux	52
2.4 Facteurs contrôlants	52
2.4.1 acquisitions automatisées	52
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	55
3.1 Introduction	56
3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
3.2.1 Méthodes de mesures	57
3.2.2 Modélisation du bilan de C	59
3.3 Résultats	64
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	64
3.3.2 Sélection des modèles	69

3.3.3	Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème	77
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan	84
3.4	Discussion	86
3.4.1	Estimations des flux	86
3.4.2	Estimations des bilans	89
3.4.3	Sensibilité et limitations du bilan	89
3.4.4	Représentativité locale du modèle	90
3.4.5	Variation du bilan avec la végétation	90
3.4.6	perspectives	91
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	93
4.1	Introduction	94
4.2	Procédure expérimentale	95
4.2.1	Expérimentation A	96
4.2.2	Expérimentation B	96
4.2.3	traitement	97
4.3	Résultats	98
4.3.1	Expérimentation A	98
4.3.2	Expérimentation B	101
4.3.3	tendances générales	104
4.4	Discussion	104
4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	104
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	106
4.4.3	Effet cycles multiples	107
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)	109
5.1	Introduction	111
5.1.1	Study sites	113
5.1.2	Data acquisition	113
5.1.3	Data synchronisation	114
5.1.4	Sensitivity of ER to temperature	114
5.1.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	115
5.1.6	Physico-chemical characterisation of the peat	115
5.2	Résultats	116
5.2.1	Température de l'air et variabilité de RE	116
5.2.2	Synchronisation RE et température du sol	117
5.2.3	Équations utilisées	118
5.2.4	Relation entre RE et la température	119
5.2.5	Évolution du Q10	120
5.2.6	Différence entre mesures de jour et de nuit	122
5.2.7	Caractérisation de la tourbe	122
5.3	Discussion	122
5.3.1	Différence de RE entre les différents sites	122
5.3.2	Temps de latence entre température et RE	126
5.3.3	La synchronisation entre RE et la température améliore la représentation de la sensibilité de RE à la température	127

5.3.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	128
5.3.5	La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à la synchronisation	128
5.4	Conclusions	129
Conclusions et perspectives		131
5.5	Bilan du bilan (de C) ?	132
5.6	L'hydrologie	132
5.6.1	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précèdent le BdC	133
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures	133
5.8	perspectives	134
Références bibliographiques		145
Index		146
Annexes		147
A	Photos supplémentaires	148
B	protocole végétation	148
C	CARBODIV	151
D	package m70r	151

Liste des figures

1.1	Global distribution of peatlands	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013c)	14
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006)	19
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).	20
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	21
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère	23
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	27
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)	29
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35
1.11	Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m ⁻² an ⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle	36
2.1	Site d'études SNOT	42
2.2	Carte de la tourbière de La Guette	44
2.3	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	45
2.4	Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	46
2.5	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	46
2.6	Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014	47
2.7	Mesures de CO ₂	49

2.8	SPIRIT	51
3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié	57
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus (source?)	62
3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	63
3.4	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	64
3.5	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015	65
3.6	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	65
3.7	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.8	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.9	Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.	67
3.10	Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	69
3.11	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant	70
3.12	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1	71
3.13	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3	73
3.14	RE modèles avec Tair	75
3.15	RE modèles avec Tair	76
3.16	CH ₄ modèle H	76
3.17	Flux de CO ₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2	79
3.18	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	80
3.19	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	80
3.20	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3	83
3.21	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	84
3.22	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	85
4.1	Prélèvement des mésocosmes	97
4.2	Schéma d'un mésocosme	98
4.3	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.	99
4.4	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.	102

4.5	Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe	105
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	117
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	118
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.	121
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).	123
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).	124
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013	133
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	148
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	149
9	Scanne des feuilles	149
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	150

Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	15
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	18
3.1	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	78
3.2	Bilan des flux en gCm ² an ⁻¹	81
3.3	Bilan des flux en gCm ² an ⁻¹	81
3.4	Sensibilité relative (en %) du bilan de CO ₂ (ENE) en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	82
3.5	Bilan des flux de CO ₂ en gCm ² an ⁻¹ , en utilisant PPB-2 et RE-3	85
4.1	Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations	97
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).	119
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 $g.cm^{-3}$	125

Remerciements

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

¹ Introduction

² Contexte général

³ En 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise
⁴ pour la première fois, un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration
⁵ de CO₂ de l'atmosphère sur l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence
⁶ importante de ses mesures lui permirent de voir pour la première fois les variations
⁷ journalières et saisonnières des concentrations en CO₂ atmosphérique, mais également à
⁸ plus long terme leur tendance haussière [Harris \(2010\)](#). Le CO₂ est un gaz à effet de serre
⁹ (GES) et son accumulation dans l'atmosphère... **force ? comparaison ? explication**
¹⁰ **effet de serre ?** Ce constat a probablement joué un rôle considérable dans la prise de
¹¹ conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude du
¹² changement climatique et plus largement des changements globaux. Car si à l'époque
¹³ les concentration en CO₂ étaient inférieures à 320 ppm (partie par millions) elles ont
¹⁴ dépassé, au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm selon un communiqué de
¹⁵ l'Organisation Météorologique Mondiale. Les concentrations pré-industrielles (avant
¹⁶ 1800) sont quant à elles généralement estimées à 280 ppm [Siegenthaler et Oeschger](#)
¹⁷ ([1987](#)).

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

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

29 Ciais *et al.* (2014).

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

32 **schéma ?**

33 Zones humides tourbières

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

37 Pourquoi étudier les tourbières aujourd'hui ?

38 Les sols stockent entre 1500 et 2000 GtC et parmi eux, les tourbières, zones humides
39 longtemps considérée néfastes et impropre, ont été drainées et exploitées. Pourtant,
40 parmi les nombreux services écologiques qu'elles donnent (épuration du sol, régulation
41 des flux hydriques, biodiversité), elles constituent un stock de carbone relativement
42 important au regard de la surface qu'elles occupent. Ainsi il est généralement admis que
43 les tourbières contiennent un quart à un tiers du carbone présent Chiffres (**surfaces...**)
44 dans l'ensemble des terres émergées tandis qu'elle ne constituent que 3 % des surfaces
45 continentales (**Réf needed**). Ce ratio relativement important, correspond à un stock
46 d'environ 455 Gt Gorham (1991); Turunen *et al.* (2002). Il est à mettre perspective
47 avec les autres stock du cycle du carbone. On observe que ce stock est du même ordre
48 de grandeur que celui de la végétation

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

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

54 Transition modèles

55 En octobre 2013 le GIEC a publié le rapport du groupe de travail I qui travaille sur
56 les aspects scientifiques physiques du système et du changement climatique. S'il note
57 que les connaissances ont avancé, il note également que de nombreux processus ayant

58 trait à la décomposition du carbone sont toujours absents des modèles notamment en
59 ce qui concerne le carbone des zones humides boréales et tropicales et des tourbières.
60 (Réf needed)

61 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

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

70 Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de trois axes
71 principaux : Dans un premier temps, l'**observation** régulière des flux de gaz (CO_2
72 et CH_4) ainsi que d'un certain nombre de paramètres environnementaux servant à la
73 caractérisation des variabilités spatiales et temporelles, ainsi qu'à l'étude des facteurs
74 contrôlant. Certains facteurs contrôlant qui sont, dans un second temps, étudiés plus
75 spécifiquement à travers un volet **expérimentation**. Ce dernier doit permettre une
76 meilleure compréhension des processus clés avec notamment l'impact de l'hydrologie.
77 Enfin un troisième volet axé sur la **modélisation**, avec le développement d'un modèle
78 le plus mécaniste possible.

79 Cette thèse est structurée de la façon suivante :

80 — Le premier chapitre pose le contexte dans lequel s'inscrit ce travail. Cette syn-
81 thèse bibliographique se découpe en trois parties, la première relativement gé-
82 nérale définit les terminologies et les concepts principaux employés par la suite.
83 La seconde précise l'état des connaissances sur les tourbières vis à vis des flux

- 84 de carbone. Enfin la troisième partie replaces ce travail au sein du contexte
85 précédemment établi.
- 86 — Le deuxième chapitre quant à lui décrit d'abord les sites d'études puis les mé-
87 thodes et matériels employés lors des différentes expérimentations.
- 88 — Le troisième chapitre présent l'estimation du bilan de carbone de la tourbière
89 de La Guette, sa variabilité temporelle et spatiale.
- 90 — Le quatrième chapitre décrit l'effet de cycle de dessication/ré-humectation sur
91 les flux de GES de mésocosmes prélevés sur le terrain.
- 92 — Le cinquième chapitre
- 93 — Enfin la dernière partie du document se veut une synthèse des travaux réalisés, de
94 leur résultats, suivie d'une ouverture vers les perspectives que ce travail apporte.

⁹⁵ 1 Synthèse bibliographique

⁹⁶

⁹⁷	1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
⁹⁸	1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
⁹⁹	1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
¹⁰⁰	1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
¹⁰¹	1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	19
¹⁰²	1.2.1 GES et Tourbières	21
¹⁰³	1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
¹⁰⁴	1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
¹⁰⁵	1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
¹⁰⁶	1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	37
¹⁰⁷	1.3 Objectifs du travail	39
¹⁰⁸		
¹⁰⁹		
¹¹⁰		

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

117 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

120 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

121 Définitions

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

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

ZONES HUMIDES :

130 «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)

131 Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les
132 marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont
133 des écosystèmes plutôt continentaux (par opposition aux écosystèmes côtiers comme
134 les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones humides, un
135 niveau de nappe élevé et donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le dévelop-
136 pement de communautés microbienne et végétales spécifiques, adaptées aux milieux
137 fortement humides ou inondés. Les sphaignes étant la végétation caractéristique de ces
138 écosystèmes, ce sont des mousses, des bryophytes de la famille des *Sphagnaceae*.

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

TOURBIÈRE :

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

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

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

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

TOURBIÈRE ACTIVE :

¹⁴⁶ Écosystèmes dans lesquels un processus de tourbification est actif.

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

¹⁴⁷ Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-
¹⁴⁸ çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrières ces deux définitions se
¹⁴⁹ chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut,
¹⁵⁰ par exemple, avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être
¹⁵¹ active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à
¹⁵² 30 cm malgré un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux peut
¹⁵³ d'ailleurs contenir à la fois des zones qui correspondent à la première définition et
¹⁵⁴ d'autres à la seconde. Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des éco-
¹⁵⁵ systèmes contenant ou des écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est ce que la
¹⁵⁶ tourbe ?

TOURBE :

¹⁵⁷ «Accumulation sédentaire³ de matériel composé d'au moins 30 % (matière
sèche), de matières organiques mortes.»

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

¹⁵⁸ Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
¹⁵⁹ organique (histosol) au sens large, dans lesquels sont classés la majorité des sols tour-
¹⁶⁰ beux (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre
¹⁶¹ 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 que, au delà de la classification
¹⁶² utilisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement
¹⁶³ 80 % de matières organiques au minimum ([Rydin et Jeglum, 2013b](#)). Ce processus de
¹⁶⁴ formation est appelé la tourbification ou turfigénèse et les matières organiques accu-
¹⁶⁵ mulées proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques
¹⁶⁶ de la façon suivante :

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

MATIÈRES ORGANIQUES :

Matières constituées d'un assemblage 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'autres⁴.

168

¹⁶⁹ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁷⁰ Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁷¹ certain écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁷² tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par
¹⁷³ les tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface correspond
¹⁷⁴ à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont
¹⁷⁵ situés dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales
¹⁷⁶ ([Strack, 2008](#)) (Figure 1.1). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-
¹⁷⁷ sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique
¹⁷⁸ (**Réf needed**).

¹⁷⁹ La formation des tourbières

¹⁸⁰ L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant
¹⁸¹ la formation des tourbières (Figure 1.2). Il s'agit pour le premier du comblement pro-
¹⁸² gressif d'une zone d'eau stagnante (Figure 1.2). Ce comblement est généralement lié à
¹⁸³ l'action combiné d'apports exogènes et d'une végétation colonisant les eaux en formant
¹⁸⁴ des tremblants⁵. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol
¹⁸⁵ minéral, grâce à des conditions d'humidité importante dans des zones peu perméables

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

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

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

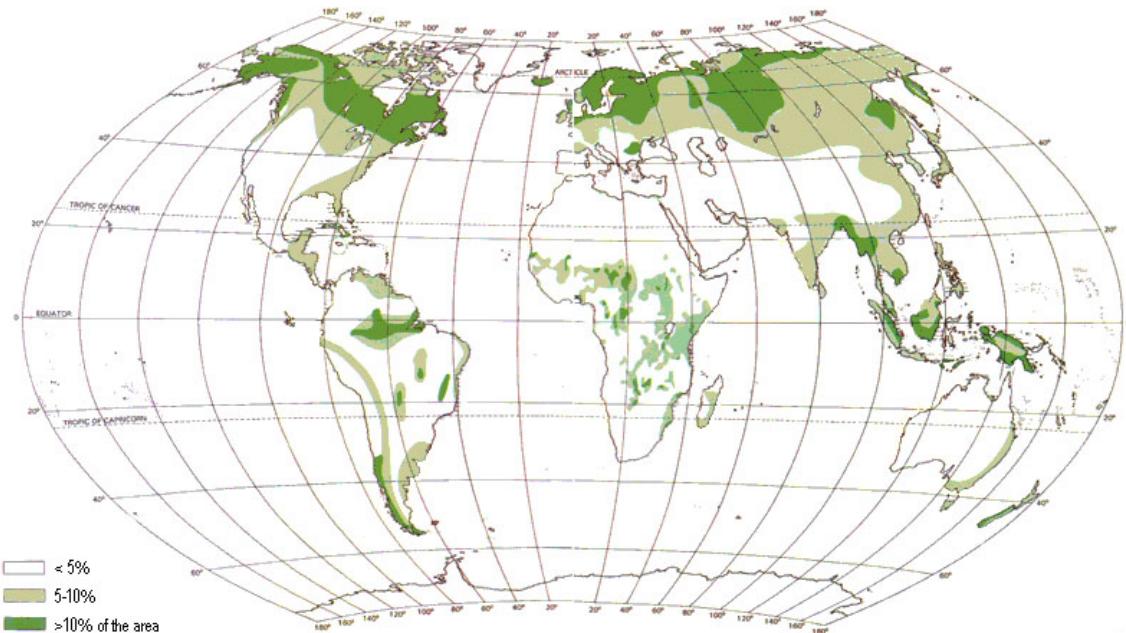


FIGURE 1.1 – Global distribution of peatlands

186 et topographiquement favorables (dépressions). Ces modes de formation ne sont pas
187 exclusifs, une tourbière pouvant se développer, selon les endroits considérés ou le temps,
188 via des processus différents.

189 Classifications

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

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

201 Les tourbières de bas-marais ont une épaisseur généralement supérieure à 30 cm avec

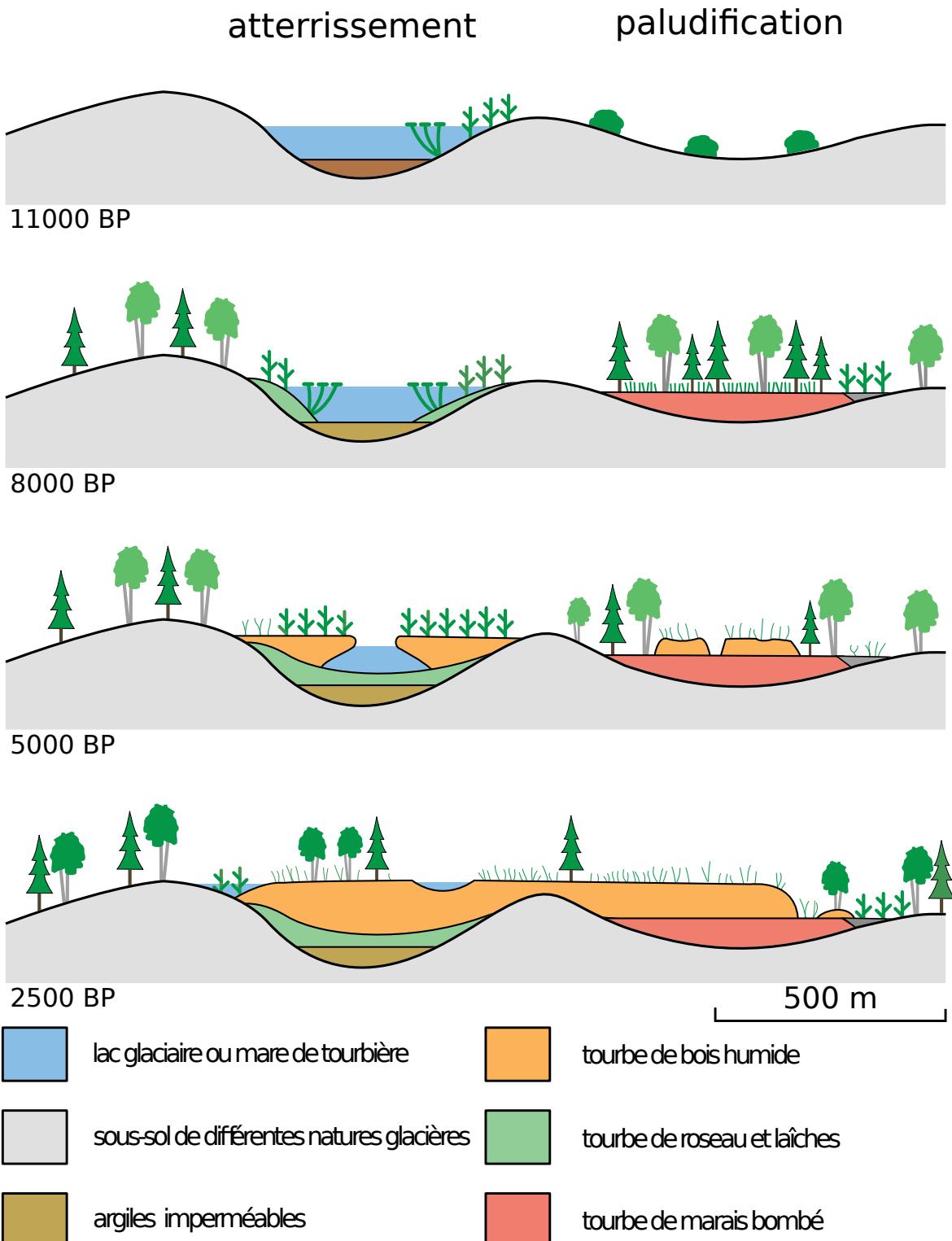


FIGURE 1.2 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après [Manneville \(1999\)](#)

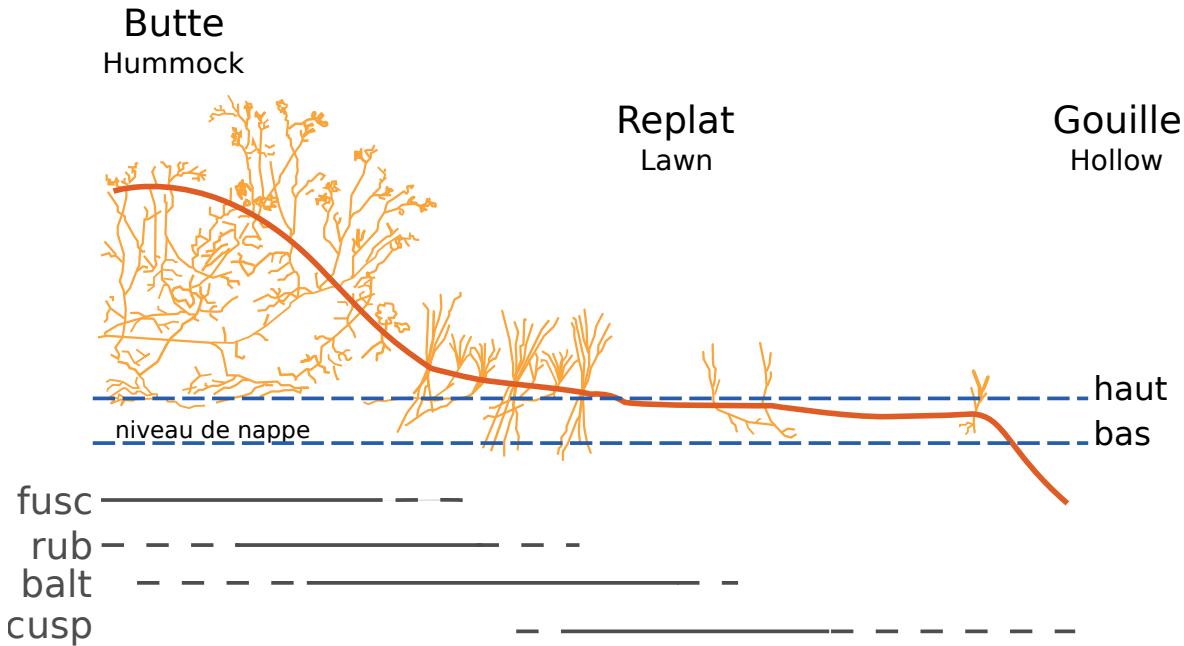


FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après [Rydin et Jeglum \(2013c\)](#)

202 un niveau de nappe très proche de la surface du sol. De forme concave ou en pente elles
 203 sont généralement alimentées en eaux par des sources ou par ruissellement et sont donc
 204 dites minérotrophes. Le pH de leur eaux de surface varient de 4 à 8. Les végétations
 205 dominantes de ces écosystèmes peuvent être des bryophytes, des graminées ou des
 206 arbustes bas ([Rydin et Jeglum, 2013c](#)). Au sein de ces écosystèmes la topographie
 207 est fortement variables et fait l'objet d'une terminologie particulière : on parle de
 208 buttes (*Hummock* en anglais) pour désigner des sur-élévation topographique, de Gouille
 209 (*Hollow* en anglais) pour les dépressions et de replat (*Lawn* en anglais) pour les zones
 210 entre les deux (Figure 1.3).

211 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

212 Puits de carbone

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

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	

217 270 et 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les
 218 sols et entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage
 219 datant des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période pendant laquelle se sont
 220 formés la majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010) (Figure 1.4).

221 L'accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé,
 222 par photosynthèse, qu'émis par l'écosystème. Les tourbières n'assimilent pas le carbone
 223 à des vitesses supérieures à d'autres écosystèmes. En comparaison avec un sol forestier
 224 la photosynthèse de ces écosystèmes, que l'on appelle généralement la production
 225 primaire, est même plus faible (**Réf needed**). Ce n'est donc pas en assimilant d'avant-
 226 age de carbone que les tourbières l'accumulent. Si les entrées de carbone ne sont pas
 227 supérieures à d'autres écosystèmes, il faut donc que les sorties soient plus faible. C'est
 228 en effet parce que les matières organiques produites par ces écosystèmes sont moins
 229 dégradées que dans d'autres que le carbone s'accumule. Ceci est rendu possible par les
 230 niveaux de nappe élevés de ces écosystèmes, minimisant les processus de dégradation
 231 aérobie en limitant l'accès à l'oxygène. Cet effet est de plus renforcé par la végétation
 232 spécifique de ces écosystèmes, les sphaignes, qui produisent des litières difficilement
 233 dégradables, dite récalcitrantes, par rapport à celles produites par les végétaux vas-
 234 culaires (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La vitesse de décomposition relative entre
 235 les différentes espèces de sphaignes est mal connue (Cornelissen *et al.*, 2007). Des dif-
 236 férences ont été observées entre espèces pour les parties jeunes de la plante, mais la
 237 différence est moindre pour les parties plus anciennes (Limpens et Berendse, 2003).

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

238 Biodiversité dans les tourbières

239 Les tourbières sont le siège d'une biodiversité importante et spécifique, avec en
240 premier lieu les sphaignes qui en plus de produire des litières récalcitrantes ont d'autres
241 spécificités : Ces bryophytes, ces mousses sont des espèces dites ingénierues, capables
242 de modifier l'environnement dans lequel elles vivent afin de l'adapter à leurs besoins.
243 Les sphaignes sont ainsi capables d'abaisser le pH, de capturer des nutriments et de les
244 séquestrer et ce même quand elles n'en ont pas besoin afin d'empêcher d'autres espèces
245 notamment vasculaire d'en profiter. Plus précisément, le fait que les sphaignes captent
246 les nutriments via leur capitulum leur permet d'intercepter les nutriments avant qu'ils
247 ne soient captés par d'éventuelles racines positionnées plus bas ([Malmer *et al.*, 1994](#);
248 [Svensson, 1995](#)). Ces écosystèmes abritent par ailleurs une grande variétés de plantes, de
249 micro-organismes (bactéries et champignons) et d'animaux (insectes, vers, amphibiens,
250 oiseaux...).

251 Autres fonctions environnementales

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

257 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

262 Les contraintes anthropiques

263 Les interactions entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières
264 en particulier remonte probablement à l'aube de l'humanité. Des chemins de rondins
265 néolithique aux crannogs de l'époque romaine ([Buckland, 1993](#)), de grandes décou-
266 vertes archéologiques ont été faites dans les écosystèmes tourbeux témoins d'époques
267 révolues. L'utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt,
268 mais c'est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir en
269 terres agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant une
270 récolte industrialisée de la tourbe, a développé son utilisation comme combustible. En-
271 fin depuis le milieu du 20^e une part importante de ces écosystèmes ont été drainé pour
272 développer la sylviculture. Aujourd'hui l'exploitation principale de la tourbe est liée à
273 son utilisation comme substrat horticole ([Lappalainen, 1996](#); [Chapman *et al.*, 2003](#)).
274 Ces utilisations nécessitant souvent le drainage des écosystèmes, notamment pour pou-
275 voir y faire rouler des engins mécanisés, les ont fortement perturbés. Aujourd'hui la
276 surface de tourbières altérée est estimée à 500 000 km² environ, principalement du fait
277 de leur reconversion pour l'agriculture et la sylviculture ([Tableau 1.2](#)). En France, suite
278 à leur utilisation, principalement agricole, la surface des tourbières a été par deux entre
279 1945 et 1998, passant de 1200 km² à 600 km² ([Lappalainen, 1996](#); [Manneville, 1999](#)).

280 Ces écosystèmes ont donc été et sont encore perturbés par différentes activités
281 humaines. Malgré tout leur importance est connue et elles sont l'objet de nombreuses
282 actions de préservation et/ou de réhabilitation.

283 Les contraintes climatiques

284 Comme nous l'avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s'est majori-
285 tairement constitué pendant l'Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
286 influencés par le climat, et leur développement n'a pas été linéaire sur ces douze derniers
287 milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très impor-
288 tant au début de cette période ([Smith *et al.*, 2004](#); [MacDonald *et al.*, 2006](#); [Yu *et al.*,](#)
289 [2009](#)). Plus particulièrement entre il y a 12 000 et 8000 ans période pendant laquelle

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

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 que 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, 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 dans les hautes latitudes, semble plus important pendant l'hiver et l'automne, et tendrait donc à la minimiser ([Christensen et al., 2007](#)). Les effets directs attendus du réchauffement dans 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 zone 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 sou-

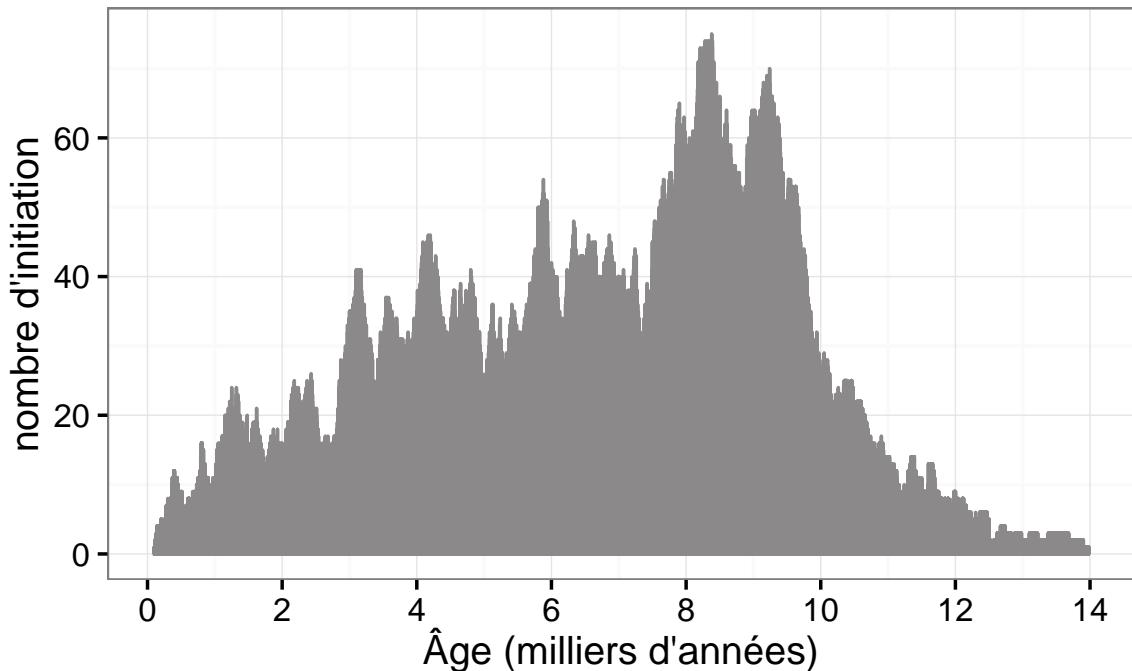


FIGURE 1.4 – Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l’holocène. Modifié d’après ([MacDonald et al., 2006](#))

³¹¹ mises à des contraintes fortes qu’elles soient anthropiques ou climatiques. Afin de mieux
³¹² cerner le devenir de ce carbone, l’étude de ces écosystèmes, des flux de carbone qu’ils
³¹³ échangent avec l’atmosphère, est une nécessité.

³¹⁴ 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs ³¹⁵ contrôlants

³¹⁶ Cette partie s’attache à décrire les GES et leurs liens avec les tourbières, les flux de
³¹⁷ carbone et des processus qui y sont liés, puis facteurs contrôlants ces flux à l’échelle des
³¹⁸ processus jusqu’aux individus et communautés (nécessaire afin de pouvoir appréhender
³¹⁹ correctement ces flux à des échelles plus large), les facteurs contrôlant à l’échelle de
³²⁰ l’écosystème (colonne de tourbe, site complet) et enfin les bilans de carbone.

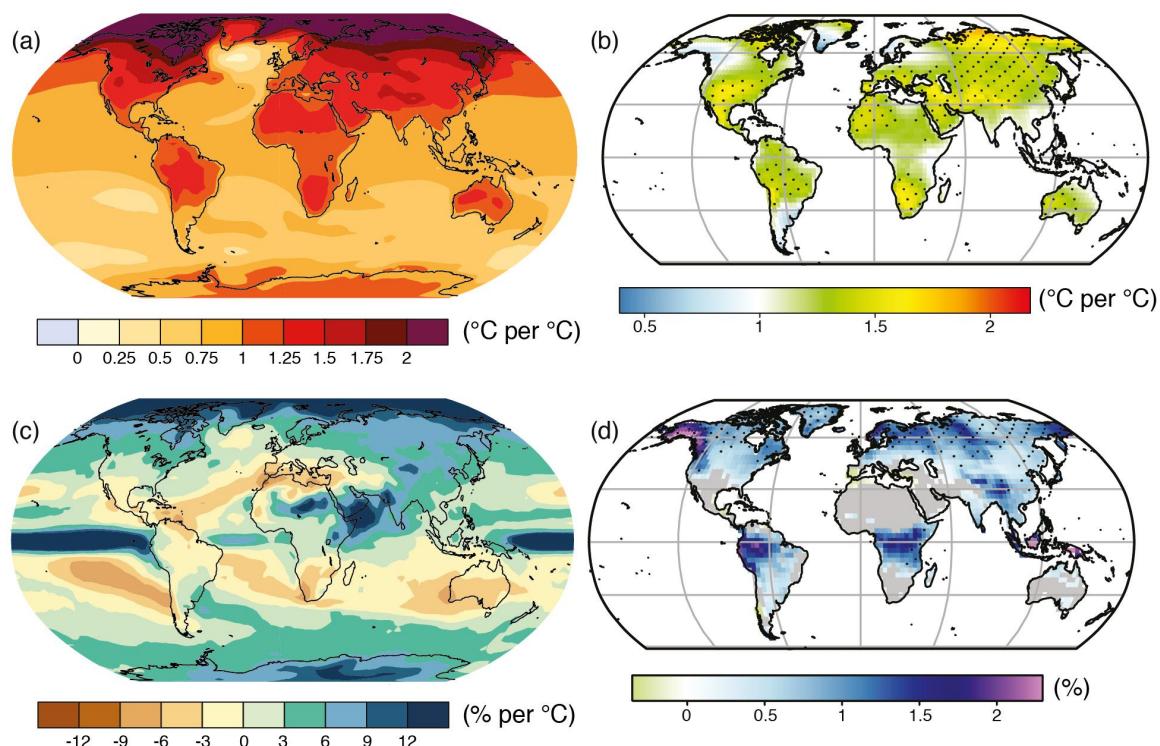


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement 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](#)).

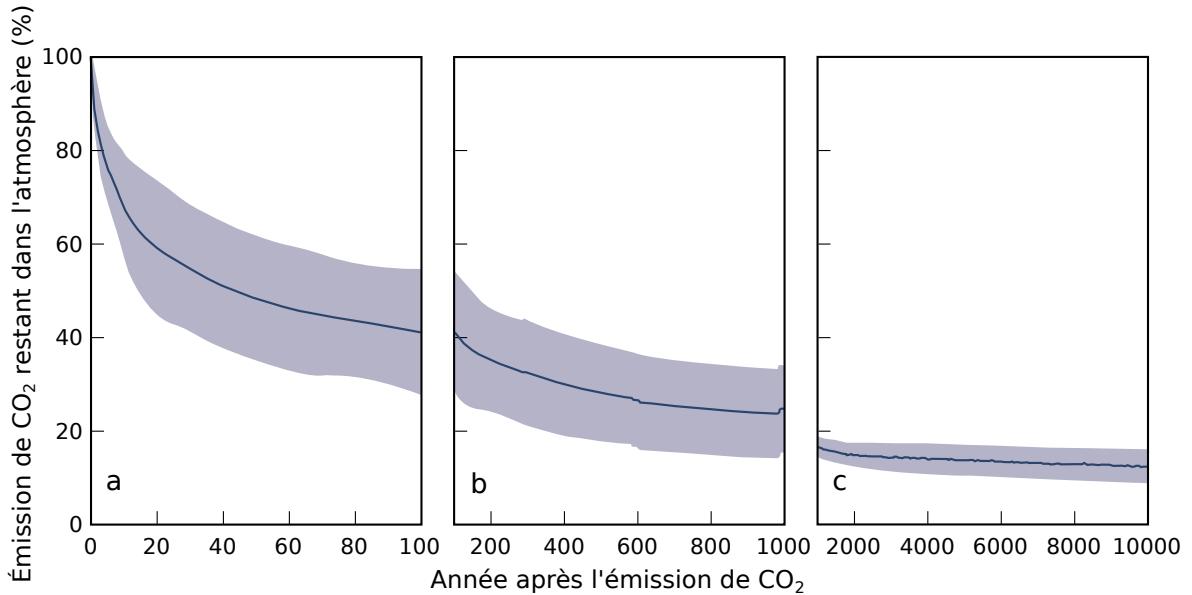


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

³²¹ 1.2.1 GES et Tourbières

³²² Dans l'atmosphère le carbone est principalement présent dans l'atmosphère sous
³²³ forme de dioxyde de carbone (CO₂) et de méthane (CH₄).

³²⁴ La concentration en CO₂ dans l'atmosphère fluctuait avant l'ère industrielle entre
³²⁵ 180 et 290 ppm⁶. En 1750 au début de l'ère industrielle sa concentration était de
³²⁶ 280 ppm environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd'hui (moyenne an-
³²⁷ nuelle en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). Différents processus permettent d'extraire du CO₂
³²⁸ de l'atmosphère, la photosynthèse, la dissolution du CO₂ dans l'océan et enfin l'altéra-
³²⁹ tion de silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s'effectuent
³³⁰ avec des échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de CO₂, il
³³¹ ne reste que 40 % de cette émission après 100 ans, mais il reste toujours plus de 20 %
³³² après 1000 ans et plus de 10 % après 10 000 ans (Joos *et al.*, 2013; Ciais *et al.*, 2014)
³³³ (Figure 1.6).

³³⁴ La concentration en méthane de l'atmosphère est estimée à 350 ppb⁷ il y a 18 000 ans

6. Partie par million

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

environ lors de la dernière glaciation, à 720 ppb en 1750, et à 1800 ppb aujourd’hui (ou plutôt en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). À l’inverse du CO₂ sa durée de vie dans l’atmosphère est limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012). Malgré cela son potentiel de réchauffement global⁸ (PRG) est important notamment à court terme, 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 pour 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 sous la forme de CO₂, assimilé lors de la photosynthèse. Principalement par les végétaux supérieurs, 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 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

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

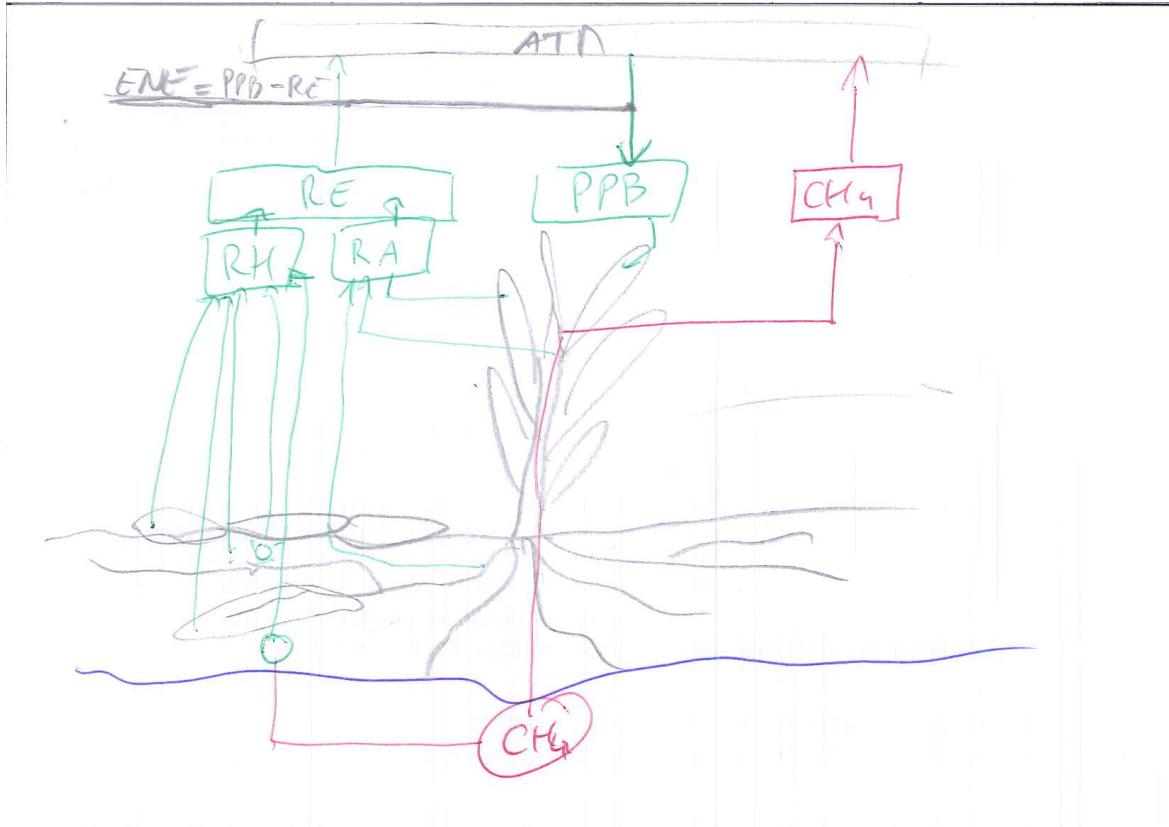


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

³⁵⁹ chimiosynthèse, mais leur importance est moindre.

³⁶⁰ On définit la **Production Primaire Brute** (PPB), *Gross Primary Production*,
³⁶¹ (*GPP*) en anglais comme :

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières
³⁶² organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux
est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

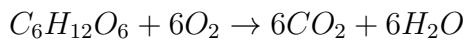
³⁶³ Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à envi-
³⁶⁴ ron 500 gC m^{-2} (Francez, 2000). La strate muscinale pouvant jouer/participer/produire
³⁶⁵ jusqu'à 80 % de la production primaire (Francez, 2000). Cette production primaire n'est
³⁶⁶ pas particulière élevée (**Réf needed**) et c'est en fait la faible décomposition des ma-
³⁶⁷ tières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone.

³⁶⁸ Il n'y a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres.
³⁶⁹ 90 % du CH₄ présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux

370 hydroxyles, cette réaction à lieu majoritairement dans la troposphère.

371 De l'écosystème à l'atmosphère

372 Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples.
373 D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO₂ et le CH₄, éventuellement
374 du N₂O. Le processus majeur est la production de CO₂ par respiration qui au niveau
375 cellulaire, peut être écrite sous la forme :



376 Mais certains de ces gaz peuvent être produit par différentes sources, ainsi le CO₂
377 est produit par différents processus dont la respiration aérobie (le plus gros contribu-
378 teur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou
379 encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO₂, sont re-
380 présentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique là, ou plutôt, les respirations
381 sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle
382 de feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**⁹. De
383 l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**¹⁰, la respiration de la
384 rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières
385 et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH₄ par les
386 organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

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

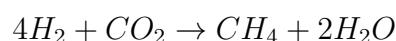
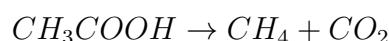
388 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration
389 du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la

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

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

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 montre ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE Lohila *et al.* (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 des flux de CH₄ mesurés dans les tourbières s'étendent de 0 à plus 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), 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 méthanolotrophes. 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

à 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 décrit 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 inclue la colonne de tourbe, le mé-

socosme, en tant que partie d'un ensemble plus vaste, en tant que sous-écosystème.

Elle inclue 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

décrit précédemment sont fonction de la température. Cette relation est connue depuis

longtemps. Elle 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 jouer sur ces flux. La

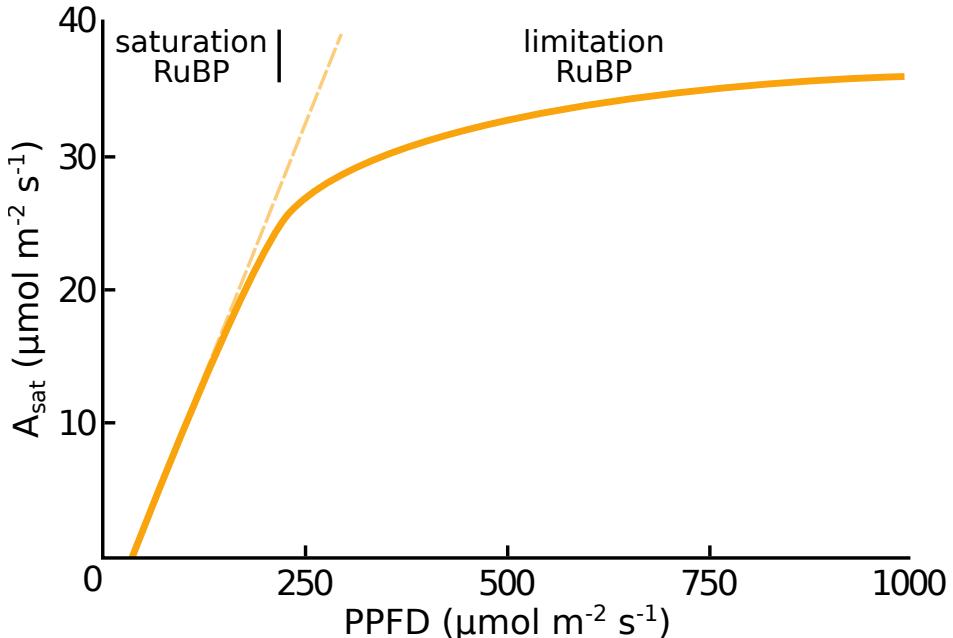


FIGURE 1.8 – todo, modifié d’après Long et Hällgren (1993)

⁴³⁷ végétation également que ce soit de façon directe comme siège de la photosynthèse ou
⁴³⁸ indirecte, en fournissant des nutriments de son vivant à travers les exsudats racinaires,
⁴³⁹ ou à sa mort en devenant litière.

⁴⁴⁰ La photosynthèse

⁴⁴¹ À l’échelle d’espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosyn-
⁴⁴² thèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité
⁴⁴³ de carbone assimilée augmente d’abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant
⁴⁴⁴ d’être limitée par la régénération d’une enzyme, la Rubisco¹¹, nécessaire à la fixation
⁴⁴⁵ du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l’assimilation, que ce soit la pente initiale de la
⁴⁴⁶ partie linéaire, ou l’assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de
⁴⁴⁷ l’espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la
⁴⁴⁸ photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de
⁴⁴⁹ ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par une
⁴⁵⁰ équation d’Arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée
⁴⁵¹ (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l’eau va également

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

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

452 influer sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à
453 l'eau. [Wagner et Titus \(1984\)](#) montrent par exemple que deux espèces de sphagnes
454 ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les gouilles étant
455 plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales dif-
456 férentes, lors de ré-végétalisation de deux tourbières, [Robroek et al. \(2009\)](#) montre que
457 différentes espèces de sphagnes vont se développer de façon optimale à différents ni-
458 veaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille
459 est également mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire
460 (Figure 1.9). Cette variabilité de la productivité primaire est également visible entre
461 différentes communautés végétales. Les bryophytes n'ont pas la même productivité pri-
462 maire que les graminées ou que les arbustes ([Moore et al., 2002](#) dans [Rydin et Jeglum,](#)
463 [2013b](#)). Toujours à cette échelle, le niveau de la nappe va également contraindre la
464 teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint géné-
465 ralement la surface tant que le niveau de la nappe ne descend pas en dessous de 30 à
466 40 cm ([Laiho, 2006](#)). La hauteur du niveau d'eau va influer sur le bien-être des diffé-
467 rentes communautés végétales. Un niveau d'eau important risque de diminuer l'accès
468 de la végétation vasculaire à l'oxygène par leur racines et aux substrats tandis qu'il
469 sera propice au développement de sphagnes. À l'inverse un niveau d'eau faible risque
470 de faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des bryo-
471 phytes (**Réf needed**). Cette compétition entre espèces va déterminer, à long terme,
472 l'évolution des communautés et donc jouer sur la PPB. Sur cet aspect [Gornall et al.](#)
473 ([2011](#)) montre que les effets des mousses sur les plantes vasculaires sont en partie po-
474 sitifs et en partie négatifs et que leur «effet net» peu varier, notamment en fonction
475 de l'épaisseur de la strate muscinale. La composition des communautés végétales va
476 donc influer sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce potentiel qui peut
477 varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans lesquelles il
478 se trouve ([Moore et al., 2002](#)).

479 À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain, ces facteurs, la température, la végéta-
480 tion, le niveau de l'eau, covariant et rendent la discrimination de leurs effets respectifs

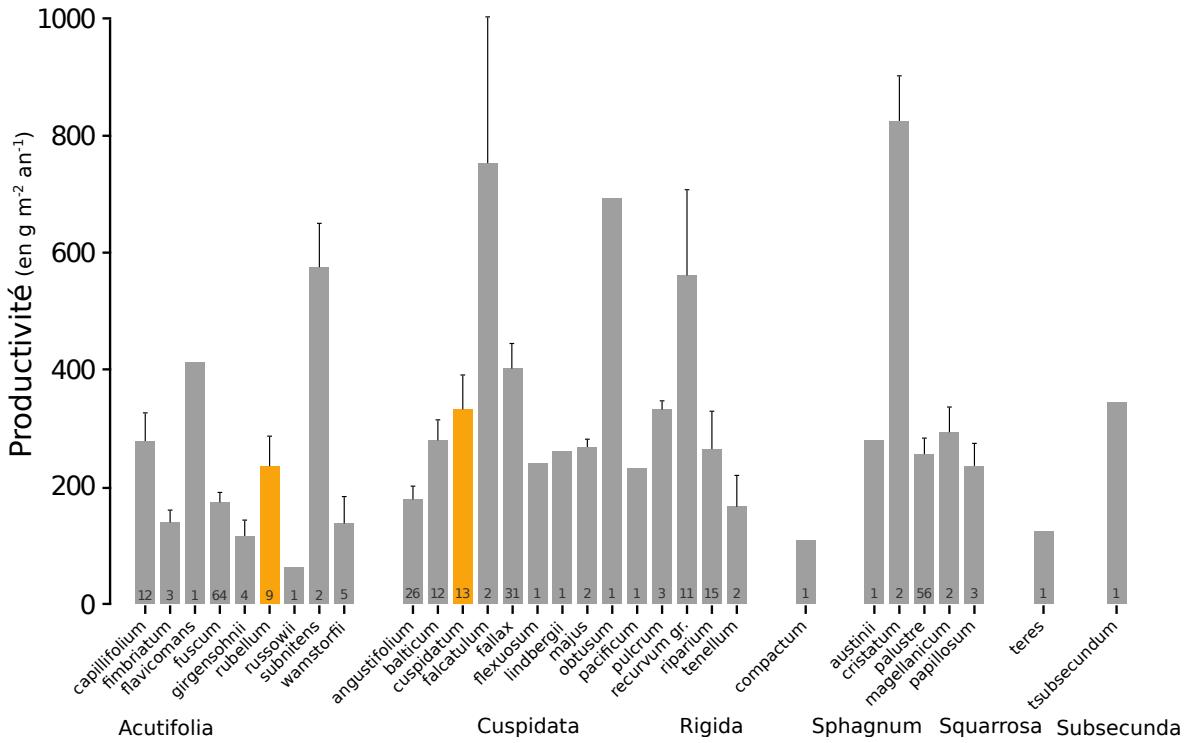


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphaignes en $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. modifié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

difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de temps considérée, jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs n'est pas anodin, Munir *et al.* (2015) isolent également 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

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

495 stress hydrique important, conduira également à une augmentation de la PPB ([Strack](#)
496 [et Zuback, 2013](#)). Pour un gradient de niveau de nappe qui augmente dans une tour-
497 bière de haut-marais, [Weltzin et al. \(2000\)](#) montent une diminution de la productivité
498 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un
499 gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est
500 pas affectés tandis que celle des graminées augmente. Un opposition similaire est éga-
501 lement relevé concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de
502 les réchauffer. Ces dernières voient leur productivité diminuer dans la tourbière de
503 haut-marais et augmenter dans la tourbière de bas-marais. Les effets du niveau de
504 la nappe peuvent donc être variables selon les communautés végétales et le contexte
505 (l'écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

506 La RE

507 La respiration, au sens de la réaction biochimique telle que décrite par l'équa-
508 tion [1.2.2](#) est catalysée par la température. Cette réaction est limitée par la quantité
509 de substrat et la présence d'oxygène. Dans les tourbières la limitation en substrat n'a
510 de sens que vis-à-vis de communautés spécifiques. Les substrats facilement utilisable,
511 typiquement les sucres peuvent devenir limitant (**Réf needed**). La tourbière n'est
512 qu'un tas de substrat de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur, plus les
513 substrats sont facilement utilisable plus leur utilisation est rapide est plus ils risquent
514 de devenir limitant. Inversement moins les substrats sont dégradables plus leur utili-
515 sation est lente et plus ils s'accumulent. Mais l'accès à l'oxygène rendu difficile par les
516 hauteurs élevées du niveau de la nappe est prépondérant (**Réf needed**). La qualité du
517 substrat (la facilité qu'il aura à être dégradé) va donc jouer sur la vitesse de respiration)
518 Par ailleurs, la photosynthèse en libérant des substrat, les exsudats racinaires, permet
519 influe également sur la respiration.

520 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corré-
521 lation positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977; Raich et](#)
522 [Schlesinger, 1992; Luo et Zhou, 2006b](#)). Cependant la diversité cumulée des proces-

523 sus, communautés et des conditions environnementales qui joue sur la respiration, font
 524 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Malgré tout, la majorité d'entre-elles
 525 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi
 526 dans les tourbières, des études de terrain ont montré que dans des conditions plus
 527 chaude, mais également plus sèche étant donné que ces deux conditions sont diffi-
 528 cilement séparable sur le terrain, la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#);
 529 [Cai et al., 2010](#); [Ward et al., 2013](#)). Des études à base de mésocosmes¹² prélevés sur
 530 le terrain ont également montré la relation entre les variation de RE et celle de la
 531 température([Updegraff et al., 2001](#); [Weedon et al., 2013](#)).

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

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

540 l'ENE

541 À l'échelle de l'écosystème et selon les méthodes employées le CO₂ est parfois étudié
 542 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 par l'écosystème, calculée comme dif-
 543 férence entre la Photosynthèse Primaire Brute et la Respiration de l'éco-
 système (ENE=PPB-RE). Ce flux est exprimé en quantité de carbone
 par unité de surface et de temps.

12. définition méso

13. zone du sol impacté par les racines

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

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

546 Les facteurs contrôlants l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB
547 et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à
548 vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à
549 la nature de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut parfois est
550 contrôlé majoritairement soit par la PPB soit par la RE soit par les deux. Par exemple,
551 une baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de
552 l'ENE. Cependant certains attribuent cette baisse à une augmentation de la Respiration
553 (Alm *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008) quand d'autres l'attribuent à une diminution de la
554 photosynthèse (Sonnenstag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014). Enfin certain observent un
555 effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution de la photosynthèse
556 (Strack et Zuback, 2013). Lund *et al.* (2012) montrent également que sur un même site
557 une baisse du niveau de la nappe 2 années différentes entraînera une baisse de l'ENE
558 dans les 2 cas, mais que dans l'un des cas cette baisse est contrôlée par un augmentation
559 de la respiration et dans l'autre cette baisse est contrôlée par une diminution de la
560 photosynthèse. Enfin de façon un peu plus isolée Ballantyne *et al.* (2014) ne notent
561 pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur l'ENE car l'augmentation de la
562 respiration est compensée par une augmentation de la photosynthèse. La réponse du
563 CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la nappe n'est donc pas triviale.

564 Le CH₄

565 La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de
566 dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la disponibilité de ces substrats (Segers,
567 1998). L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, étha-
568 nol) tend à augmenter les émissions de CH₄ (Coles et Yavitt, 2002). Le niveau de la
569 nappe est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement plus le niveau
570 est important plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les

14. Attention cependant, certains papiers changent cette convention

571 émissions sont fortes ([Pelletier et al., 2007](#)). Par contre une augmentation du niveau
572 de la nappe au dessus de la surface peut conduire à une diminution des émissions de
573 CH₄ ([Bubier, 1995](#)). [Pelletier et al. \(2007\)](#) montent également que les flux sont plus
574 important lorsque le CH₄ est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus particu-
575 lièrement des carex. Ce lien avec la végétation est la conséquence d'une adaptation de
576 certaines espèces aux conditions de saturations en eau qui peuvent faciliter l'échange
577 de gaz entre l'atmosphère et l'écosystème grâce à un espace intercellulaire agrandit,
578 l'Aerenchyme ([Rydin et Jeglum, 2013a](#)). Enfin la **température** joue généralement un
579 rôle important, augmentant la vitesse de production. La sensibilité à la température de
580 la production de CH₄ varie selon le processus considéré et la communauté de métha-
581 nogènes associés ([Segers, 1998](#)). La température peut également faciliter le transport
582 du CH₄ par ébullition ou via la végétation ([Lai, 2009](#)).

583 Pour résumer, à l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influer sur différents
584 flux mais un facteur peut également influer sur un flux de différentes façons. Parmi ces
585 facteurs, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de CO₂ et de CH₄ reste difficile à
586 prédire. Il contrôle la proportion des zones oxiques et anoxiques de la colonne de sol et
587 donc la proportion de CO₂ et de CH₄ produit. Il influe également sur la végétation, que
588 ce soit à court terme (stress hydrique), ou à long terme (changement de communautés
589 végétales). Le niveau de la nappe, s'il monte, peut par exemple augmenter ou diminuer
590 la PPB, selon sa hauteur de départ et la végétation présente sur le site. Pour un même
591 niveau moyen, il semble également que plus la variation du niveau est importante plus
592 les flux seront fort (lesquels (**Réf needed**)). Des effets de chasse ont également été
593 observés après simulation d'événements pluvieux. La question du niveau de la nappe
594 est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre [4](#).

595 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

596 Si l'étude d'un facteur spécifique, comme l'hydrologie, est nécessaire afin de mieux
597 comprendre son fonctionnement spécifique. L'étude d'un écosystème dans son ensemble
598 l'est tout autant si l'on souhaite intégrer toute sa complexité naturelle. Le fonctionne-

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

599 ment naturel d'une tourbière active, tend à piéger du CO₂ atmosphérique dans l'éco-
600 système, dans la tourbe. Ce fonctionnement vient de ce que les entrées de carbone, la
601 PPB, sont plus importantes que les sorties, CO₂, CH₄. Ce déséquilibre entre les flux de
602 carbone, ce bilan, s'il est positif indique que l'écosystème fonctionne comme un puits
603 de carbone, tandis que s'il est négatif il fonctionne comme une source.

604 Par convention, dans ce document les flux (RE, PPB et F_{CH₄}) sont exprimés en
605 valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans seront établis
606 en prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème est
607 compté positivement et le carbone sortant négativement. Les flux RE et F_{CH₄} seront
608 donc comptés négativement et la PPB positivement. Par la suite l'abréviation PPB et
609 le mot photosynthèse seront employés de façon inter-changeable de même que RE et
610 respiration et se rapportera à ces flux tels que définis dans les encadrés précédents, sauf
611 mention contraire.

612 L'étude de ce bilan dans les tourbières est généralement faite soit en étudiant l'ar-
613 chive tourbeuse, pour un bilan à long terme des années passées, soit par l'étude contem-
614 poraine des flux.

615 **Approche archive et temps long**

616 L'approche permettant de calculer le bilan de carbone passé d'une tourbière à l'aide
617 son archive tourbeuse consiste à estimer des vitesses d'accumulation de la tourbe en da-
618 tant des colonnes de tourbe et en mesurant la quantité de carbone qu'elles contiennent.
619 Cette méthode permet d'étudier la fonction puits sur des temps long (derniers millé-
620 naires) et de lier d'éventuels changements dans les vitesses d'accumulation à des fac-
621 teurs environnementaux. Elle est souvent décrite à l'aide de l'acronyme anglais LORCA,
622 pour vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme (*LOng-term apparent*
623 *Rate of Carbon Accumulation*). Cette approche conduit généralement à des vitesses
624 d'accumulation comprises entre 10 et 30 gC m⁻² an⁻¹ (Figure 1.10). Ces valeurs, ex-
625 primées dans la même unité que les bilans de carbone contemporains, doivent être
626 comparées avec précaution avec ces derniers. En effet elles comprennent, à l'inverse des

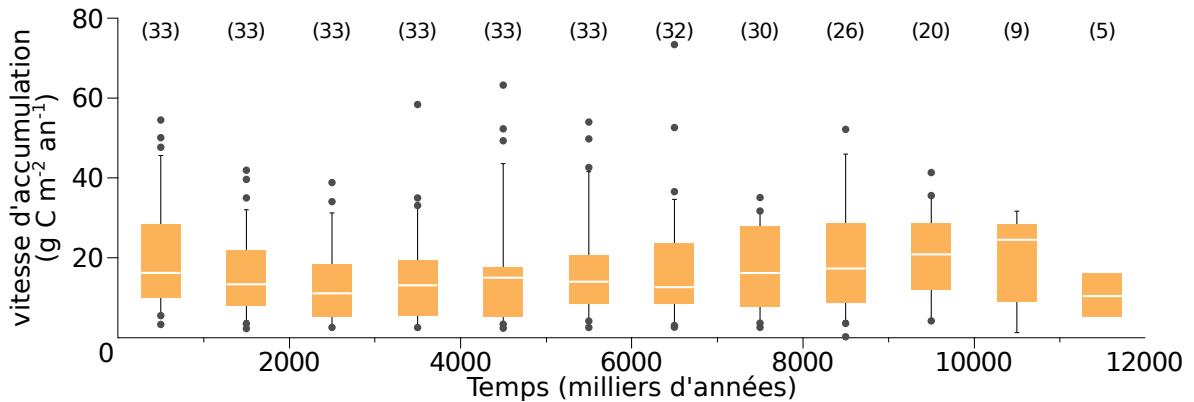


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après Yu *et al.* (2009)

627 bilans contemporains, des milliers d’années de décomposition du carbone en profon-
 628 deur, et ont donc des vitesses d’accumulation sous-estimées relativement à ces bilans
 629 (Yu *et al.*, 2009). Selon l’échelle temporelle considérée, peut-être serait-il plus judicieux
 630 de dire que les bilans contemporains sont sur-estimés.

631 Bilans de carbone contemporains

632 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en esti-
 633 mer les flux actuels de carbone entrant et sortant. Les flux principaux dans le bilan de
 634 carbone d’une tourbière ont d’ors et déjà été décrits. Il s’agit de la PPB, de la RE et du
 635 flux de CH₄. Cependant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique
 636 dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dis-
 637 sout (CID), de Composés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbon (CO)
 638 (Chapin *et al.*, 2006). Ils seront considérés comme négligeable, à l’exception du COD.
 639 On défini donc le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème comme :

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

640 Avec :

- 641 — ENE : Échange Net de l’Écosystème
- 642 — PPB : Production Primaire Brute

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

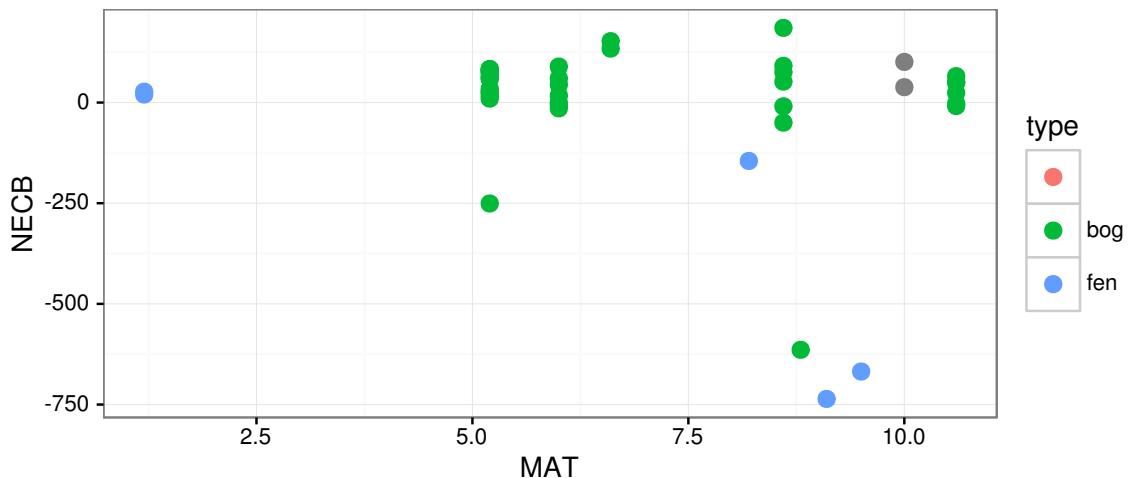


FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle

643 — RE : Respiration de l'Écosystème

644 — F_{CH_4} : Flux de Méthane

645 — F_{COD} : Flux de Carbone Organique Dissout

646 Dans les tourbières, les flux de CO_2 sont généralement les plus importants puis les

647 flux de CH_4 et/ou de COD et enfin les flux de COP ([Worrall et al., 2009; Koehler](#)

648 [et al., 2011](#)). Majoritairement réalisée dans des tourbières de haut-marais, les bilans de

649 carbone présent dans la littérature montre généralement des écosystèmes dont le bilan

650 de carbone est comprise entre 100 et $-100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le stockage

651 de carbone ($\text{NECB} > 0$) ne dépasse que peu de ces valeurs, le déstockage (NECB

652 < 0) peut être beaucoup plus important avec des émissions de carbone de plus de

653 $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone ont été fait dans les tourbières en dessous

654 de 50° de latitude (le nord de la France approximativement). Le comportement de ces

655 tourbières les plus au sud reste peu connu par rapport à celles situées à des latitudes

656 plus hautes (en Europe) ou dans des climats plus froid (au Canada).

657 **1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux**

658 **Mesure des flux de gaz**

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

662 De façon générale les méthodes de chambre consiste à placer une enceinte, que
663 l'on appelle chambre, sur une zone de l'écosystème dont ou souhaite mesurer les flux.
664 Ces chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le gaz
665 à l'intérieur de la chambre à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans ce
666 cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur.
667 Elles peuvent également être dynamique, lorsqu'un système de pompe, permettant
668 notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le
669 système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord
670 les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent
671 une différence de concentration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre
672 non. Cette méthode nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite
673 les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du
674 gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du
675 gaz dans un analyseur externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent
676 également l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un
677 système de pompe ne soit présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la
678 chambre, soit des prélèvements sont fait à intervalles réguliers puis analysés par la
679 suite en chromatographie gazeuse.

680 Il faut noter que les dénominations anglaises de ces méthodes doit faire l'objet
681 d'une attention particulière. *Closed chamber* par exemple est parfois utilisé pour se
682 référer à l'état ou non d'équilibre, comme défini dans ce document, mais parfois égale-
683 ment pour désigner les méthodes de chambre sans système de flux ce qui peut prêter
684 à confusion ([Pumpanen 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* ([Lington 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 chambre fermées ont, par principe, une variation des concentrations en gaz, qui si elle est très importante peu 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 nombreuses situations. D'autres méthodes plus globales existent comme les méthodes micrométéorologiques, 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 onéreuses et plus 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 fait à l'aide de 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](#)

713 *et al., 2006; Karki et al., 2015).*

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

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

722 1.3 Objectifs du travail

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

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

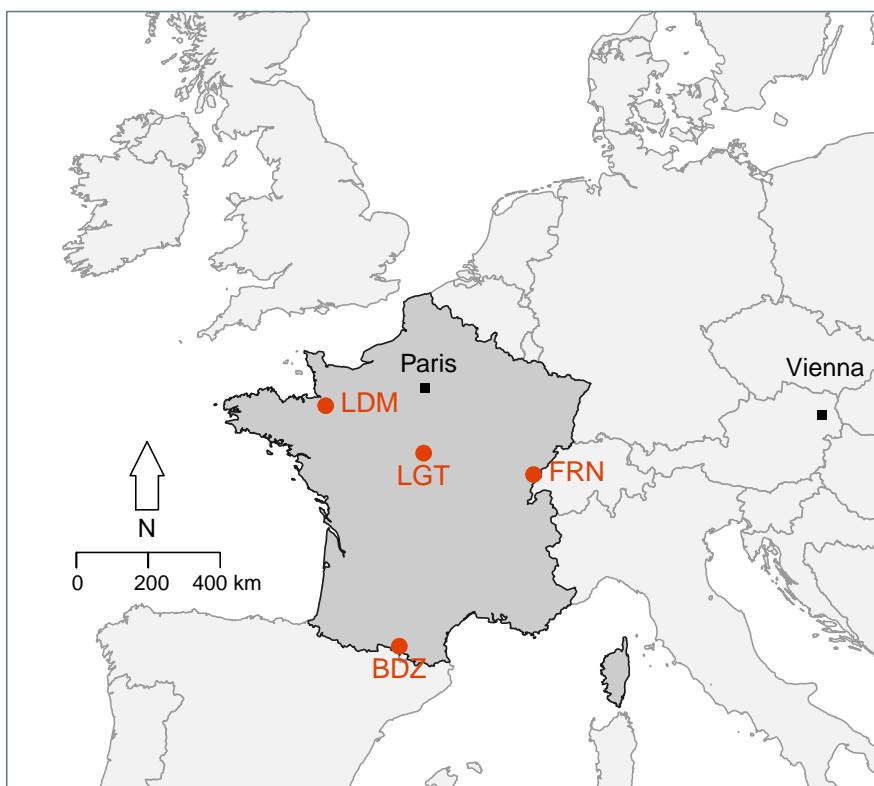
⁷³⁹ 2 Sites d'études et méthodologies employées

⁷⁴⁰

⁷⁴¹	2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
⁷⁴²		
⁷⁴³	2.2 Autres sites du service national d'observation	47
⁷⁴⁴		
⁷⁴⁵	2.3 Mesures de flux de gaz	48
⁷⁴⁶	2.3.1 Les mesures de CO₂	48
⁷⁴⁷	2.3.2 Les mesures de CH₄	50
⁷⁴⁸	2.3.3 Le calcul des flux	52
⁷⁴⁹	2.4 Facteurs contrôlants	52
⁷⁵⁰	2.4.1 acquisitions automatisées	52
⁷⁵¹		

2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

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



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

FIGURE 2.1 – Site d'études SNOT

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

764 est de 80 cm avec des maximums locaux atteignant 180 cm. La tourbière de La Guette
765 est probablement topogène, formée par l'accumulation d'eau de pluie dans une cuvette
766 imperméabilisée par une couche d'argile issue d'alluvions de la rivière du même nom
767 (La Guette) (**Réf needed**). Les précipitations annuelles moyennes sur le site sont de
768 880 mm et les températures moyenne annuelle de 11 °C. L'eau du site à une conductivité
769 généralement inférieure à $80 \mu\text{S m}^{-2}$ et un pH compris entre 4 et 5. Ces caractéristiques
770 classe la tourbière parmi les tourbières minérotrophes pauvres en nutriments (*poor fen*).
771 Les datations effectuées sur le site permettent de dire que les premiers dépôts tourbeux
772 remontent à environ 5 à 6000 ans.

773 Le site a subi un certain nombre de perturbations au cours de son existence. D'abord
774 la construction, avant 1945, d'une route, la D 926 , qui coupe l'extrémité sud de la
775 tourbière favorisant son drainage. Le site a également subi un incendie en 1976. En
776 1979 des pins noirs (*Pinus nigra*) sont plantés au nord du site. Enfin 2008 le récurage
777 du fossé de drainage bordant la route semble entraîner une augmentation significative
778 des pertes d'eau du système.

779 Ces perturbations, ou au moins une partie d'entre elles, ont probablement favorisé
780 l'envahissement du site par une végétation vasculaire, notamment arborée et composée
781 de pins (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula verrucosa* et *pubescens*). [Viel et al.](#)
782 (2015) a pu calculé, grâce à l'étude de photos aérienne, la vitesse de fermeture du site,
783 entre 1945 et 2010, estimée à $2020 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$ avant l'incendie de 1976 et à $3469 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$
784 après. La tourbière est également envahie de façon importante par la molinie bleue
785 (*Molinia caerulea*) de la famille des *Poaceae* (Figure 2.3c). Leur présence favorisant la
786 dégradation des matières organiques ([Gogo et al., 2011](#)). Sont également présentes sur
787 le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières comme les sphaignes,
788 principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*, qui forment des tapis.
789 Un tapis de sphaignes en cours de formation est visible sur la photo 2.3a. Sur cette
790 même photo sont également visible des Linaigrettes à feuilles étroites (*Eriophorum*
791 *augustifolium*), une plante de la famille des *Cyperaceae* caractéristique des marais et
792 des landes tourbeuses ([Rameau et al., 2008](#)). Des bruyères sont également présentes de

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

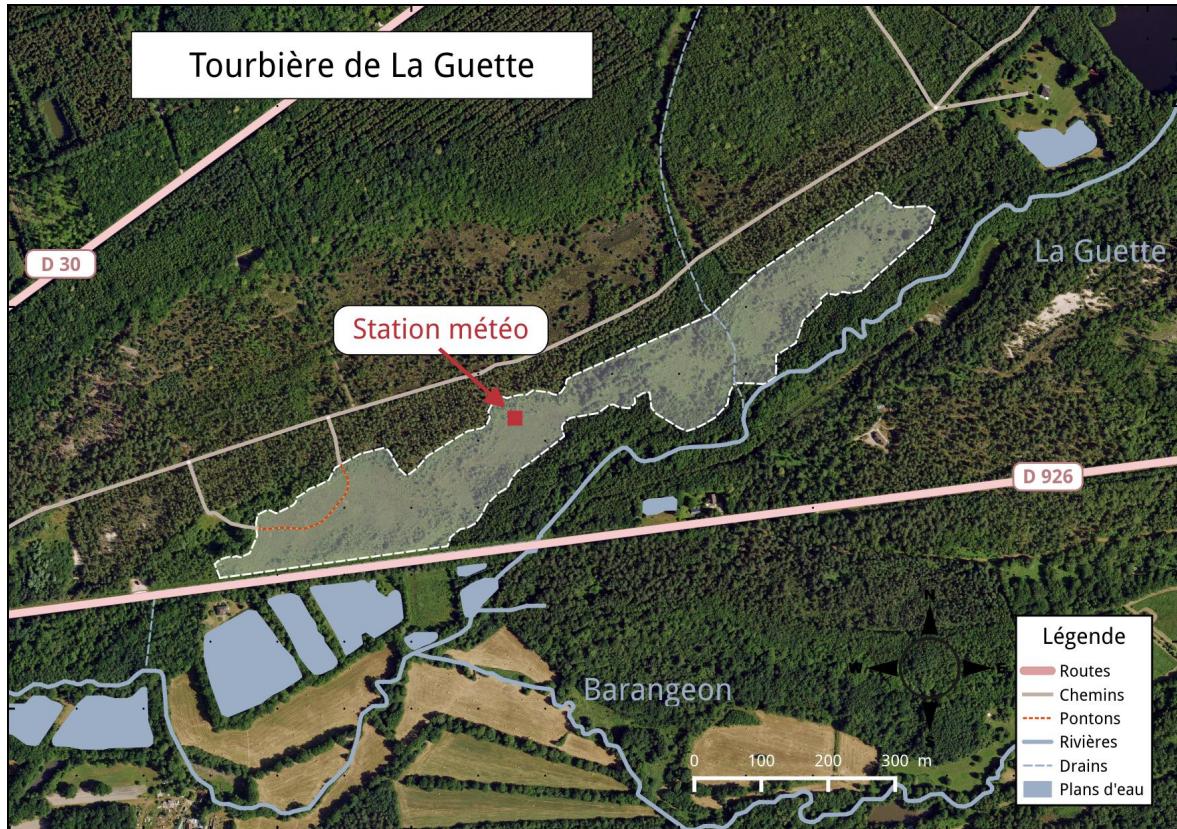


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

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

801 Au cours des dernières années, les précipitations sont relativement différentes avec
802 deux années plus sèches que la moyenne avant 2013 et deux années plus humides en
803 2013 et 2014 (Figure 2.4). On observe également cette dualité vis-à-vis du niveau de
804 la nappe. Avant 2013 les étés sont marqués par des étiages importants avec des baisses
805 du niveau de nappe allant jusqu'à -60 cm en 2012 (Figure 2.5). Après 2013, les étiages
806 sont beaucoup moins importants sur le site (Figure 2.6). Les variations inter-annuelles



(a) *Sphagnum – Eriophorum austifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

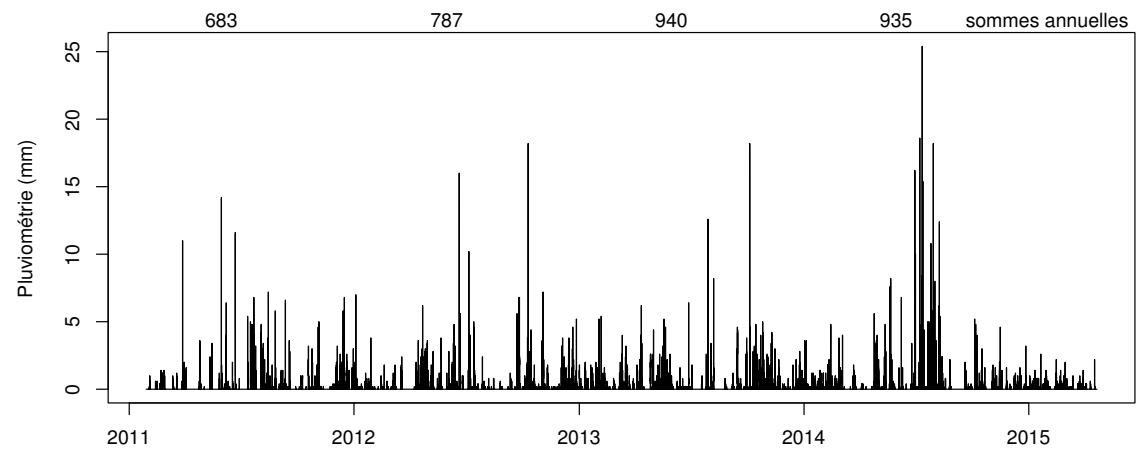


FIGURE 2.4 – Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

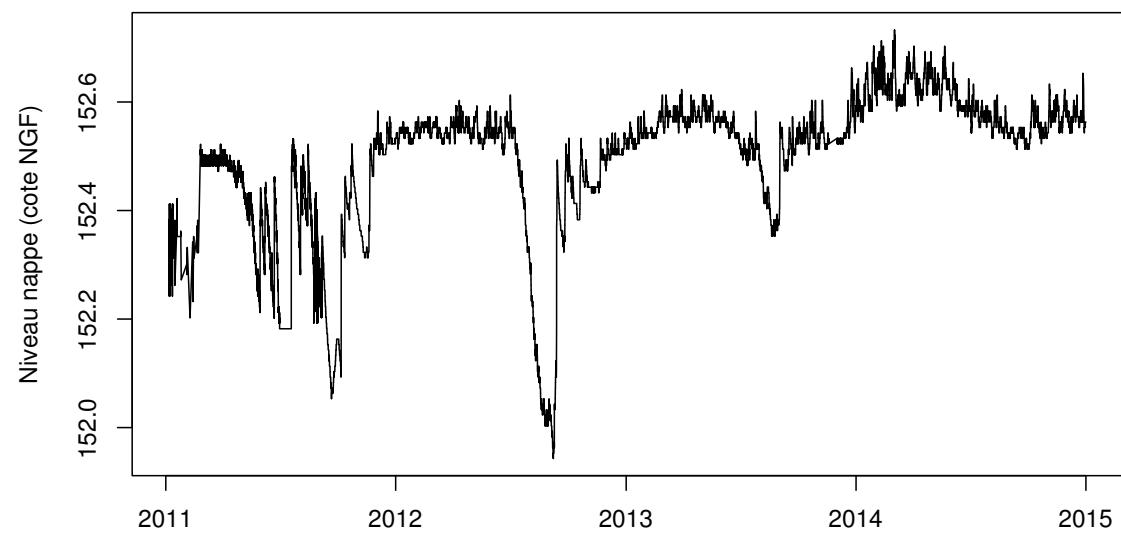


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

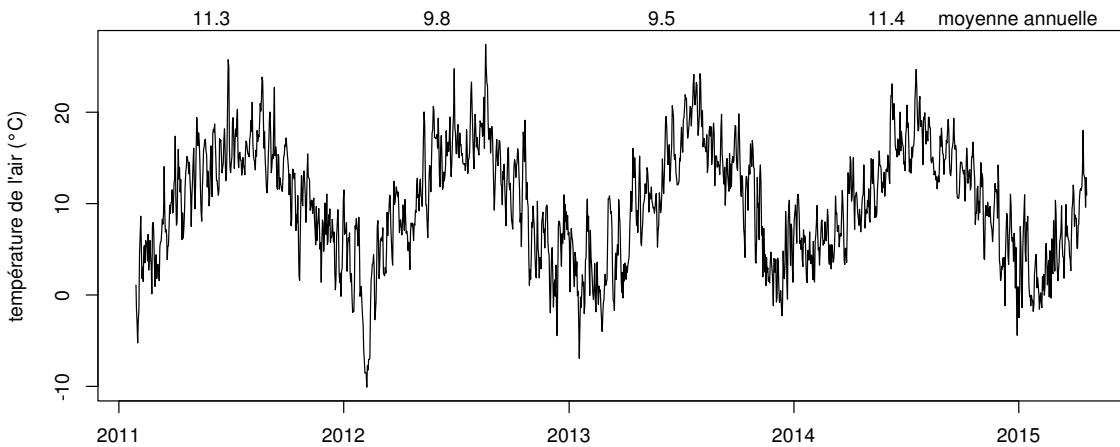


FIGURE 2.6 – Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

⁸⁰⁷ de la température moyenne de l'air semblent moins marquées. L'année 2011 est très
⁸⁰⁸ proche de 2014 avec une température moyenne supérieure à 11 °C. De la même façon
⁸⁰⁹ les années 2012 et 2013 sont très proches avec des températures moyennes inférieures
⁸¹⁰ à 10 °C.

⁸¹¹ 2.2 Autres sites du service national d'obser- ⁸¹² vation

⁸¹³ Bien que moins étudiés, les autres sites du SNOT, Bernadouze, Frasne et Landemara-
⁸¹⁴ rais ont également fait l'objet d'un suivi ponctuel en 2013. La tourbière de Bernadouze
⁸¹⁵ est situé à 1400 m dans les Pyrénées, en Ariège (N 42°48'09", E 1°25'24"). Elle est
⁸¹⁶ relativement petite avec 3,75 ha seulement. La tourbière de Frasne est situé à 840 m
⁸¹⁷ dans le Doubs et s'étend sur une surface de 98 ha. Enfin la tourbière de Landemarais
⁸¹⁸ est située en Ille-et-villaine, à 154 m et s'étend sur 23 ha. les températures annuelles
⁸¹⁹ moyennes sur ces trois sites sont respectivement de 6, 7,5 et 11 °C. les précipitations
⁸²⁰ annuelles étant de 1700, 1400, 870 mm.

2.3. Mesures de flux de gaz

821 Au sein du SNOT et à travers les différentes expérimentations et observations réa-
822 lisées sur les sites, de nombreuses mesures ont été effectuées : des mesures de CO₂ et
823 de CH₄ ainsi que d'un certain nombre de facteurs contrôlant. La méthodologie utilisée
824 pour les mesurer étant transverse aux différentes expérimentations elle sera détaillée
825 dans ce chapitre.

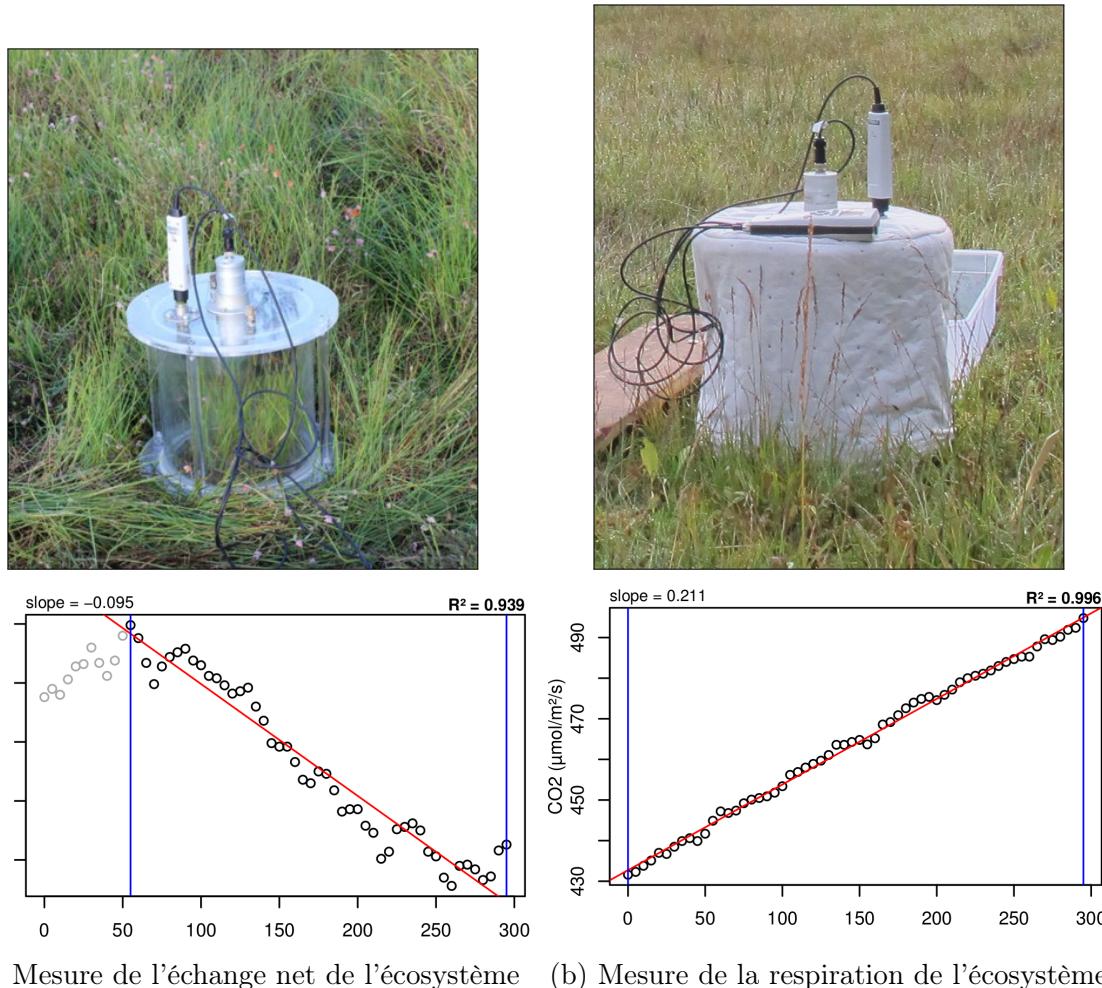
826 2.3 Mesures de flux de gaz

827 2.3.1 Les mesures de CO₂

828 Toutes les mesures de CO₂ présentées par la suite ont été faite avec les mêmes ma-
829 tériels et le même protocole. Les chambres utilisées sont en plexiglass et ont été conçue
830 (LPC2E) et fabriquées (ISTO) au CNRS. Ce sont des chambres transparentes, cylin-
831 drique, de 30 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Les mesures de CO₂ à proprement
832 parler ont été faite à l'aide d'une sonde Vaisala CARBOCAP® GMP 343. La sonde est
833 directement insérée dans la chambre ainsi qu'une sonde Vaisala HUMICAP® HMP 75
834 mesurant d'humidité et la température dans la chambre.

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

840 Pour les raisons détaillée précédemment, la méthode mise en œuvre est celle de
841 la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. la chambre
842 est posée sur l'embase, elle contient l'analyseur de CO₂ qui mesure la variation de
843 la concentration en gaz au cours du temps. Un ventilateur de faible puissance est
844 également présent à l'intérieur de la chambre afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de
845 stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant
846 y être liés. Ensuite l'enregistrement est lancé, avec l'acquisition toutes les 5 s pendant


 FIGURE 2.7 – Mesures de CO₂

847 5 min de la concentration en CO₂, de la température et de l'humidité. La mesure se
 848 déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser le dés-
 849 équilibre avec le milieu extérieur. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement
 850 raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci
 851 notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient
 852 supposer une différence rapidement importante vis-à-vis des conditions extérieures.
 853 Généralement, deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase.
 854 La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE
 855 (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occul-
 856 tant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et
 857 donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

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

2.3. Mesures de flux de gaz

859 de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-
860 bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphaignes
861 gelées, recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire
862 impossible. Enfin selon l'heure de la journée des gradients de concentrations peuvent
863 être présent et augmenter localement les concentrations de CO₂ de façon importante
864 allant jusqu'à saturer la sonde.

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

872 2.3.2 Les mesures de CH₄

873 Les mesures de CH₄ ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires
874 à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l'exception de l'interface avec l'analyseur.
875 La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures,
876 elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en
877 oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. Les mesures
878 de concentration en CH₄ ont été réalisée à l'aide du SPIRIT (Figure 2.8).

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



FIGURE 2.8 – SPIRIT

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

900 2.3.3 Le calcul des flux

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

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

903 Avec :

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

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

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

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

908 T : la température dans la chambre en K

909 V : le volume de la chambre en m³

910 S : la surface occupée par l'embase en m²

911 2.4 Facteurs contrôlants

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

919 2.4.1 acquisitions automatisées

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

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

3 Bilan de C de la tourbière de La Guette

929	3.1 Introduction	56
930	3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
931	3.2.1 Méthodes de mesures	57
932	3.2.2 Modélisation du bilan de C	59
933	3.3 Résultats	64
934	3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière	
935	de La Guette	64
936	3.3.2 Sélection des modèles	69
937	3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle	
938	de l'écosystème	77
939	3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	84
940	3.4 Discussion	86
941	3.4.1 Estimations des flux	86
942	3.4.2 Estimations des bilans	89
943	3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan	89
944	3.4.4 Représentativité locale du modèle	90
945	3.4.5 Variation du bilan avec la végétation	90
946	3.4.6 perspectives	91
947		
948		
949		
950		
951		

952 3.1 Introduction

953 La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un bilan de carbone a été es-
954 timé, se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord comme par exemple en
955 Suède ([Waddington et Roulet, 2000; Peichl et al., 2014](#)), en Finlande ([Alm et al., 1997](#)),
956 au Canada ([Trudeau et al., 2014](#)). Les tourbières situées plus au sud ont fait l'objet
957 de rare estimation de bilan (e.g. tourbière du Jura français par ?). L'étude de ces éco-
958 systèmes présent à la limite sud de leur extension est importante car ils expérimentent
959 des conditions plus extrêmes que les autres qui sans être identiques, peuvent se rap-
960 procher de celles que subiront d'autres écosystèmes tourbeux suite au réchauffement
961 climatique. Par ailleurs, concernant la tourbière de La Guette, ce site est représentatif
962 d'une grande partie des tourbières dans les perturbations qu'elle subie : son drainage
963 et son envahissement par une végétation vasculaire (cf Chapitre 2) Le premier objectif
964 de ce chapitre est donc d'établir le bilan de C de la tourbière de La Guette. Le second
965 objectif est de caractériser la variabilité spatiale de ces flux de GES à travers ce bilan de
966 C. En effet les tourbières sont des écosystèmes avec des conditions environnementales
967 qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple le niveau de la nappe, à cause de varia-
968 tion micro-topographique peut être plus ou moins élevé, faire des flaques d'eau libre ou
969 au contraire être quelques dizaines de centimètres sous la surface du sol. Conséquence
970 de ces variations, ces micro-environnements abritent des communautés végétales et mi-
971 crobiennes différentes. Finalement ces conditions environnementales contrôlant les flux,
972 ceux-ci varient également. Estimer ces variations est donc nécessaire afin de préciser
973 dans quelle mesure elles influent sur le bilan de C.

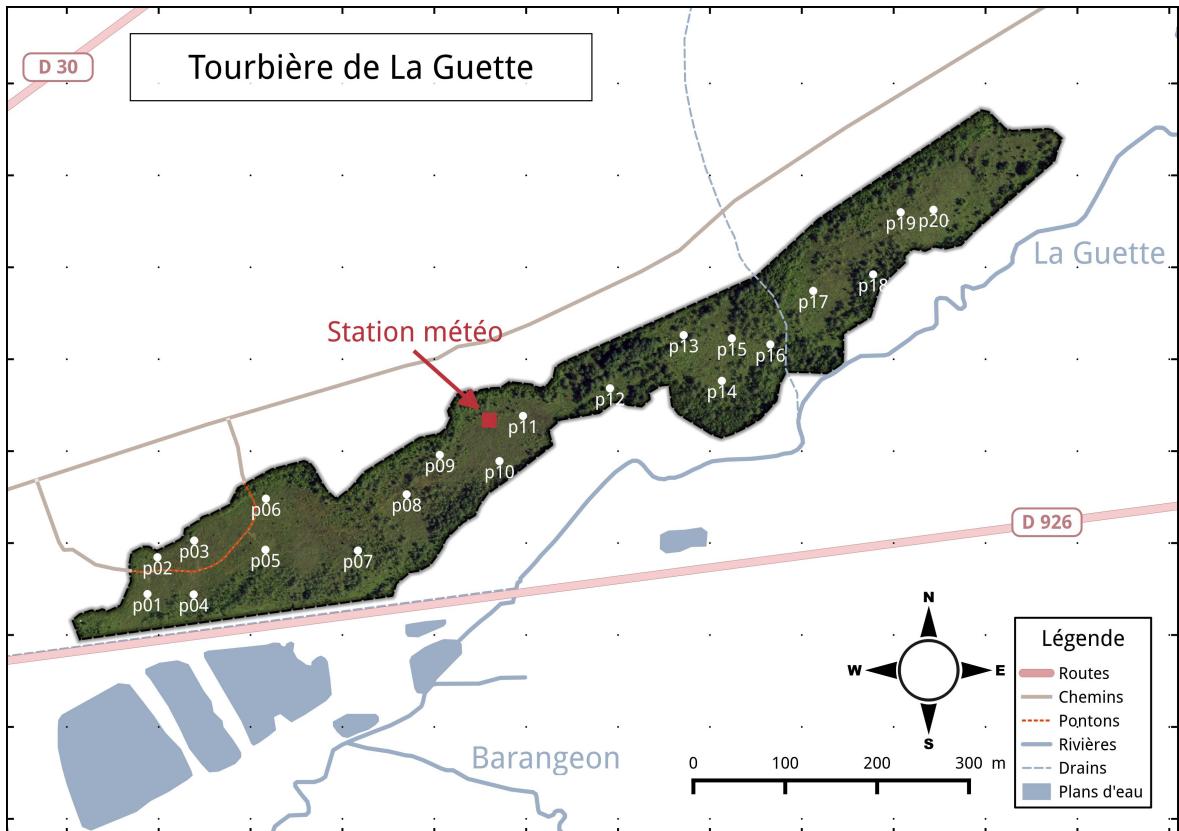


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

974 3.2 Procédure expérimentale et analytique

975 3.2.1 Méthodes de mesures

976 Mesures de flux de gaz

977 Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant la méthode
 978 décrite dans la partie 2.3. En juin 2011, 20 placettes ont été installées ¹ selon un échan-
 979 tillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de
 980 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette.
 981 La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de
 982 la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en

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

3.2. Procédure expérimentale et analytique

983 étant assuré d'avoir une représentativité homogène du site. Les placettes, délimitées
984 par des piquets, occupaient une surface de 4 m^2 ($2 \times 2\text{ m}$), à l'intérieur de laquelle ont
985 été installé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure
986 des flux de gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.1). Usuelle-
987 ment les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des
988 embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau
989 libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent
990 traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé
991 (?Strack et Zuback, 2013). Ceci a l'avantage de permettre une distinction fine des ca-
992 pacités sources/puits mais a l'inconvénient du placement proche des embases les unes
993 des autres limitant la représentativité spatiale des mesures. Elles peuvent également
994 être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais *versus* bas-marais, ou réhabilité
995 *versus* non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale, la taille du site le
996 permettant, il a été décidé de positionner des placettes sur l'ensemble du site. De plus,
997 du fait de l'omniprésence de végétation vasculaire, et de la taille des chambres par
998 rapport à la micro-topographie une telle approche était difficile à mettre en oeuvre.

999 Les flux de CO₂ et de CH₄ sont mesurés. Des tests effectués sur la tourbière ayant
1000 montré des émissions nulles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂
1001 ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle
1002 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures). Les mesures de CH₄ ont été effectuées avec
1003 une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases). Ceci
1004 a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT (lourd,
1005 difficilement transportable dans un milieu tourbeux).

1006 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
1007 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
1008 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
1009 le niveau de la nappe d'eau. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour
1010 mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de
1011 flux). Les échantillons ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration

1012 en carbone organique dissout. Ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régu-
1013 lièrement, des planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles pour limiter
1014 les perturbations. La dispersion des placettes sur l'ensemble du site a rendu impossible
1015 une installation plus permanente.

1016 Les mesures automatiquement acquise via une station météo Campbell sont la tem-
1017 pérature de l'air, température de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm de profondeur,
1018 vitesse et direction du vent, humidité relative de l'air, rayonnement solaire, pression
1019 atmosphérique.

1020 3.2.2 Modélisation du bilan de C

1021 Estimation du bilan et variabilité temporelle

1022 Pour estimer le bilan de carbone du site il est nécessaire d'établir des modèles
1023 reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute
1024 fréquence (e.g. relation entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air).

1025 Ces relations empiriques permettront d'interpoler les données acquises mensuellement
1026 sur l'ensemble des deux années de mesure et de reconstituer ainsi une chronique de flux
1027 dont l'intégration dans le temps permettra d'estimer une quantité sur l'année. Pour
1028 établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées par campagne
1029 de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité
1030 spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les relations entre
1031 flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux.

1032 La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain. Cependant afin d'établir
1033 le bilan de C tout en gardant une discrimination entre flux d'entrée et de sortie la RE et
1034 la PPB (obtenue grâce à l'équation $PPB = ENE - RE$) ont été modélisé séparément.

1035 Les flux en phase gazeuse ont été modélisés en partant d'équations usuellement utilisées
1036 et dans lesquelles la température est le facteur contrôlant majeur. Puis les résidus² de
1037 ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant.

1038 Dans le cas où une tendance est visible, le facteur est intégré.

2. Valeurs moyennes - Valeurs moyennes estimées

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1039 Les modèles ont été comparés avec différents indicateurs : Le coefficient de dé-
1040 terminaison (R^2), l'erreur standard normalisée (*Normalised Root Mean Square Error*,
1041 NRMSE) et le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC). Le
1042 R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée
1043 par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la
1044 moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées
1045 et les données modélisées. L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un
1046 paramètre sur la représentation des données par le modèle.

1047 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles
1048 de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à
1049 la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus forte. Concernant la respiration
1050 de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La tempé-
1051 rature la plus utilisée est la température du sol à -5 cm ([Ballantyne et al., 2014](#)). La
1052 température de l'air et la température du sol à -10 cm sont aussi régulièrement utilisées
1053 ([?Kim et Verma, 1992](#)). Cette profondeur, -5 cm, est régulièrement utilisée car c'est
1054 dans la tourbe, proche de la surface que la respiration du sol est la plus importante.
1055 **production CO2 ? profils ?** C'est également à des profondeurs relativement faibles
1056 que se situent la majorité des racines (**Réf needed**). La respiration liée aux racines
1057 (autotrophe et hétérotrophe stimulée par les exsudats racinaires) peut contribuer à la
1058 respiration du sol (**de l'écosystème ?**) pour 35 à 60 % ([Silvola et al., 1996](#); [Crow et](#)
1059 [Wieder, 2005](#)). La RE est estimée directement à partir des données acquises moyennées
1060 en partant de la température connue pour contrôler une grande partie de ce flux. Les
1061 modèles les plus fréquemment utilisés (linéaire, exponentiel, arrhénius) ont été testés.

1062 Pas de consensus émerge de la littérature quant aux facteurs contrôlant les émis-
1063 sions de CH₄. La température, ([Alm et al., 1999](#); [Bubier et al., 1995](#)), le niveau de la
1064 nappe ([Bubier et al., 1993](#)) et/ou la végétation (?) peuvent être utilisés isolément ou
1065 conjointement.

1066 Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles
1067 ont été évalués à l'aide de données indépendantes issues d'une autre expérimentation

réalisée sur le même site en 2014. Les méthodes de mesures des flux 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 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 répartition des embases sur le site.

Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés au pas de mesure de la station météo présente sur le site, c'est-à-dire à l'heure. 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).

Étude de la variabilité spatiale

Deux approches ont été testées afin de caractériser la variabilité spatiale des flux et du bilan. 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 et éventuellement un bilan. L'inconvénient de cette méthode étant le faible nombre de points permettant la calibration des modèles conduisant éventuellement 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 faisant des groupes de placette. Ces ensembles de placette ont été fait en regroupant les placettes ayant la

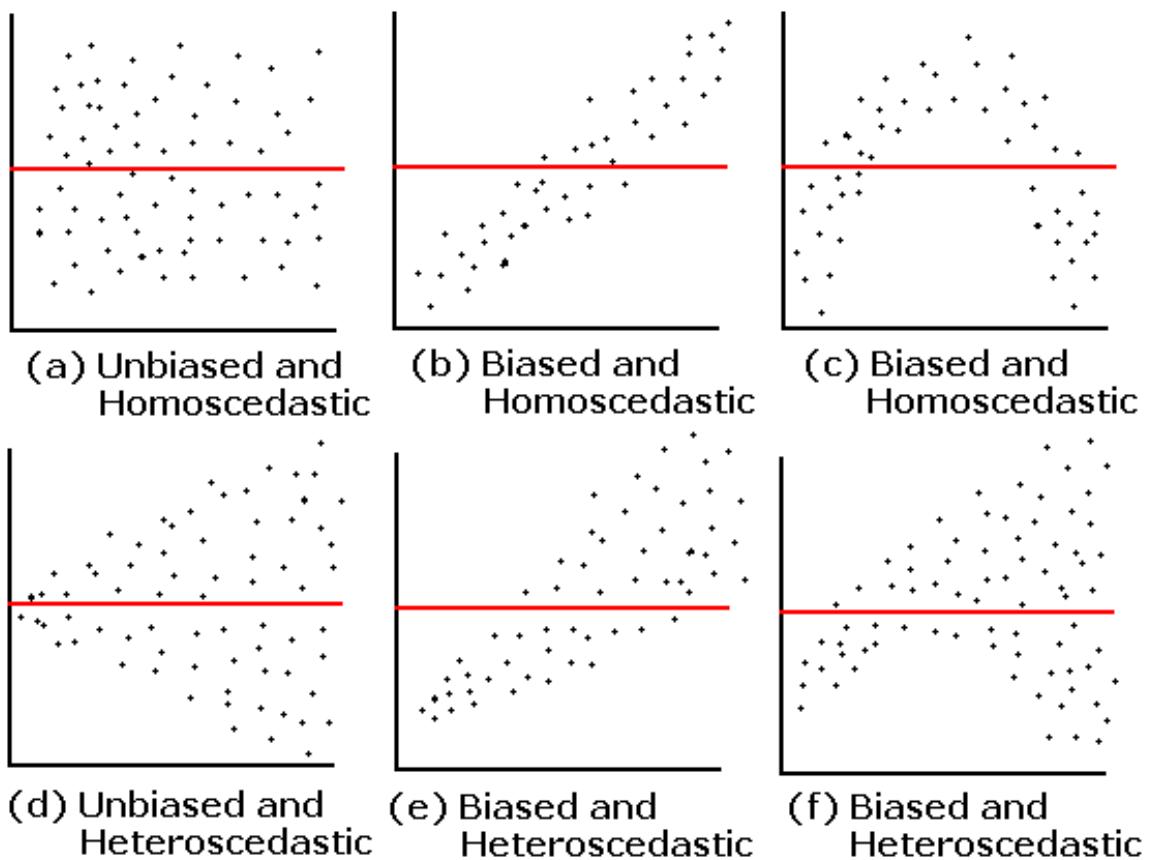


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)

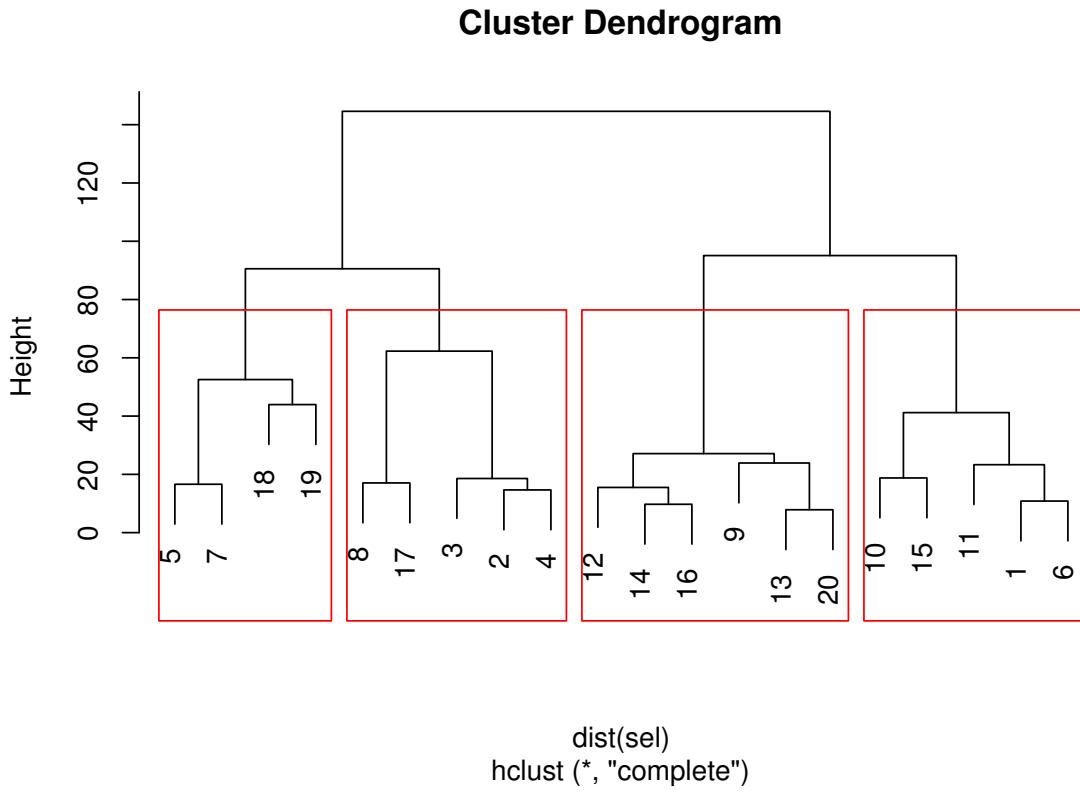


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

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, semblait des choix moins pertinent. Le partitionnement a été fait via une classification hiérarchique et quatre groupes ont été déterminés (Figure 3.3).

3.3. Résultats

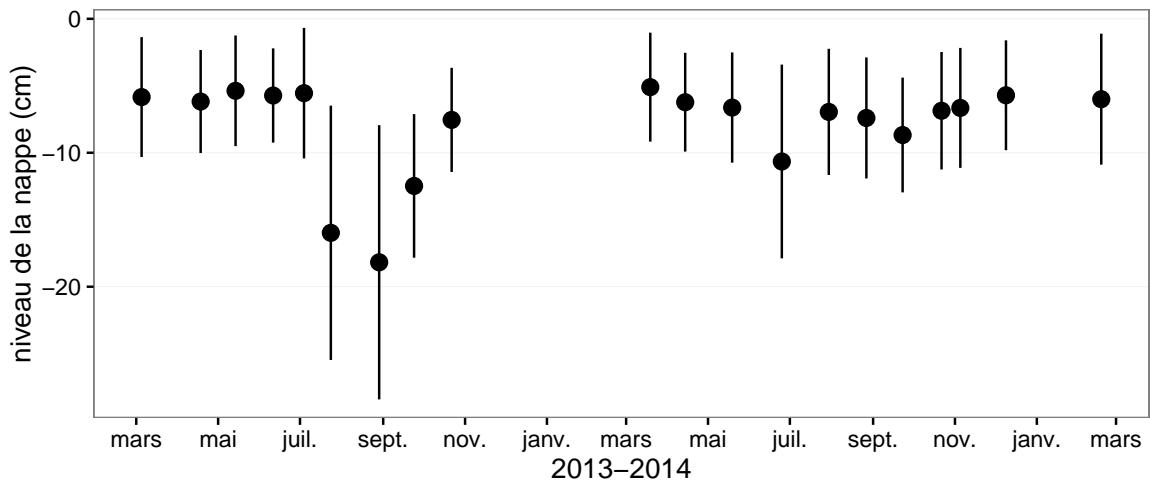


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1101 3.3 Résultats

1102 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tour- 1103 bière de La Guette

1104 Les Facteurs contrôlant

1105 L'évolution du niveau de la nappe des 20 placettes est marquée par un étiage d'une
1106 vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et l'absence d'un étiage net en 2014
1107 (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend pas sous la barre des -10 cm
1108 avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8\text{ cm}$ respectivement pour 2013 et 2014. Ces observations
1109 sont cohérentes avec les mesures haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage
1110 particulièrement haut de ces 2 années vis-à-vis des précédentes.

1111 La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière
1112 cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la
1113 température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une
1114 diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.5)

1115 La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre 35 and $55\text{ }\mu\text{S m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (fi-
1116 gure 3.6).

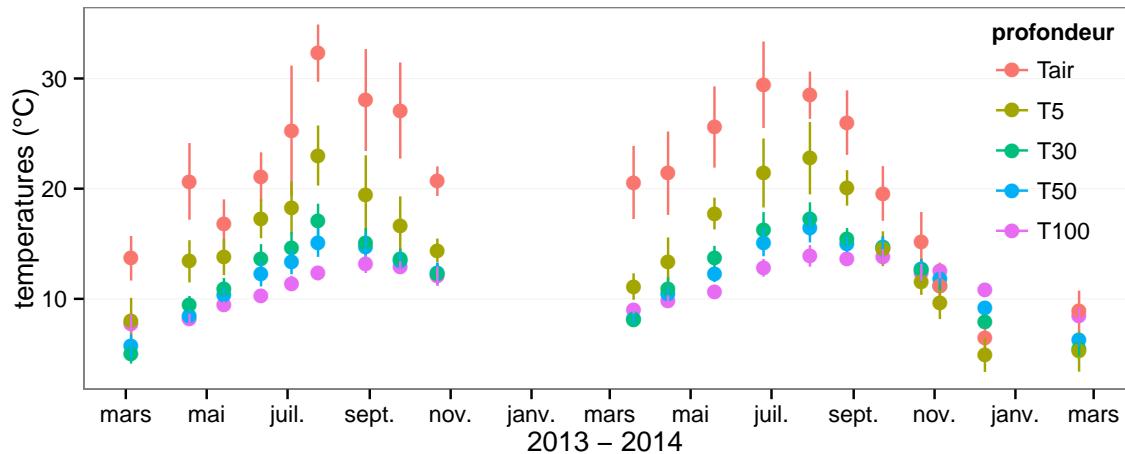


FIGURE 3.5 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

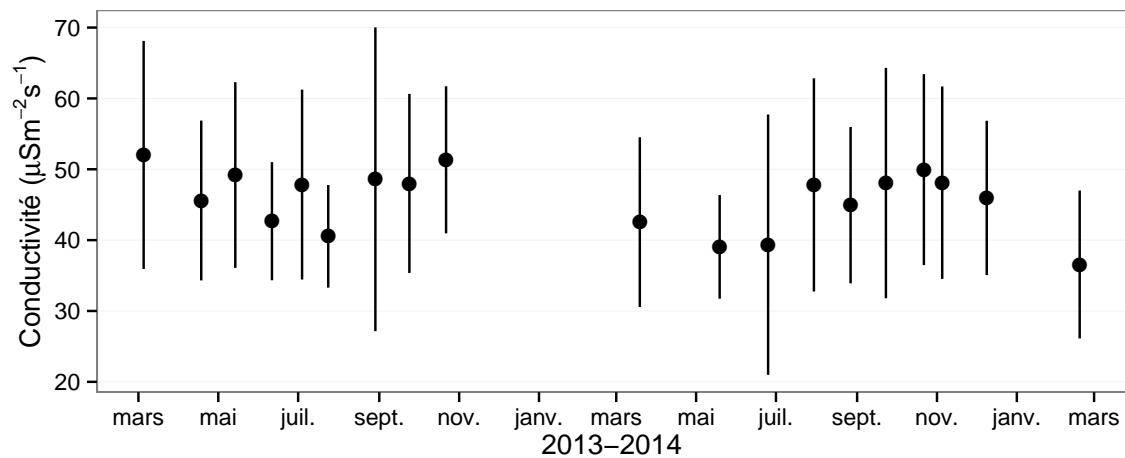


FIGURE 3.6 – Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

3.3. Résultats

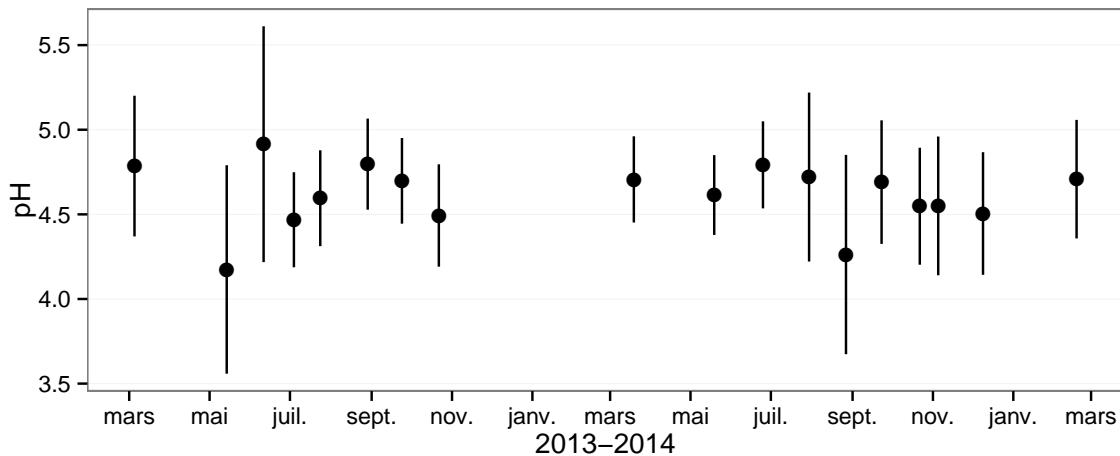


FIGURE 3.7 – Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

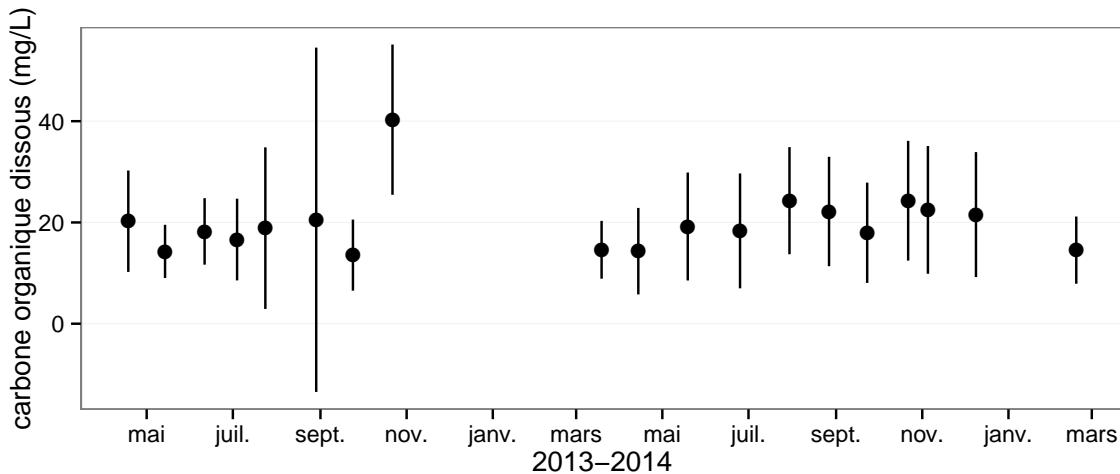


FIGURE 3.8 – Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1117 En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre 4 et 5
1118 (figure 3.7). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site .
1119 La concentration en carbone organique dissous présente dans l'eau de la tourbière
1120 est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L⁻¹ (figure 3.8).

1121 Les flux de carbone

1122 L'ensemble des mesures de CO₂ s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant
1123 de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompues suite à des problèmes
1124 techniques. Les deux saisons de végétation, ont pu être mesurées dans leur ensemble,

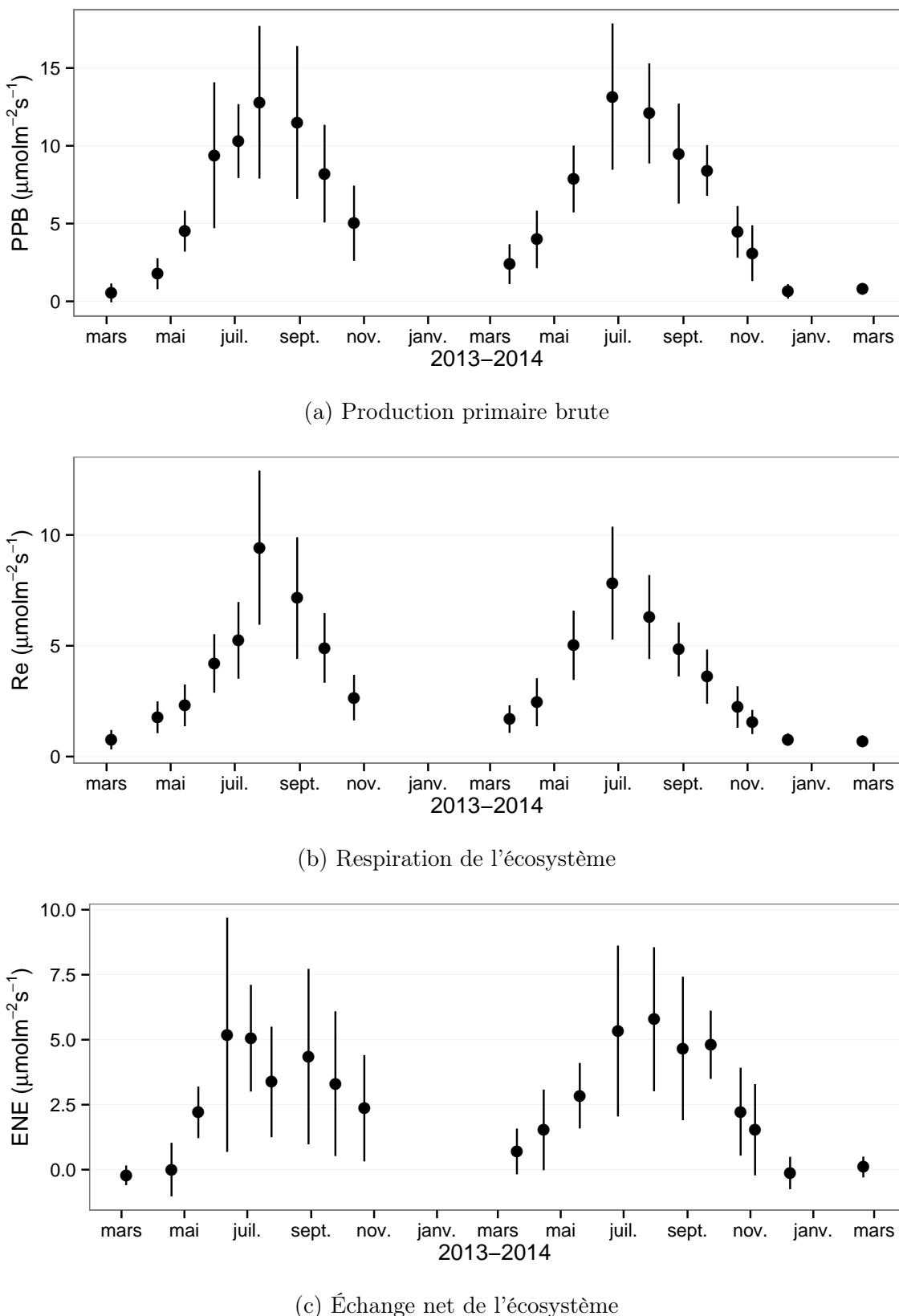


FIGURE 3.9 – Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

3.3. Résultats

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

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 3.9a). En 2014 la PPB maximale est atteinte en juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus tôt que l'année précédente. Puis pendant l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à être proche de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2013 et de $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014 (Figure 3.9a).

La RE (flux de CO₂ sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le printemps et une partie de l'été (Figure 3.9b). Elle atteint un maximum de $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus tôt, en juin à $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant de décroître jusqu'en hiver pour approcher des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.9b).

Concernant l'ENE (bilan des flux de CO₂ entrant et sortant), elle augmente en 2013 jusque $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, avec un maximum en juin, avant de diminuer 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. Ceci étant, il faut également noter les valeurs importantes de la déviation standard particulièrement en juin et en août. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet avec $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant qu'elle ne décroisse. Cette baisse est cependant plus homogène qu'en 2013. les moyennes de l'ENE en 2013 et 2014 sont très proches sont respectivement de $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.9c).

Les flux de CH₄ comme ceux du CO₂ montrent une variabilité saisonnière importante. Cependant les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux mesurés pour le CO₂ (Figure 3.10). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de CH₄ mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants

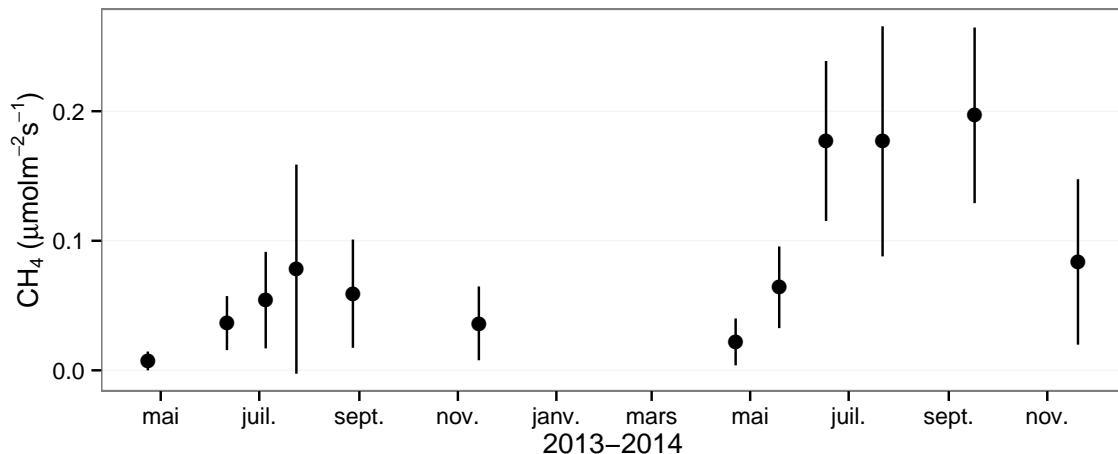


FIGURE 3.10 – Évolution des flux de méthane moyen (N?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1154 qu'en 2014 avec des maximum de $0,078$ et $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement.

1155 Les relations flux gazeux et facteurs contrôlant

1156 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant les
 1157 deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre les flux
 1158 et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO_2 (PPB et RE) ou le CH_4 (Figure 3.11).
 1159 La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température de l'air,
 1160 et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins claires,
 1161 particulièrement pour la RE (Figure 3.11). Le CH_4 quant à lui ne présente pas de
 1162 relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis-à-
 1163 vis de l'indice de végétation (Figure 3.11). (CH_4 et Température dans la tourbe ?)

1164 3.3.2 Sélection des modèles

1165 La Production Primaire Brute

1166 L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le
 1167 potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière
 1168 saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et
 1169 a été déterminé en utilisant l'équation de (June *et al.*, 2004) qui relie la vitesse de

3.3. Résultats

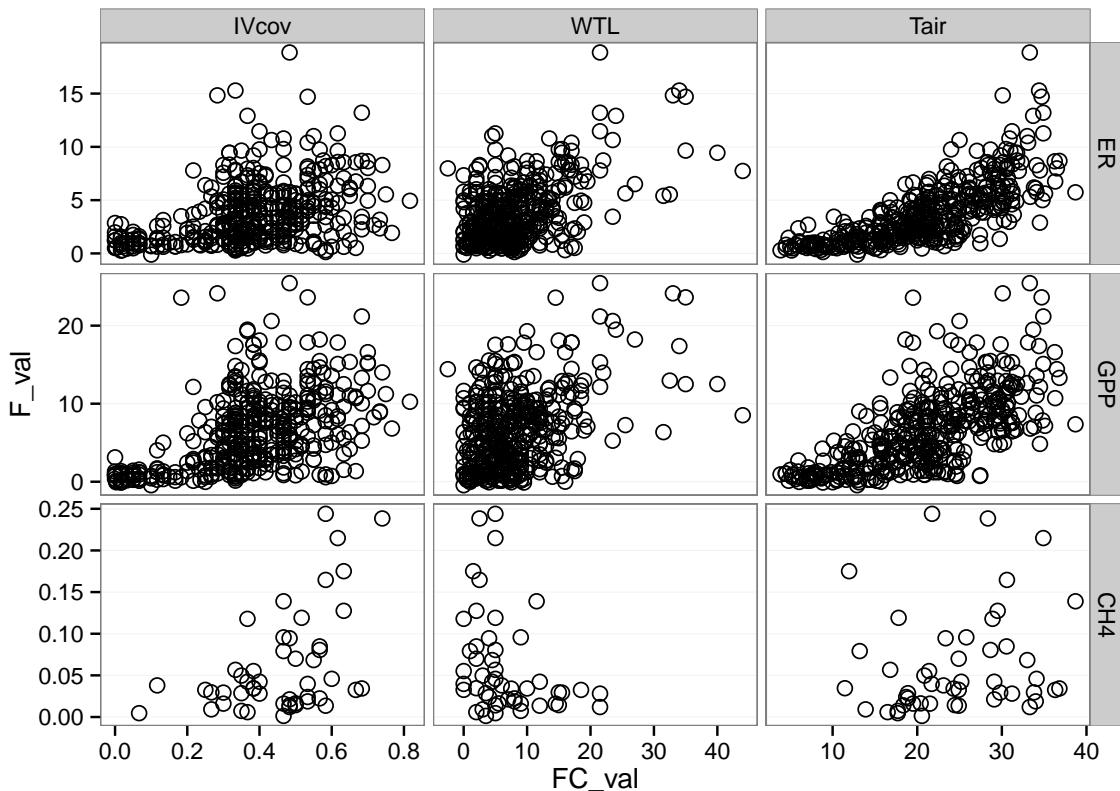


FIGURE 3.11 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

transport des électrons photosynthétiques à lumière saturante à la température :

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

Avec a la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante, b la température optimale pour ce transport et c la différence de température à laquelle à laquelle PPB_{sat} vaut e⁻¹ de sa valeur à la température optimale. À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en compte la luminosité. On utilise l'équation 3.2 proposée par (Bubier *et al.*, 1998) et régulièrement et majoritairement utilisée (?Worrall *et al.*, 2009) :

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

L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable explicative de la PPB_{sat}, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une

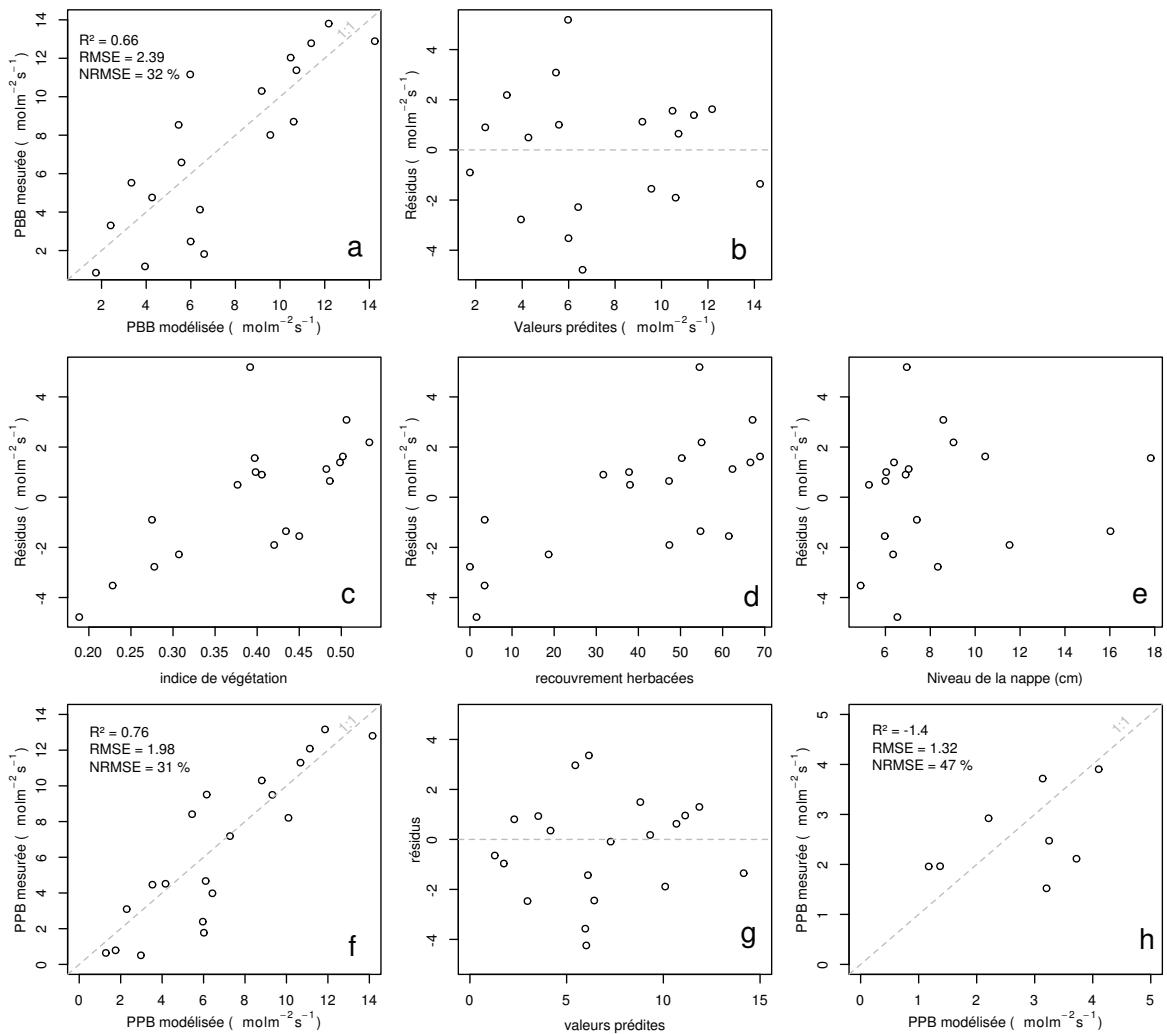


FIGURE 3.12 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1

3.3. Résultats

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

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

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

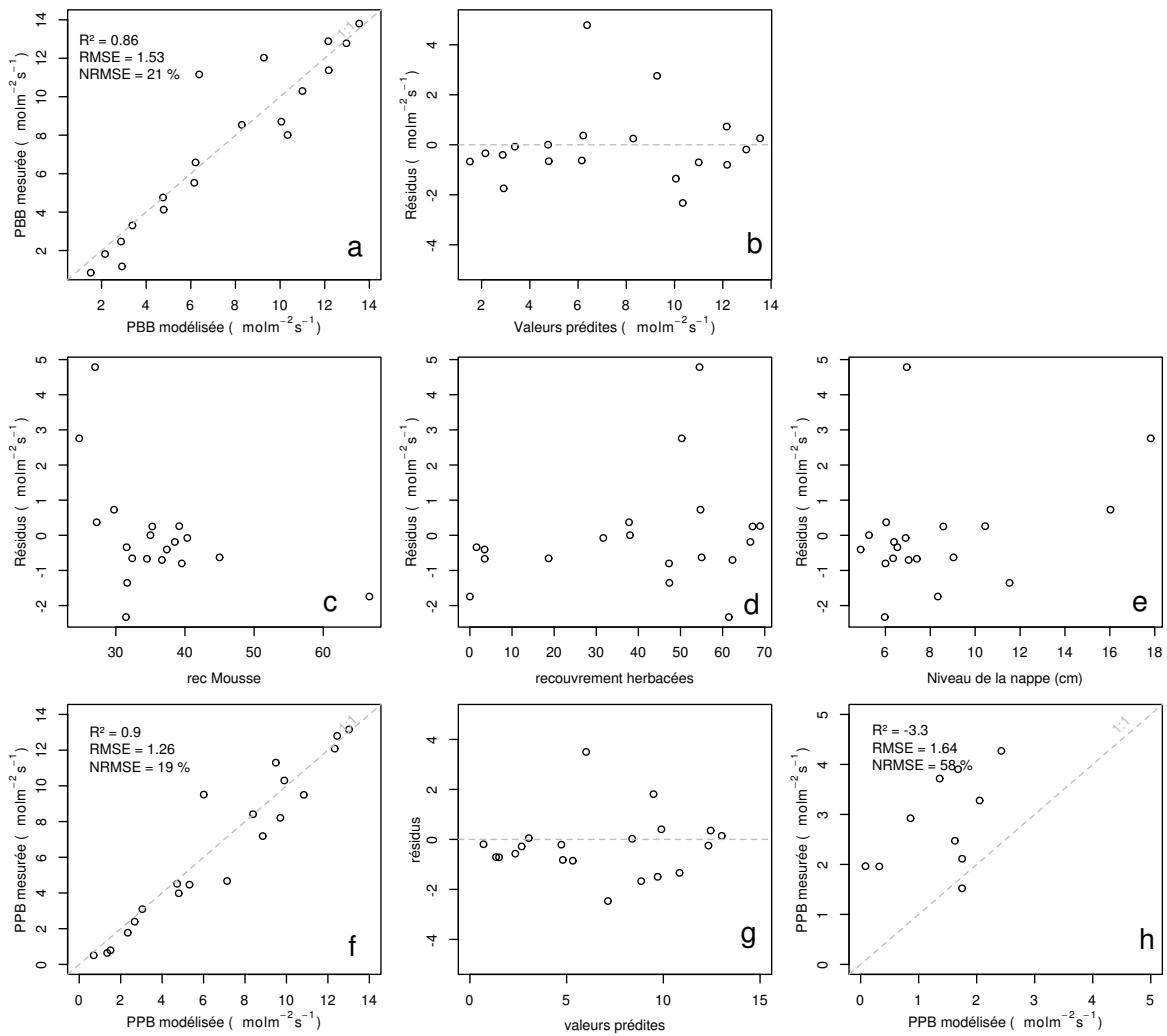


FIGURE 3.13 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3

3.3. Résultats

1206 comme pour PPB l'erreur standard diminue avec l'ajout de l'indice de végétation lors
1207 de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle
1208 montre une erreur importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en
1209 compte la végétation. Cette évaluation montre également une tendance importante à
1210 sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle intégrant la végétation permet
1211 de diminuer de façon importante l'erreur standard associée à l'estimation des para-
1212 mètres de l'équation. Dans la suite du texte le modèle permettant d'estimer la PPB à
1213 partir des équations 3.1 et 3.2 sera nommé PPB-1 et celui utilisant les équations 3.3 et
1214 3.2 sera nommée PPB-2.

1215 La Respiration de l'Écosystème

1216 L'estimation de la RE s'effectue avec l'équation :

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

1217 La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 %
1218 des variations de la respiration de l'écosystème avec une erreur standard de 18 % (Fi-
1219 gure 3.14-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon non-biaisée, pas
1220 de tendance dans le nuage de point (Figure 3.14-b). L'évaluation de ce modèle montre
1221 une erreur standard de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées.
1222 Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et
1223 l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. Très souvent
1224 utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proche mais moins bons notam-
1225 ment avec une hétéroscédasticité des résidus (**Fig Annexe ?** nope : M&M). On adapte
1226 l'équation 3.4 pour intégrer le signal de végétation :

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

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

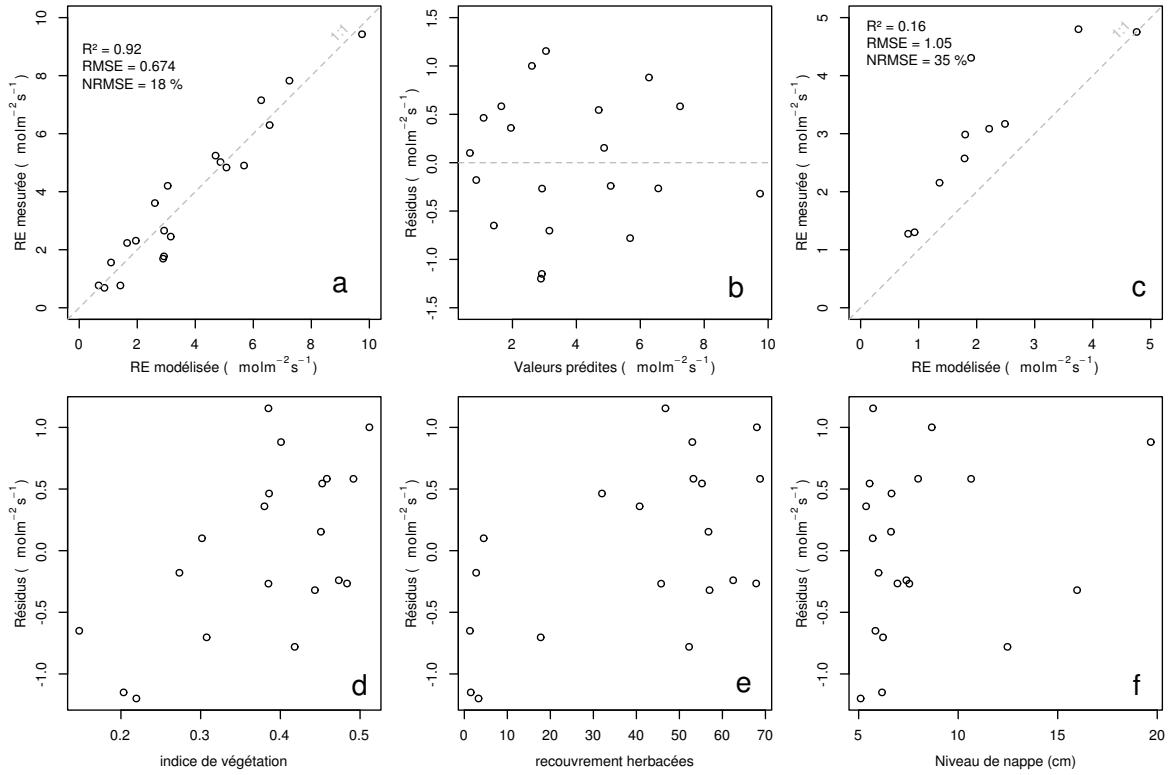


FIGURE 3.14 – RE modèles avec Tair

1227 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.14-a,b et
 1228 3.14-d,e respectivement. Dans les deux cas, l'erreur diminue pour avoisiner 13 %, avec
 1229 des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations
 1230 montre cependant des différences : D'un côté l'équation 3.5 ne permet pas de diminuer
 1231 l'erreur standard qui vaut 34 %, et est donc très proche des 35 % calculé pour l'évalua-
 1232 tion du modèle n'intégrant pas la végétation. De l'autre l'évaluation de l'équation 3.6
 1233 montre une erreur standard plus faible s'établissant à 23 %. Les paramètres des diffé-
 1234 rentes équations sont présentés dans le tableau 3.1, les modèles RE-1, RE-2, et RE-3
 1235 correspondent respectivement aux équations 3.4, 3.5 et 3.6. À l'inverse de la PPB les
 1236 paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2,
 1237 une significativité importante et une erreur standard faible.

1238 Le flux de CH₄

1239 Les relations entre les facteurs contrôlant mesurés et le CH₄ sont moins claires que
 1240 celles concernant le CO₂. La corrélation la plus importante est liée à la végétation (R^2

3.3. Résultats

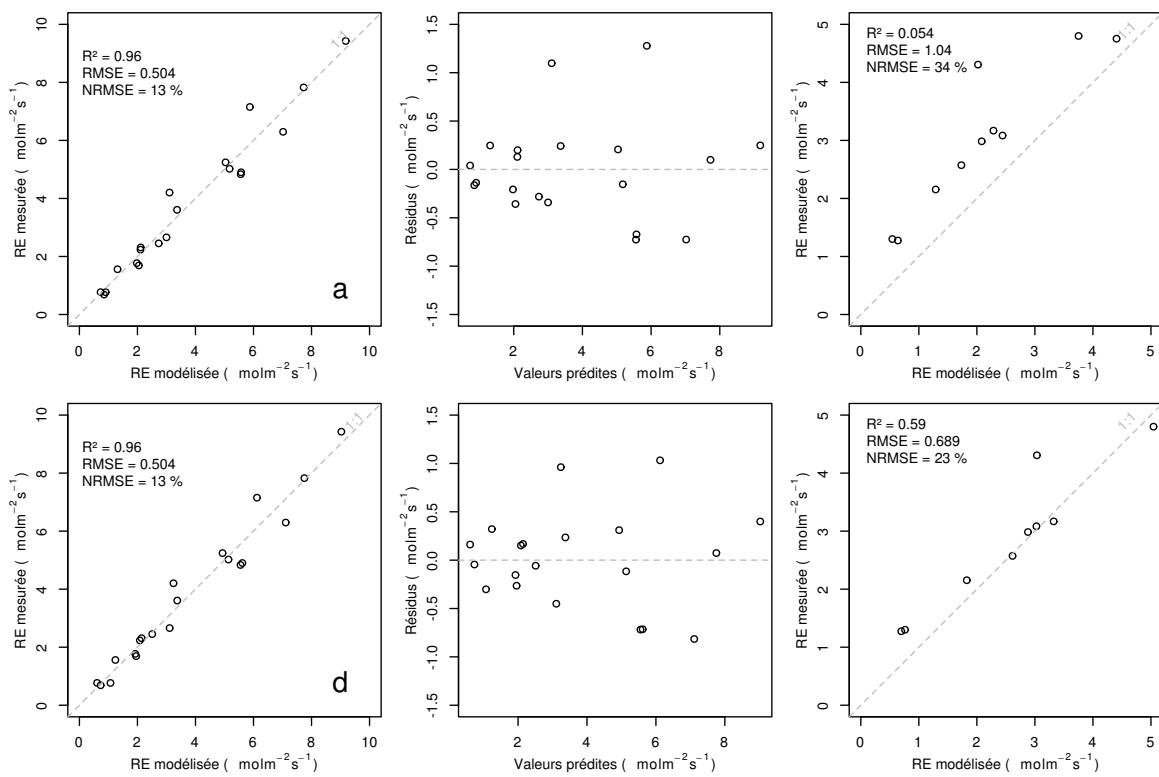


FIGURE 3.15 – RE modèles avec Tair

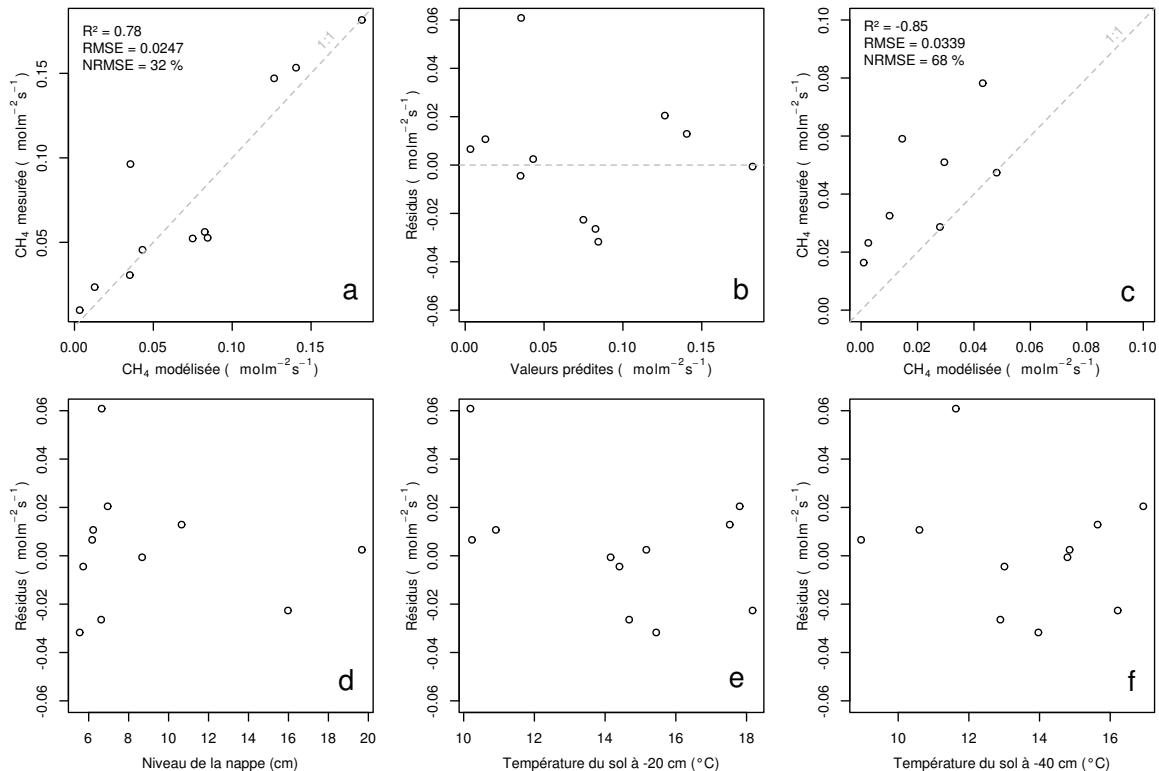


FIGURE 3.16 – CH_4 modèle H

1241 = **XX**,Figure 3.11). le CH₄ est également corrélé avec les températures, faiblement avec
1242 les températures de surface, mais de manière plus importante avec les températures du
1243 sol à plus forte profondeur ($R^2 = \text{XX}$,Figure 3.11). Enfin il est anti-corrélé ($R=-0.51$)
1244 avec le niveau de la nappe. Les relations CH₄ et végétation ont donc pu être modélisées
1245 avec

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

1246 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-
1247 gure 3.16), il explique 78 % de la variabilité du CH₄ avec une erreur standard de 32 %.
1248 Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équation et les facteurs
1249 contrôlant mesurés. L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer
1250 les flux de CH₄ et une erreur standard qui double par rapport à la phase de calibration
1251 en atteignant 68 %. Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.7 est
1252 visible dans le tableau 3.1 sous le nom FCH4.

1253 Le COD

1254 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle 1255 de l'écosystème

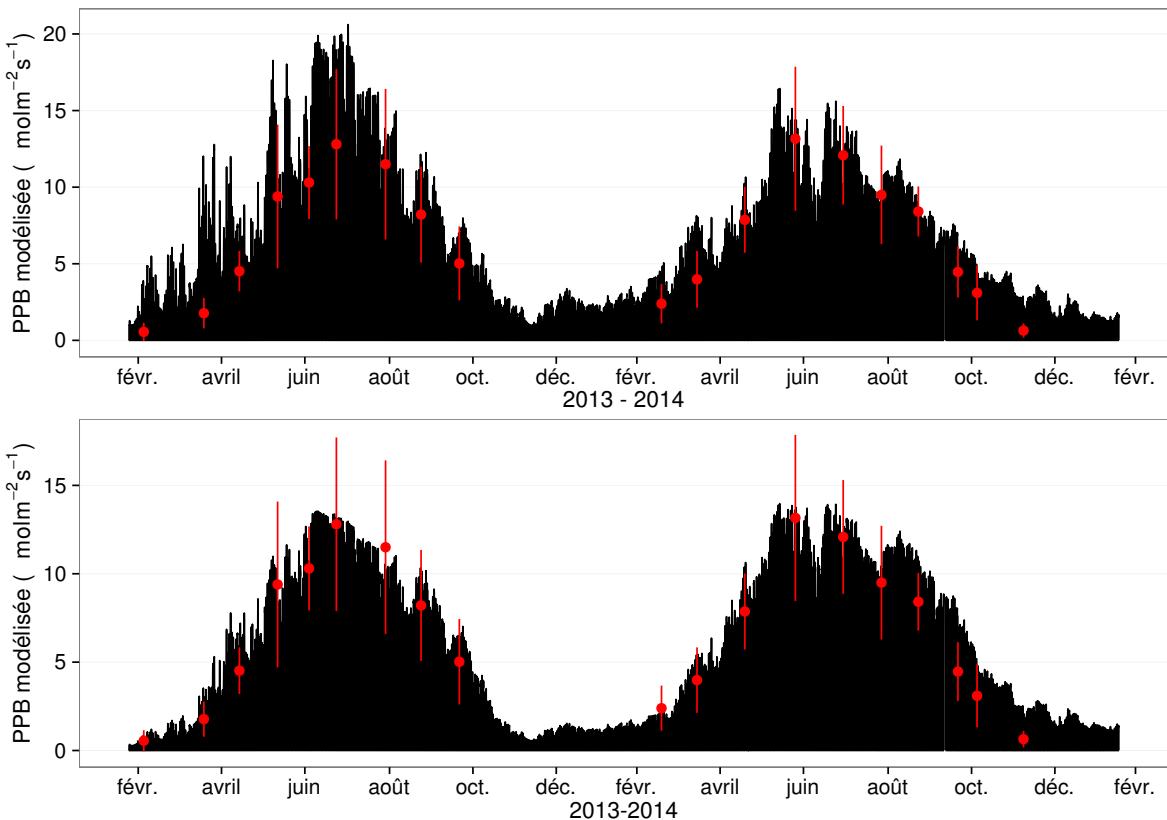
1256 L'interpolation des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de
1257 celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie
1258 supérieure de la barre rouge sur la figure 3.17) ne semblent pas atteinte par le modèle
1259 PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.17). Dans les deux
1260 cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014.

1261 Pour la RE, l'interpolation suit également les variations saisonnières mesurées men-
1262 suellement (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proche des gammes
1263 interpolées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'in-
1264 terpolation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).
1265 L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue la RE maximum

3.3. Résultats

Tableau 3.1 – Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.

	par	valeur	se	pval	-10 %	+10 %
PPB-1 – équations 3.1 et 3.2						
	a	26.23	62.07	0.68	-9.7	+9.6
	b	53.68	61.27	0.39	+43.7	-35.1
	c	27.21	28.56	0.35	-22.5	+21.9
	i	1.84	21.6	0.93	-0.4	+0.4
PPB-2 – équations 3.3 et 3.2						
	a	39.44	18.89	0.05	-11.8	+11.5
	b	40.27	19.11	0.05	+15.8	-17.2
	c	25.23	14.35	0.1	-8.1	+6.7
	d	-3.73	3.49	0.3	+2.8	-2.8
	i	0.26	0.25	0.31	-1.3	+1.1
RE-1 – équation 3.4						
	a	0.34	0.08	0	-10	+10
	b	0.10	0.01	0	-22.6	+29.9
RE-2 – équation 3.5						
	a	0.92	0.34	0.02	-7.3	+7.3
	b	0.09	0.01	0.00	-19.5	24.7
	c	0.14	0.09	0.14	+2.7	-2.7
RE-3 – équation 3.6						
	a	0	0	0.01	-3.9	+3.9
	b	0.08	0.01	0	-18.8	+23.6
	c	0.33	0.06	0	-6.1	+6.1
FCH4 – équation 3.7						
	a	0	0	0.48	-10	+10
	b	13.01	2.82	0	-43.9	+79.2

FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2

¹²⁶⁶ modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

¹²⁶⁷ Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

¹²⁶⁸ L'estimation du CH₄ semble rendre compte dans les grandes lignes de la différence de

¹²⁶⁹ flux mesurée entre 2013 et 2014.

¹²⁷⁰ Les flux interpolés à l'heure puis sommés par années sont présentés dans le ta-

¹²⁷¹ bleau 3.2 pour les différents modèles. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le

¹²⁷² flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour PPB-2 et

¹²⁷³ PPB-1 respectivement. Dans le détail on observe une différence entre les deux modèles :

¹²⁷⁴ Celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus

¹²⁷⁵ important en 2013 qu'en 2014. Tandis que le modèle prenant en compte la végétation

¹²⁷⁶ (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation

¹²⁷⁷ minimise également l'erreur standard de l'estimation, la divisant approximativement

¹²⁷⁸ par deux.

¹²⁷⁹ La différence de comportement, entre les années de mesures, liée à l'intégration de

3.3. Résultats

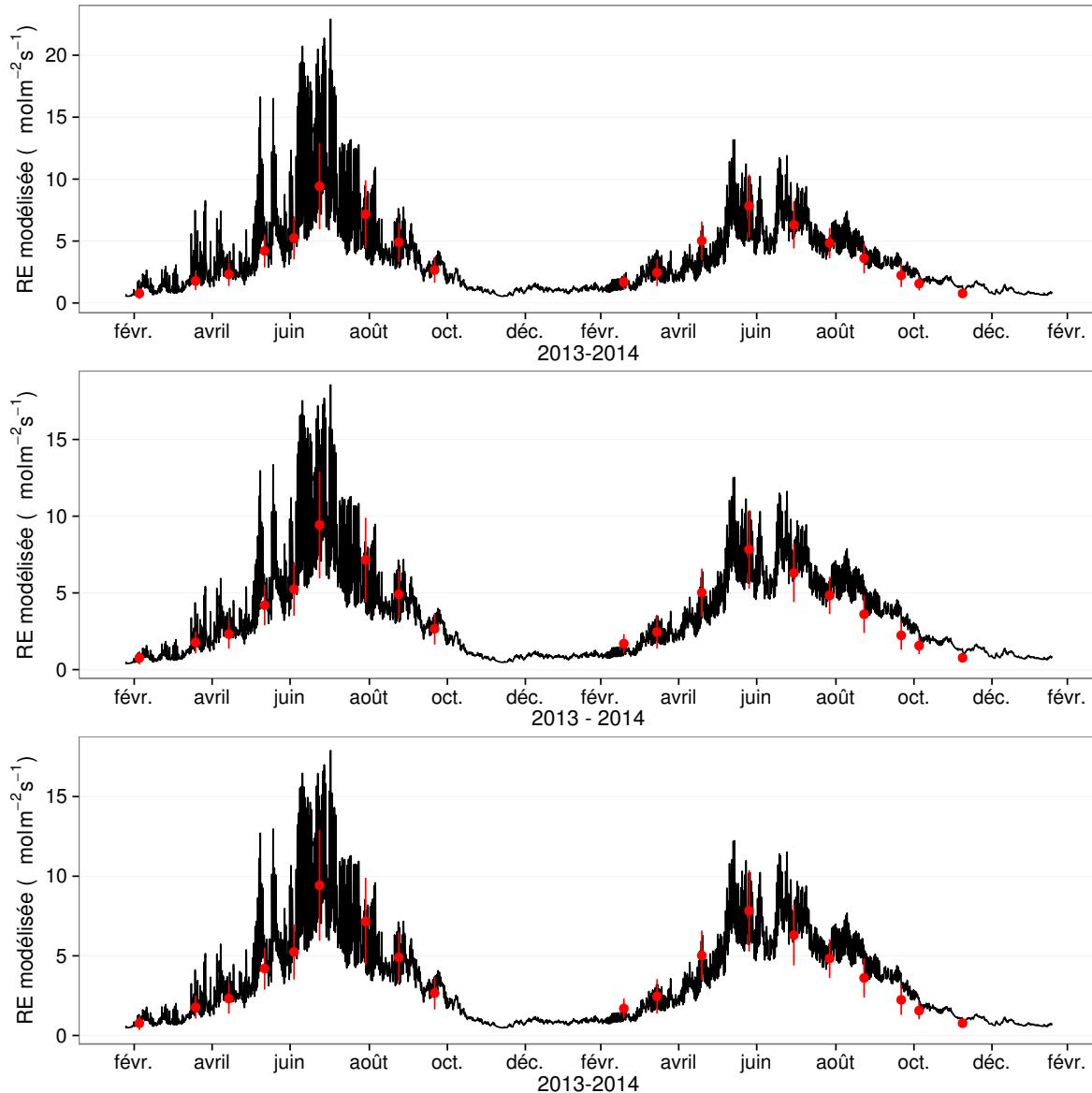


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

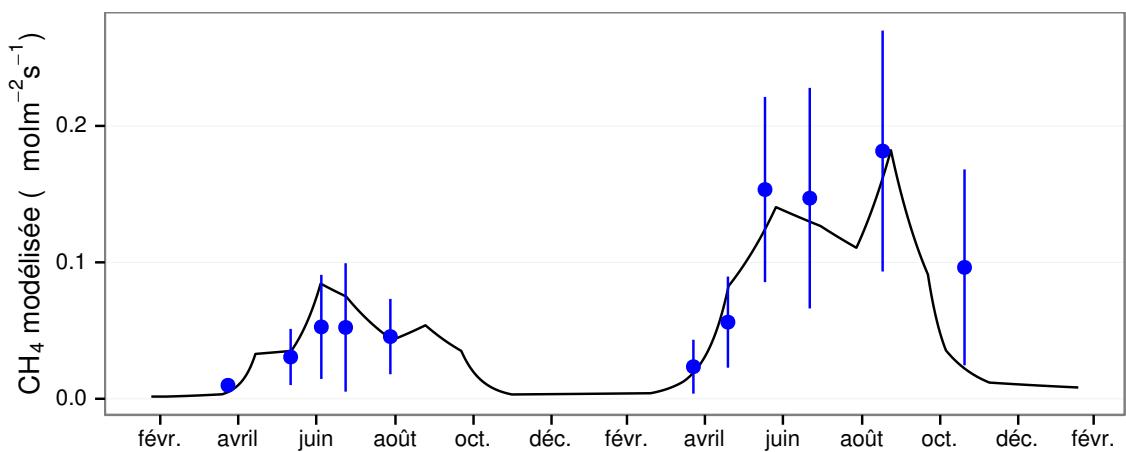


FIGURE 3.19 – Flux de CO₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

Tableau 3.2 – Bilan des flux en gCm²an⁻¹

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

Tableau 3.3 – Bilan des flux en gCm²an⁻¹

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

la végétation est également visible sur l'estimation de la RE. La prise en compte de la végétation (modèles RE-2 et RE-3) conduit à une respiration plus forte en 2014 qu'en 2013 à l'inverse de RE-1. La différence entre l'estimation de la RE en 2013 et en 2014 diminue avec l'intégration de la végétation. Elle passe de 102 pour RE-1 à 78 puis 41 pour RE-2 et RE-3. Malgré ces différences, 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 gC m⁻² an⁻¹.

Les flux de CH₄ estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faible que les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH₄ 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-3, non présenté car très proche de RE-2) varient de -233 gC m⁻² an⁻¹ à +12 gC m⁻² an⁻¹ stocké dans la tourbière (tableau 3.3). 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 gC m⁻² an⁻¹, avec une différence entre les bilans de 220 gC m⁻² an⁻¹ environ. 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 3.3).

3.3. Résultats

Tableau 3.4 – Sensibilité relative (en %) du bilan de CO₂ (ENE) en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.

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

1297 Évaluation du bilan

1298 L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles
 1299 de $\pm 10\%$, les combinaisons de modèles PPB-1, PPB-2, RE-1 et RE-3 ont été testé
 1300 (Tableau 3.4). Le modèle RE-2, très proche du modèle RE-3 n'a pas été testé. **Attente**
 1301 **du COD, les valeurs du tableau sont fausse pour le moment**

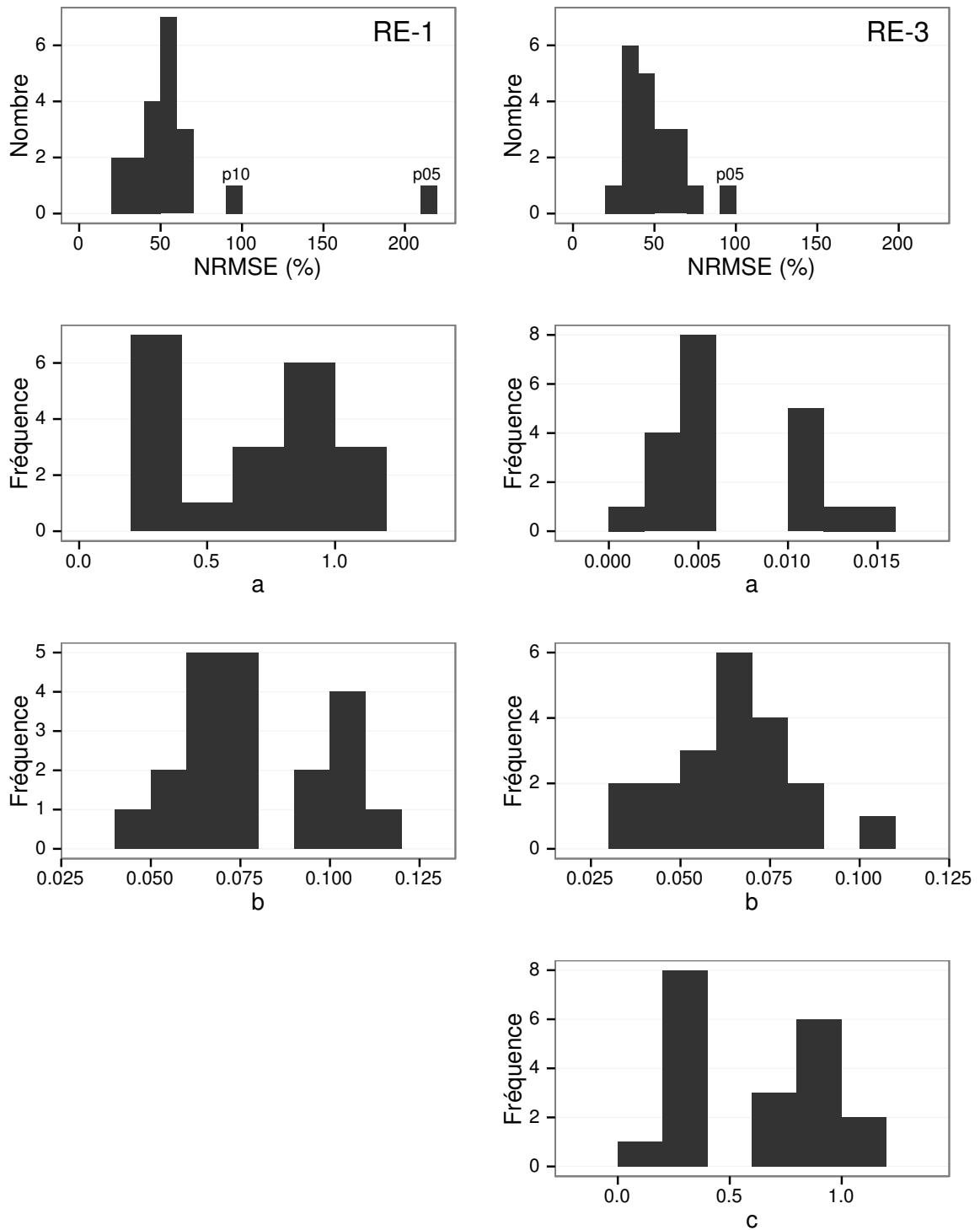


FIGURE 3.20 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3

3.3. Résultats

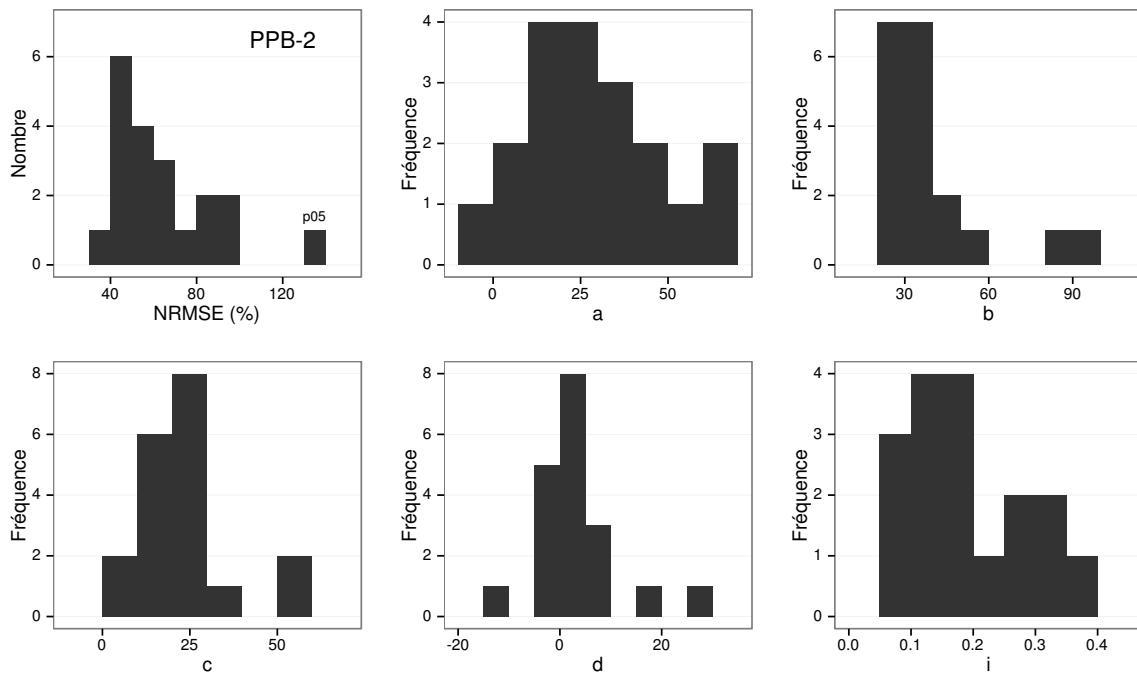


FIGURE 3.21 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan

Représentativité locale

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

Les bilans de CO₂ calculés par groupe de végétations sont présentés dans le ta-

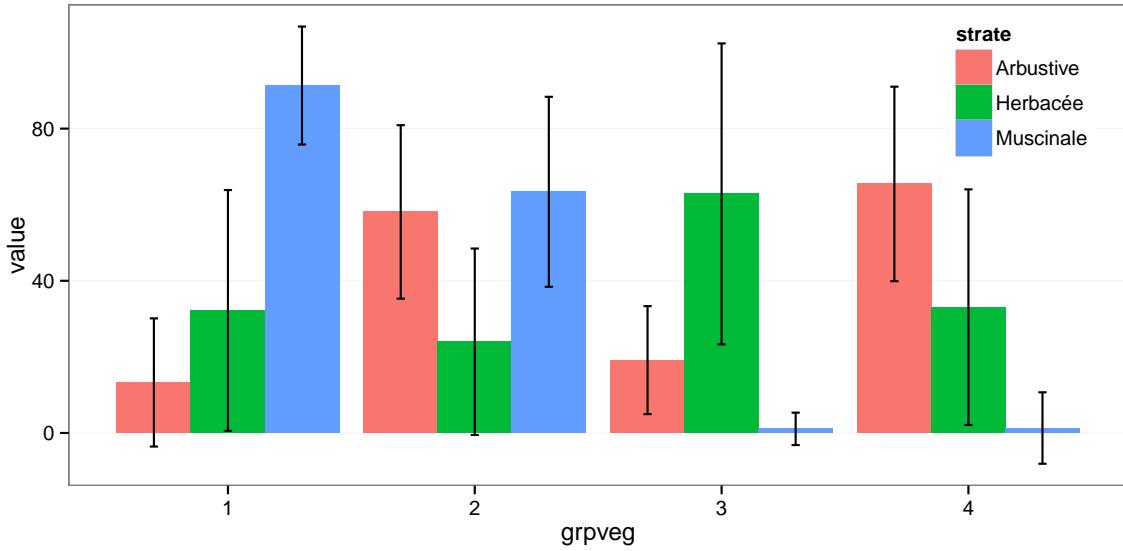


FIGURE 3.22 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

Tableau 3.5 – Bilan des flux de CO₂ en gCm²an⁻¹, en utilisant PPB-2 et RE-3

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

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

3.4. Discussion

1325 Modélisation par placette

1326 Corrélation avec facteurs contrôlant

1327 3.4 Discussion

1328 3.4.1 Estimations des flux

1329 PPB

1330 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m⁻² an⁻¹ selon
1331 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont très élevées comparées à des tourbières
1332 boréales comme celles étudiées par ([Trudeau et al., 2014](#)) ou encore ([Peichl et al., 2014](#))
1333 dont les valeurs de PPB sont respectivement comprise entre 123 et 131 gC m⁻² an⁻¹
1334 et entre 203 et 503 gC m⁻² an⁻¹. Une première hypothèse permettant d'expliquer une
1335 telle différence, est la différence entre les températures moyennes sur les sites. -4,3 °C
1336 et 1,2 °C respectivement pour [Trudeau et al. \(2014\)](#) et [Peichl et al. \(2014\)](#). Ces tem-
1337 pératures sont bien plus faible pour les sites des études pré-citées que sur la tourbière
1338 de La Guette. Une seconde hypothèse, qui n'exclue pas la première, serait la com-
1339 position végétale de ces sites. La tourbière de La Guette envahie par une végétation
1340 vasculaire, notamment herbacée, est plus proche d'une prairie tourbeuse que d'une tour-
1341 bière boréale. En effet les valeurs observées à La Guette sont comparables à ce type
1342 d'écosystèmes. [Jacobs et al. \(2007\)](#) estiment des valeurs de PPB comprises entre 400 et
1343 2000 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 1300 gC m⁻² an⁻¹ dans des prairies tourbeuses
1344 hollandaises. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, ([Görres et al., 2014](#)) trouve
1345 des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et 2590 gC m⁻² an⁻¹. Il appa-
1346 rait cohérent que la tourbière de La Guette, par sa position géographique, et donc le
1347 climat qu'elle subit, mais également par sa problématique d'envahissement important
1348 par une végétation vasculaire notamment herbacée, s'approche en termes de flux de
1349 site tourbeux drainés pour les utiliser comme prairie.

1350 Le modèle PPB-1 a une incertitude importante sur l'estimation de ses paramètres.
1351 L'apport de l'indice de végétation dans l'estimation de la PPB est important lors de la
1352 phase de calibration. Il permet de diminuer l'incertitude sur les paramètres du modèles,
1353 d'augmenter leur significativité et d'améliorer la représentativité des données mesurées.
1354 L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisé
1355 (?[Görres et al., 2014](#)), probablement à cause de la difficulté à prendre en compte ce
1356 signal aux sources multiples. Malgré cette amélioration lors de la calibration, lorsqu'il
1357 est évalué sur un jeu de données indépendant, le modèle PPB-2 à une erreur standard
1358 plus importante que celle du modèle PPB-1. L'apport de cet indice dans l'estimation
1359 de la PPB n'est donc pas généralisable. Bien que rarement faite à cause de la rareté des
1360 données, l'évaluation des modèles est cependant d'un intérêt majeur afin de confirmer
1361 ou d'infliger l'apport de l'ajout d'un prédicteur à un modèle, particulièrement si l'on
1362 souhaite l'extrapoler.

1363 Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître impor-
1364 tante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celle rencontré par [Worrall](#)
1365 *et al.* (2009) qui compare différentes façons de modéliser des flux de gaz avec des équa-
1366 tions différentes (et non pas juste des variations sur un type de modèle). Ces différences
1367 sont également liées à l'importance des flux qui font que, surtout dans le cas de mo-
1368 dèles exponentiels, de faibles variations peuvent avoir des effets importants comme en
1369 témoigne l'analyse de sensibilité des paramètres du modèle (Tableau 3.4).

1370 **Discussion 2013-2014 ?** Dans le détail l'intégration de l'indice de végétation à un
1371 effet beaucoup plus important en 2013, avec un flux qui diminue de $365 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$,
1372 qu'en 2014 où la baisse n'est que de $74 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1373 RE

1374 De la même façon que pour la PPB, les flux de la RE sont important si on les
1375 compare à des tourbières boréales et s'approchent davantage des flux mesurés dans
1376 les prairies sur sols tourbeux. La Re sur la tourbière de La Guette, comprise entre
1377 1232 et $1337 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ est plus importante que celle observée par ([Peichl et al.](#),

3.4. Discussion

1378 2014; Trudeau *et al.*, 2014) (pour reprendre les études citées précédemment) qui s'éta-
1379 blissent respectivement entre 137 et 443 gC m⁻² an⁻¹ et 206 et 234 gC m⁻² an⁻¹. Elles
1380 sont en revanche plus faible que celle mesurées par (Jacobs *et al.*, 2007), entre 500 et
1381 2000 gC m⁻² an⁻¹, ou par (Görres *et al.*, 2014) : entre 2070 et 3500 gC m⁻² an⁻¹.

1382 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'amé-
1383 liore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre
1384 les valeurs d'erreur standard est de 5 %. En revanche lors de la phase d'évaluation,
1385 l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus
1386 importante avec une différence de 11 % entre les valeurs d'erreur standard. Contraî-
1387 rement à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou
1388 RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet
1389 de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de 25 gC m⁻² an⁻¹ au
1390 maximum (entre ER-1 et ER-3), soit moins de 2 % du flux. Encore une fois l'intérêt
1391 de l'évaluation est mis en avant puisqu'il permet de distinguer des modèles très proche
1392 lors de la calibration.

1393 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
1394 tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du
1395 paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05. L'erreur calculée lors
1396 de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la calibration, reste
1397 faible particulièrement pour le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 %. La RE semble
1398 donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres fiable et une
1399 différence entre les estimations issues des modèles limitée.

1400 CH₄

1401 Les flux de CH₄ sont faibles comparés aux flux de CO₂. Les valeurs mesurées sont
1402 plus forte que celles mesurés entre 0 et 0,03 μmol m⁻² s⁻¹ par ?. Pour 2013 les valeurs
1403 mesurées sont proches de celle mesurée par Long *et al.* (2010). L'absence d'étiage en
1404 2014 explique peut-être le doublement des flux... (**Réf needed**)

1405 La faible relation observée entre le niveau de la nappe et les flux de méthane va dans

1406 le même sens que les observations faites par [Trudeau et al. \(2012\)](#) et (à développer, de
1407 ref ds trudeau2012)

1408 **COD**

1409 **3.4.2 Estimations des bilans**

1410 D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de
1411 CO₂, le CH₄ ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces
1412 observations sont cohérentes avec d'autres études comme [?Worrall et al. \(2009\)](#). La
1413 forte variabilité entre les différents bilans est à attribuer en grande majorité à l'erreur
1414 sur l'estimation du flux de PPB.

1415 Selon le bilan considéré, la tourbière de La Guette stocke de faible quantité de C
1416 de l'ordre d'une dizaine de grammes par mètre carré, ou émet du carbone dans l'at-
1417 mosphère de l'ordre de XXà plus de 200 gC m⁻² an⁻¹. Les estimations sont cohérentes
1418 avec le fait que la tourbière de La Guette a subie un drainage à l'aval (fossé de la
1419 départementale 926) induisant un envahissement par une végétation vasculaire.

1420 **3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan**

1421 Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH₄ avec une erreur
1422 standard de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence
1423 importante montre que l'estimation des flux de CH₄ à l'aide de l'indice de végétation
1424 à permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les
1425 années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autre conditions (année sèche,
1426 haute MAT) est fortement limité. L'importance faible du CH₄ dans le bilan de carbone
1427 de la tourbière rend ces erreurs moins critiques que celles faites sur l'estimation de la
1428 PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes
1429 variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations
1430 observées en termes de bilan. L'ajout d'un indice de végétation diminue d'incertitude
1431 des paramètres du modèle, mais cet apport semble spécifique à l'étude, n'étant pas

3.4. Discussion

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

sensibilité du bilan au variation des paramètres

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

- pas de cartographie (pas grave si p7 maj bien représentée par mdl ecos)
- extrapolation sur d'autres site difficile (cf validation)

3.4.4 Représentativité locale du modèle

Distribution des paramètres

Pourquoi certaines placette mieux que d'autres

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

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

3.4.5 Variation du bilan avec la végétation

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

¹⁴⁵⁹ Pour la RE, ce sont les groupes 3 et 4 qui ont les flux estimés les plus importants
¹⁴⁶⁰ avec une différence d'environ $200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec les deux autres groupes. Malgré
¹⁴⁶¹ leurs différences, le groupe 2 possède une strate muscinale importante alors qu'elle est
¹⁴⁶² absente dans le groupe 3, ils ont en commun d'avoir une strate arbustive importante.

¹⁴⁶³ **3.4.6 perspectives**

¹⁴⁶⁴ cartographie ?

¹⁴⁶⁵ 4 Effets de l'hydrologie sur les flux de GES

¹⁴⁶⁶

¹⁴⁶⁷	4.1 Introduction	¹⁴⁶⁸ 94
¹⁴⁶⁹	4.2 Procédure expérimentale	¹⁴⁶⁹ 95
¹⁴⁷⁰	4.2.1 Expérimentation A	¹⁴⁷⁰ 96
¹⁴⁷¹	4.2.2 Expérimentation B	¹⁴⁷¹ 96
¹⁴⁷²	4.2.3 traitement	¹⁴⁷² 97
¹⁴⁷³	4.3 Résultats	¹⁴⁷³ 98
¹⁴⁷⁴	4.3.1 Expérimentation A	¹⁴⁷⁴ 98
¹⁴⁷⁵	4.3.2 Expérimentation B	¹⁴⁷⁵ 101
¹⁴⁷⁶	4.3.3 tendances générales	¹⁴⁷⁶ 104
¹⁴⁷⁷	4.4 Discussion	¹⁴⁷⁷ 104
¹⁴⁷⁸	4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	¹⁴⁷⁸ 104
¹⁴⁷⁹	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	¹⁴⁷⁹ 106
¹⁴⁸⁰	4.4.3 Effet cycles multiples	¹⁴⁸⁰ 107

¹⁴⁸²

¹⁴⁸³ 4.1 Introduction

¹⁴⁸⁴ Au cours des deux années qu'ont duré les suivis des émissions de flux de CO₂ et
¹⁴⁸⁵ de CH₄ sur la tourbière de La Guette, le niveau de la nappe n'a que très faiblement
¹⁴⁸⁶ varié comparé aux années précédentes bien plus sèches. En conséquence de cette faible
¹⁴⁸⁷ variation peu de variations des flux ont pu y être relié. Malgré tout il est connu que
¹⁴⁸⁸ l'hydrologie est un facteur contrôlant important des flux.

¹⁴⁸⁹ Ainsi de nombreuses études ont reliées les émissions de CO₂ au niveau de la nappe
¹⁴⁹⁰ avec, cependant, des résultats et des conclusions variables. La majorité des études
¹⁴⁹¹ montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage,
¹⁴⁹² soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible : Ainsi [Strack et](#)
¹⁴⁹³ [Zuback \(2013\)](#) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des mesures
¹⁴⁹⁴ faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite par
¹⁴⁹⁵ [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une
¹⁴⁹⁶ tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE à une
¹⁴⁹⁷ augmentation de la RE et à une baisse de la PPB, dans des conditions plus chaudes
¹⁴⁹⁸ et plus sèches. [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une baisse de l'ENE lors d'une
¹⁴⁹⁹ année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils
¹⁵⁰⁰ expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même
¹⁵⁰¹ sens que [Lund et al. \(2012\)](#) qui, lors de l'étude d'une tourbière située au sud de la suède,
¹⁵⁰² observent en 2008 une baisse de l'ENE. Les mesures de RE faites cette année là étant
¹⁵⁰³ similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution
¹⁵⁰⁴ de la PPB. En 2006, sur la même tourbière, [Lund et al. \(2012\)](#) observent une autre
¹⁵⁰⁵ baisse de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle
¹⁵⁰⁶ des autres années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est
¹⁵⁰⁷ expliqué par une augmentation de la RE Ce paradoxe apparent est interprété grâce
¹⁵⁰⁸ au type de sécheresse : courte et intense pendant la saison de végétation de 2006 et
¹⁵⁰⁹ d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. Enfin et à l'inverse des

1510 résultats précédemment cités, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) dans une étude des effets à long
 1511 terme d'une baisse du niveau de la nappe, n'observe que peu d'effet sur l'ENE tandis
 1512 que les flux de RE et de PPB augmentent tous deux. Toutes ces études montrent que
 1513 si le niveau de la nappe est incontestablement reconnu comme un facteur de contrôle
 1514 des flux de CO₂, il est difficile d'en dégager, avec certitude, un comportement valable
 1515 de façon générale.

1516 Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à
 1517 une baisse des émissions de CH₄, et inversement ([Strack et al., 2006; Pelletier et al.,](#)
 1518 [2007; Turetsky et al., 2008](#)). Cependant d'autres études, principalement dans des sites
 1519 où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de
 1520 relation entre le niveau de la nappe et les émissions de méthane, voire une relation
 1521 inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés ([Kettunen](#)
 1522 [et al., 1996; Bellisario et al., 1999; Treat et al., 2007](#)). Là encore selon les conditions
 1523 environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe n'est pas
 1524 aisément généralisable.

1525 L'objectif de ce chapitre est donc d'explorer plus en avant l'effet du niveau de la
 1526 nappe sur les émissions de GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il
 1527 s'agit de déterminer l'effet de cycles de dessication/ré-humectation sur les émissions de
 1528 CO₂ et de CH₄.

1529 4.2 Procédure expérimentale

1530 L'étude des cycles de dessication/ré-humectation s'est effectué sur des mésocosmes,
 1531 prélevés sur la tourbière de La Guette. L'expérimentation a été testé durant l'été 2013
 1532 avec un seul cycle relativement long, on s'y référera par la suite comme l'expérimenta-
 1533 tion A. Cette expérimentation a été renouvelée l'été 2014 afin d'augmenter à trois le
 1534 nombre de cycles, ceux-ci étant plus court. On appellera cette seconde expérimentation,
 1535 l'expérimentation B (Tableau 4.1).

1536 4.2.1 Expérimentation A

1537 Le 12 avril 2013, ont été prélevés, sur la tourbière de La Guette 6 mésocosmes. Le
1538 prélèvement de mésocosmes s'effectue à l'aide de cylindres de PVC qui, dans un premier
1539 temps, posé sur le sol, permettent de faire un pré-découpage au couteau, puis dans un
1540 second temps sont insérés, délicatement, dans la tourbe. Les mésocosmes sont finale-
1541 ment dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.1). Les mésocosmes sont transportés
1542 au laboratoire où ils sont enterrés en extérieur et saturé en eau (eau prélevée dans la
1543 tourbière), afin que leur conditions hydrologique de départ soient les plus proche pos-
1544 sible (Figure 4.2). Trois mésocosmes sont choisi pour servir de contrôle, et trois vont
1545 subir un cycle de dessication/ré-humectation. À partir du 31 mars 2013 les précipita-
1546 tions ont été interceptées à l'aide d'abri bâchés installable rapidement en cas de pluie
1547 et la nuit. Ces interceptions ont été faites jusqu'au 17 juillet dans les 3 mésocosmes
1548 traités pour simuler une sécheresse. À cette date de l'eau est ajouté aux mésocosmes,
1549 que ce soit les contrôles ou les traitements, pour simuler de fortes précipitations.

1550 4.2.2 Expérimentation B

1551 Le 17 avril 2014, 6 nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de La
1552 Guette et installé près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l'expéri-
1553 mentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer
1554 la température de l'air, l'humidité relative, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction
1555 du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. Cette station permettait également
1556 l'enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées à -5, -10,
1557 et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu'en 2013 et l'objectif de
1558 suivre plusieurs cycles de dessication/réhumectation ont nécessité la mise en place
1559 d'un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases d'assèchement les
1560 niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2,5 cm
1561 par jour. Le premier cycle de dessication/réhumectation dura du 30 juin au 6 juillet
1562 pour la phase de dessication est du 7 au 16 juillet pour la phase de réhumectation.



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes

Tableau 4.1 – Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations

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

¹⁵⁶³ Le deuxième cycle dura du 17 au 28 juillet et du 29 juillet au 3 aout, Enfin le dernier
¹⁵⁶⁴ cycle fut mesuré du 4 au 11 aout pour la dessication et du 12 au 14 aout pour la
¹⁵⁶⁵ réhumectation.

¹⁵⁶⁶ 4.2.3 traitement

¹⁵⁶⁷ Les flux sont moyennés par jour de mesure.

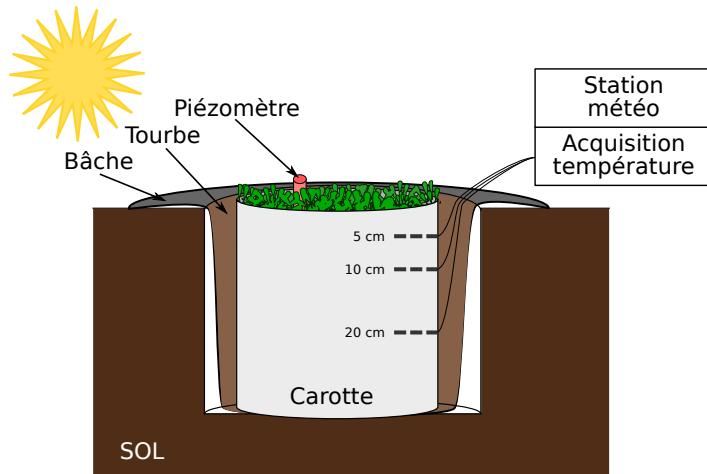


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

¹⁵⁶⁸ 4.3 Résultats

¹⁵⁶⁹ 4.3.1 Expérimentation A

¹⁵⁷⁰ Pendant la phase de dessication de l'expérimentation A, on observe une baisse du
¹⁵⁷¹ niveau de la nappe pour les placettes contrôles comme pour les placettes traitements
¹⁵⁷² (Figure 4.3–A). Malgré tout leur comportement est différent : les placettes contrôles ont
¹⁵⁷³ un niveau de nappe relativement élevé jusqu'au 24 juin puis ce niveau baisse fortement
¹⁵⁷⁴ alors que les placettes du groupe traité ont un niveau de nappe qui diminue de façon
¹⁵⁷⁵ plus continue sur l'ensemble de la phase. La remontée du niveau de la nappe s'effectue
¹⁵⁷⁶ de façon similaire pour les deux groupes. Enfin après la phase de ré-humectation, le
¹⁵⁷⁷ niveau de la nappe baisse à nouveau, plus rapidement pour le groupe traitement que
¹⁵⁷⁸ pour le groupe contrôle.

¹⁵⁷⁹ Les émissions de CH_4 , s'étendant de 0 et $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sont relativement si-
¹⁵⁸⁰ milaires entre les deux groupes jusqu'au 24 juin 2013, date à partir de laquelle ils
¹⁵⁸¹ commencent à diverger (Figure 4.3–B). À cette date les émissions du groupe contrôle
¹⁵⁸² augmentent rapidement pour atteindre $0,55 \pm 0,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tandis que celles du
¹⁵⁸³ groupe traité restent stable. Finalement mi-juillet, à la fin de la phase de dessicca-
¹⁵⁸⁴ tion les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et

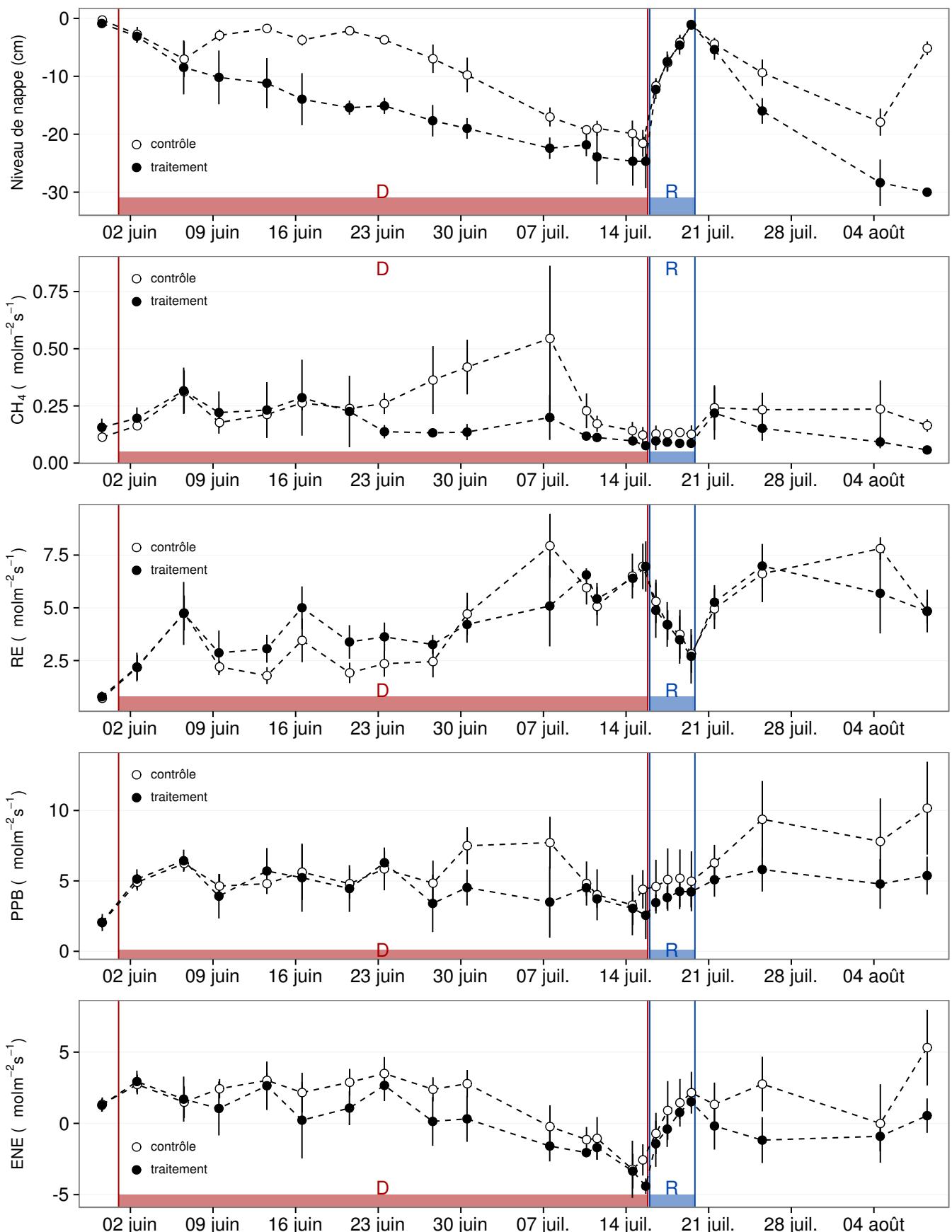


FIGURE 4.3 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumémentation (R) en bleu.

4.3. Résultats

1585 0,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ces niveaux restent constant pendant toute la phase de réhumecta-
1586 tion, avant d'augmenter légèrement par la suite ; ils ne dépassent pas 0,25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1587 mais franchissent la barre des 0,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

1588 Pendant la phase de dessication, les valeurs de la RE tendent à augmenter quel
1589 que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.3–C). Ces valeurs inférieures à
1590 2,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ 7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes
1591 mi-juillet, avant la réhumectation. Dans le détail cependant les deux groupes ne se
1592 comportent pas de la même façon : la RE du groupe traité augmente régulièrement
1593 pendant l'ensemble de cette phase, tandis que les valeurs du groupe de contrôle res-
1594 tent, dans un premier temps, stable jusque fin juin. La RE de ce groupe vaut alors
1595 $2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe traité. Cet
1596 écart, pouvant varier dans le temps, étant installé depuis le 9 juin. À partir de dé-
1597 but juillet, les valeurs de RE du groupe de contrôle augmentent fortement dépas-
1598 sant les valeurs du groupe traité. La RE de ce groupe atteint alors un maximum à
1599 $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles ob-
1600 servées dans le groupe traité. Cette augmentation brusque correspond temporellement
1601 à celle observé, pour le même groupe, dans les flux de CH₄. Lors de la phase de réhu-
1602 mectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes ou
1603 ils atteignent un minimum proche de 2,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ce minimum reste cependant
1604 plus élevé que les valeurs mesurées initialement. Après la phase de réhumectation, les
1605 flux des deux groupe restent relativement proches pendant le reste des mesures, où ils
1606 remontent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau.

1607 Pour les deux groupes, les flux de PPB restent relativement stables pendant la
1608 phase de dessiccation (Figure 4.3–D). Jusqu'au 24 juin, les flux des deux groupes sont
1609 très proches et sont compris entre 5 et 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de
1610 moyenne pour les deux groupes). Après cette date, et comme pour le CH₄ et la RE,
1611 les valeurs de la PPB du groupe de contrôle augmentent et s'écartent de celles me-
1612 surées dans le groupe traité, en attendant de les rejoindre avant la fin de cette phase
1613 de dessiccation. Par ailleurs, à la fin de cette phase, les flux diminuent légèrement at-

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

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

Les variations du niveau de la nappe sont principalement liée à la RE (Figure 4.5–C) et, à travers elle, à l'ENE (Figure 4.5–G). L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Figure 4.5–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Pour le CH₄ il est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux de nappe (Figure 4.5–A).

4.3.2 Expérimentation B

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

4.3. Résultats

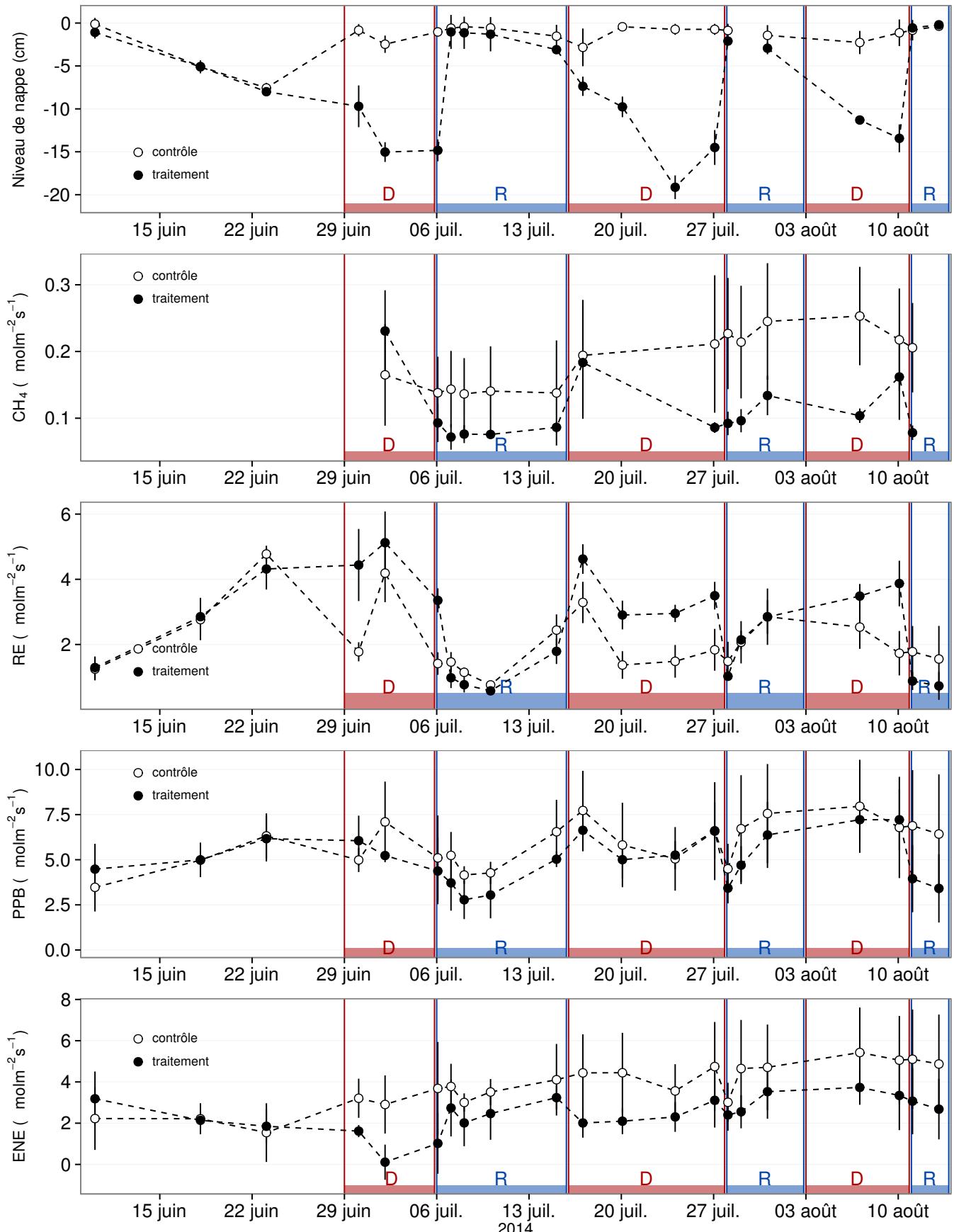


FIGURE 4.4 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.

1642 d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle (Figure 4.4–A).

1643 Les flux de CH₄ moyen s'étendent de 0,07 à 0,34 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux du groupe
1644 de contrôle, à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe
1645 traité, leurs moyennes respectives sur l'ensemble des mesures étant de 0,20 ± 0,06 et
1646 0,11 ± 0,05 µmol m⁻² s⁻¹ respectivement. Les émissions du groupe de contrôle tendent
1647 à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, quoique moins mar-
1648 quée, est également visible pour le groupe traité. Concernant les cycles de dessicca-
1649 tion/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs, même s'il
1650 semble que l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Figure 4.4–B) Cette re-
1651 lation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'apparaît cependant pas
1652 sur l'ensemble des données (Figure 4.5–B) Un pic d'émission de CH₄ est également à
1653 noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

1654 La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.4–C)).
1655 Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des deux
1656 groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue. Pen-
1657 dant les phases de dessiccation, les valeurs du groupe traité sont systématiquement supé-
1658 rieures, de 1,5 à 1,8 µmol m⁻² s⁻¹ en moyenne par phase, par rapport à celle du groupe
1659 de contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux entre les deux
1660 groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du groupe de contrôle
1661 à être au dessus de celle du groupe traité. La RE du groupe traité est systématiquement
1662 plus faible pendant les phases de réhumectations que pendant les phases de dessicca-
1663 tions. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et 3,86 ± 0,80 µmol m⁻² s⁻¹
1664 pour les groupes de contrôle et traité pendant les phases de dessiccation et 1,70 ± 0,62
1665 et 1,51 ± 0,98 µmol m⁻² s⁻¹ pendant les phases de réhumectation.

1666 Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m⁻² s⁻¹.

1667 Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.4–D).
1668 La première phase de dessiccation fait passer la PPB du groupe de contrôle au dessus
1669 du groupe traité. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors des phases
1670 de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes respectives

4.4. Discussion

1671 de $6,35 \pm 2,19$ contre $5,80 \pm 2,20$ pour le groupe de contrôle et de $5,95 \pm 1,46$ contre
1672 $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe traité.

1673 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, elles
1674 ont tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant
1675 laquelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe de
1676 contrôle est systématiquement supérieure à celle du groupe de traitement (Figure 4.4–
1677 E). L'évolution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la
1678 période de mesure avec pour le groupe traité une diminution récurrente de l'ENE au
1679 début de chaque phase de dessiccation.

1680 4.3.3 tendances générales

1681 Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la
1682 nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.5–G,H).
1683 La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau
1684 de la nappe (Figure 4.5–C,D). La PPB par contre ne montre aucune tendance claire
1685 quelle que soit l'expérimentation. On peut malgré tout noter que les valeurs de PPB les
1686 plus faibles correspondent aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.5–E,F). Pour
1687 le méthane, que ce soit pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se
1688 dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.5–A,B).

1689 4.4 Discussion

1690 4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ*

1691 Les flux moyen de CH_4 mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations
1692 font partie des valeurs hautes mesurées sur le terrain. Certaines campagnes dépassent
1693 nettement, en faisant plus que doubler, le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesuré en
1694 2014 sur la tourbière de La Guette.

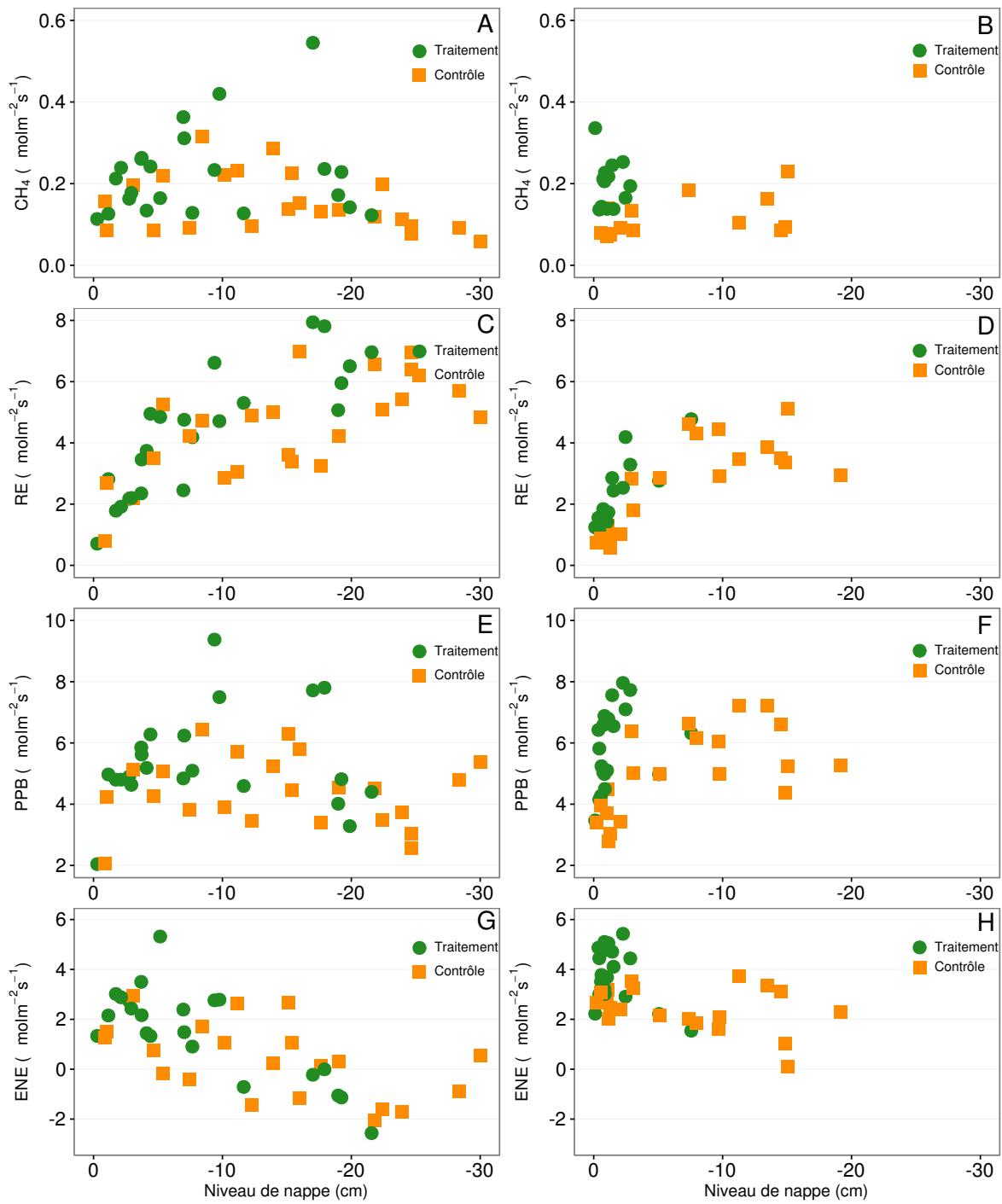


FIGURE 4.5 – Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe

4.4. Discussion

1695 Pour le CO₂ les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurée sur la
1696 tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation A, l'ENE moyen est plus faible que
1697 celui mesuré sur le terrain la même année : 0,81 contre 2,85 µmol m⁻² s⁻¹. Pour l'expé-
1698 rimentation B en revanche l'ENE moyen vaut 0,71 µmol m⁻² s⁻¹ ce qui est relativement
1699 proche de celui mesuré sur le terrain : 2,93 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux de RE et de PPB
1700 sont moins fort que les flux mesurés sur le terrain mais restent dans leur gamme de
1701 valeurs. Ces comparaisons sont par ailleurs à relativiser puisque les mesures de flux
1702 n'ont pas nécessairement lieu aux mêmes moment de la journée.

1703 Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux me-
1704 surés sur le terrain, mais légèrement plus faible : les maxima moyens mesurés dans les
1705 mésocosmes sont d'environ 7,5 pour des valeurs de 13 µmol m⁻² s⁻¹ mesuré directement
1706 sur la tourbière.

1707 4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de 1708 gaz

1709 Les résultats de ces deux expérimentations montrent clairement une augmentation
1710 de la RE quand le niveau de la nappe diminue. Ceci est en accord avec les résultats
1711 d'autres études que ce soit in-situ ([Ballantyne et al., 2014](#)) ou en mésocosmes ([Blodau](#)
1712 *et al.*, [2004](#); ?). Dans ces deux dernières publications, la baisse du niveau de la nappe
1713 diminue la PPB. Pas de variations claires de la PPB n'est visible dans les données
1714 présentées, même si une légère tendance semble émergée aux plus fortes profondeur de
1715 nappe pour l'expérimentation A, ces observations restent à confirmer. Cette absence
1716 d'effet du niveau de la nappe sur la PPB peut, peut être, être liée à la profondeur des
1717 mésocosmes (30 cm). En effet dans [Blodau et al. \(2004\)](#) et ?, les mésocosmes utilisés
1718 sont plus grands, 75 et 41 cm respectivement, ont permis d'abaisser le niveau de l'eau
1719 au delà de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois comme étant un seuil
1720 au delà duquel son observés des changements importants ([Blodau et al., 2004](#); [Peichl](#)
1721 *et al.*, [2014](#)). Ce seuil est expliqué comme étant la limite au delà de laquelle les forces
1722 de capillarités ne permettent plus d'alimenter en eau les sphaignes ([Rydin et Jeglum](#),

1723 2013c; Ketcheson et Price, 2014). Il résulte des constats précédents qu'une baisse du
1724 niveau de nappe, faisant augmenter la RE et ne changeant pas ou peu la PPB, conduit à
1725 une baisse de l'ENE. Cette diminution de l'ENE est cohérente avec la littérature, que ce
1726 soit des expérimentations en mésocosmes (Aerts et Ludwig, 1997; Blodau et al., 2004),
1727 ou in-situ (Bubier et al., 2003; Sonnentag et al., 2010). Malgré tout l'extrapolation de
1728 ses résultats à d'autres situations n'est pas évidente car fortement fonction du contexte.
1729 D'autre études n'ont, par exemple, pas observé d'influence du niveau de la nappe sur
1730 la RE (Updegraff et al., 2001). Par ailleurs Laiho (2006) a montré l'importance du
1731 contexte et notamment celui de l'échelle de temps considéré qui peut impliquer des
1732 phénomènes différents et donc avoir des conséquences différentes.

1733 La dépendance entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe, devant conduire à une
1734 baisse des émissions quand le niveau de la nappe diminue, comme décrite dans Aerts et
1735 Ludwig (1997), Pelletier et al. (2007) ou Turetsky et al. (2008), n'a pas été clairement
1736 observée. Ce constat rejoins d'autres études dans lesquelles une relation inverse ou un
1737 absence de relation a été trouvé entre le CH₄ et le niveau de la nappe Kettunen et al.
1738 (1996); Bellisario et al. (1999); Treat et al. (2007). L'observation d'un pic de méthane
1739 suivant de quelques jours une phase de hausse du niveau de la nappe, est également
1740 rapportée par Kettunen et al. (1996). (**And so what ?**)

1741 4.4.3 Effet cycles multiples

₁₇₄₂ 5 Variation journalière de la respiration de
₁₇₄₃ l'écosystème (article)

₁₇₄₄

₁₇₄₅	5.1 Introduction	₁₇₄₆ 111
₁₇₄₇	5.1.1 Study sites	₁₇₄₈ 113
₁₇₄₉	5.1.2 Data acquisition	₁₇₅₀ 113
₁₇₅₁	5.1.3 Data synchronisation	₁₇₅₂ 114
₁₇₅₃	5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	₁₇₅₄ 114
₁₇₅₅	5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensi-	₁₇₅₆ 115
₁₇₅₇	tivity to temperature	₁₇₅₈ 115
₁₇₅₉	5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	₁₇₆₀ 115
₁₇₆₁	5.2 Résultats	₁₇₆₂ 116
₁₇₆₃	5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE	₁₇₆₄ 116
₁₇₆₅	5.2.2 Synchronisation RE et température du sol	₁₇₆₆ 117
₁₇₆₇	5.2.3 Équations utilisées	₁₇₆₈ 118
₁₇₆₉	5.2.4 Relation entre RE et la température	₁₇₇₀ 119
₁₇₇₁	5.2.5 Évolution du Q10	₁₇₇₂ 120
₁₇₇₃	5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit	₁₇₇₄ 122
₁₇₇₅	5.2.7 Caractérisation de la tourbe	₁₇₇₆ 122
₁₇₇₇	5.3 Discussion	₁₇₇₈ 122
₁₇₇₉	5.3.1 Différence de RE entre les différents sites	₁₇₈₀ 122
₁₇₈₁	5.3.2 Temps de latence entre température et RE	₁₇₈₂ 126
₁₇₈₃	5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore la	₁₇₈₄ 126
₁₇₈₅	représentation de la sensibilité de RE à la température	₁₇₈₆ 127

1767	5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	128
1768	5.3.5 La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à	
1769	la synchronisation	128
1770	5.4 Conclusions	129
1772		

1773 5.1 Introduction

1774 At a global scale, Ecosystem Respiration (ER) and photosynthesis are the most
1775 important fluxes between the atmosphere and the biosphere, accounting for 98 and
1776 123 PgC yr⁻¹, respectively (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer *et al.*, 2010). By
1777 contrast the fossil fuel and cement production flux is one order of magnitude lower, at
1778 7.8 PgC yr⁻¹ (Ciais *et al.*, 2014). Consequently, even small variations in the ecosystem
1779 fluxes may result in substantial changes in carbon (C) storage dynamics. This can have
1780 a significant effect on the global C budget, in particular on atmospheric C concentration.
1781 The C stock in natural ecosystems is divided into two pools : vegetation, which contains
1782 450 to 650 Pg C, and the soil which contains 1500 to 2400 Pg C (Prentice *et al.*, 2001;
1783 Eswaran *et al.*, 1993; Batjes, 1996). Across the world, the soil organic C (SOC) pool is
1784 spatially heterogeneous in terms of source and physical conditions, leading to variable
1785 storage rates between ecosystem types. Peatlands are efficient C storage ecosystems.
1786 They cover only 3 % of the global terrestrial area, but contain from 270 to 455 Pg C as
1787 SOC, i.e. from 10 to 30 % of the world's soil C (Gorham, 1991; Turunen *et al.*, 2002).
1788 Thus, peatlands are considered as a "hot spots" for SOC storage, and their evolution
1789 under current environmental changes deserves attention.

1790 As in many other terrestrial ecosystems, many factors affect ER variability in peat-
1791 lands : temperature, soil water content, vegetation, and substrate supply (Luo et Zhou,
1792 2006b). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown
1793 consequences on the C balance (Limpens *et al.*, 2008). ER is often related to tempe-
1794 rature : either to air temperature (e.g., ?), or soil temperature. The most commonly
1795 used soil temperatures are those at -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014; Görres *et al.*, 2014)
1796 and -10 cm (Kim et Verma, 1992; Zhu *et al.*, 2015). In some studies, different depths
1797 are used and the selected one depends on the goodness-of-fit (Günther *et al.*, 2014;
1798 Zhu *et al.*, 2015). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes.
1799 Even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists. In

5.1. Introduction

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.

1829 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
1830 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
1831 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
1832 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
1833 between nighttime and daytime ER.

1834 **5.1.1 Study sites**

1835 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
1836 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
1837 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
1838 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
1839 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
1840 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
1841 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
1842 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

1843 **5.1.2 Data acquisition**

1844 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
1845 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
1846 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
1847 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
1848 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
1849 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was
1850 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of
1851 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan
1852 in order to minimize concentration gradients ([Pumpanen et al., 2004](#)). Measurement
1853 lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well
1854 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

1855 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide

5.1. Introduction

1856 meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air
1857 temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,
1858 -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

1859 After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm
1860 diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical cha-
1861 racterisation.

1862 5.1.3 Data synchronisation

1863 The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each
1864 depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were
1865 different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement
1866 time was calculated for all depths at the corresponding CO₂ flux measurement time.
1867 Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until
1868 a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation
1869 time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature
1870 measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by
1871 selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative
1872 correlations caused by the phase shift were discarded.

1873 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)

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

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

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

1874 ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30

1875 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
1876 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
1877 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
1878 coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

1879 **5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER**
1880 **sensitivity to temperature**

1881 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
1882 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
1883 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
1884 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
1885 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
1886 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
1887 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
1888 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
1889 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
1890 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
1891 assess the significance of the differences between day and night measurements.

1892 **5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat**

1893 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
1894 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
1895 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
1896 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
1897 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
1898 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
1899 were calculated as follows :

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

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

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

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

₁₉₀₀ Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
₁₉₀₁ the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
₁₉₀₂ analyser (Thermo Flash analyser).

₁₉₀₃ 5.2 Résultats

₁₉₀₄ 5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE

₁₉₀₅ Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
₁₉₀₆ which was 20.8 ± 7.4 °C, (Figure 5.1 – H). The lowest mean temperature and amplitude
₁₉₀₇ were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C (Figure 5.1 – E). In LDM and FRN, the mean surface
₁₉₀₈ air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C (Figure 5.1 – F,
₁₉₀₉ G) Surface air temperature was the highest in FRN.

₁₉₁₀ At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
₁₉₁₁ 14.1 ± 1.5 °C and 20.3 ± 1.7 °C respectively, whereas the opposite was observed in FRN
₁₉₁₂ and LDM with 16.3 ± 2.4 °C and 15.9 ± 1.0 °C respectively. Mean soil temperatures
₁₉₁₃ were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
₁₉₁₄ the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
₁₉₁₅ Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
₁₉₁₆ large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
₁₉₁₇ amplitude.

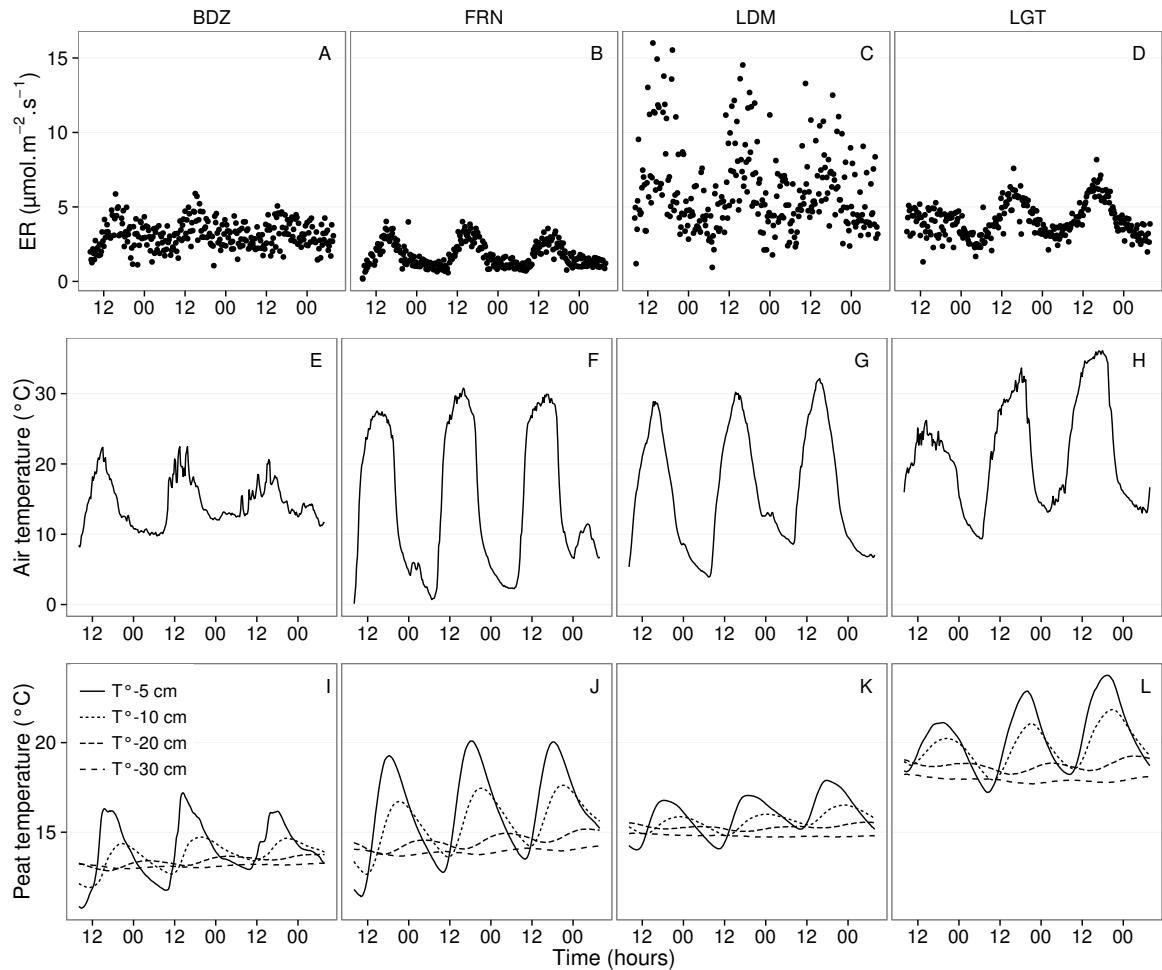


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

1918 In terms of ER, mean and variability were the lowest in FRN among all sites (1.75
 1919 $\pm 0.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – B). The highest variability and mean ER ($6.13 \pm$
 1920 $2.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – C) were observed in LDM. On this site replicates had
 1921 different behaviours even though they were close to each other and in a similar environ-
 1922 ment. In BDZ and LGT, ER mean values were 3.12 ± 0.92 and $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1923 respectively (Figure 5.1 – A, B)

1924 5.2.2 Synchronisation RE et température du sol

1925 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
 1926 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
 1927 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature

5.2. Résultats

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

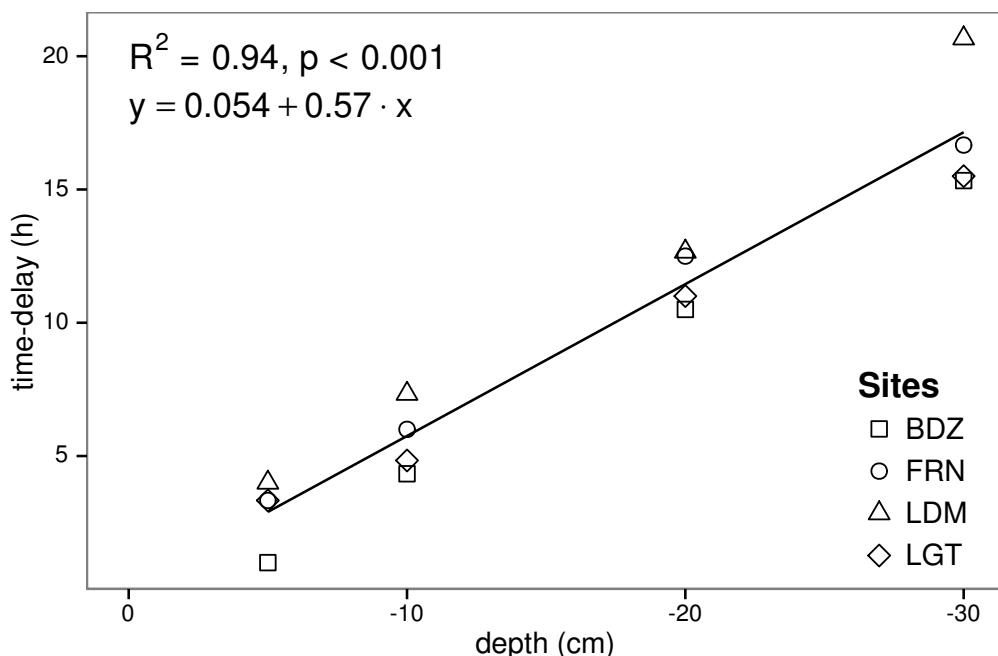


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

5.2.3 Équations utilisées

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

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

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

1942 whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
 1943 most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the differ-
 1944 ences between equations were small, however, we will describe the exponential model
 1945 in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
 1946 ER-temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
 1947 This will allow the comparison of the results of our study to others.

1948 5.2.4 Relation entre RE et la température

1949 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
 1950 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
 1951 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
 1952 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
 1953 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
 1954 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement

5.2. Résultats

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

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

5.2.5 Évolution du Q₁₀

The Q₁₀ 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 Q₁₀ 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 Q₁₀ values fell almost to 0, while for non-synchronised data Q₁₀ values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q₁₀ values estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of

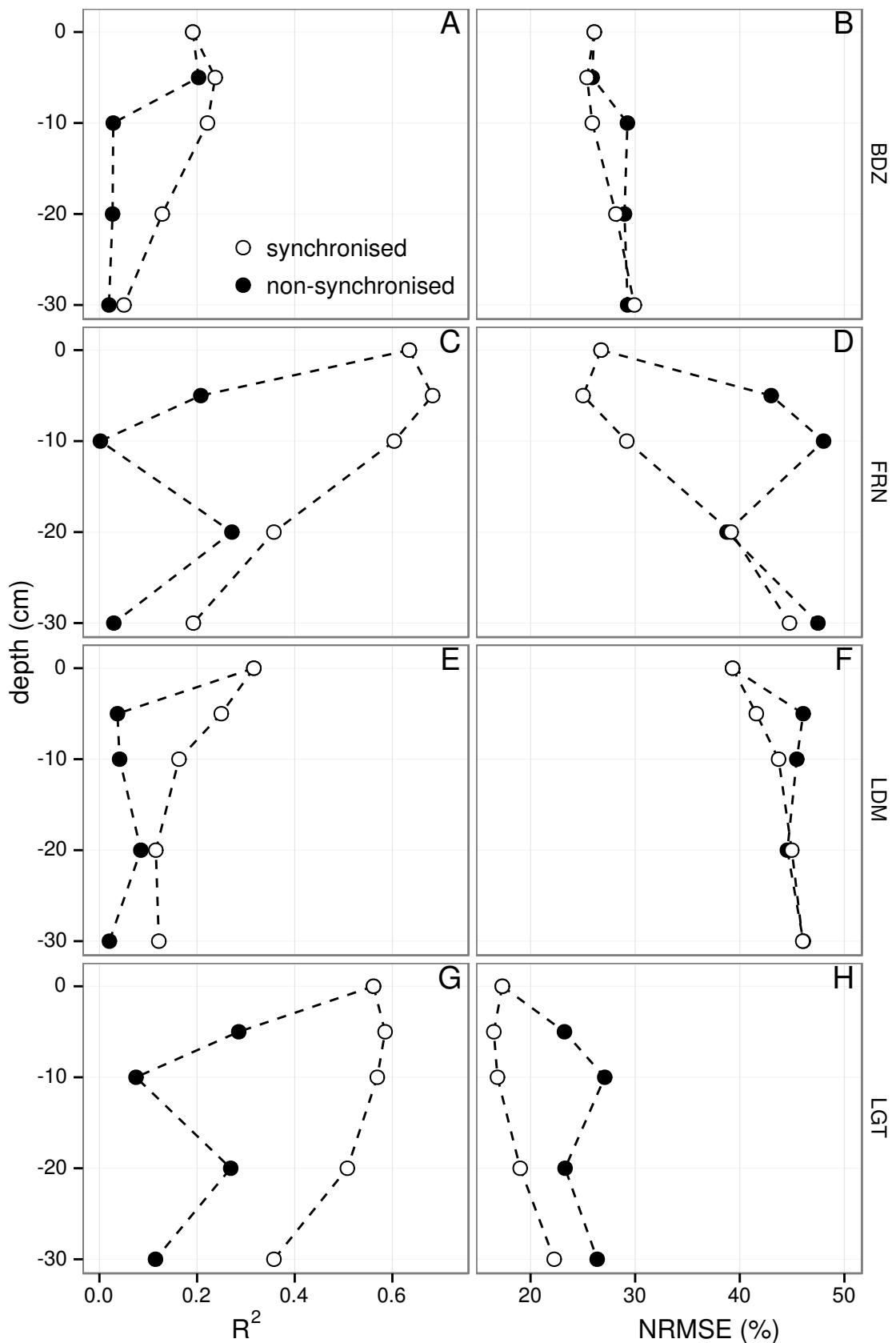


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

5.3. Discussion

1983 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
1984 non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either de-
1985 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
1986 values (Figure 5.4).

1987 5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit

1988 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
1989 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
1990 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
1991 differences : $p < 0.001$ with and $p < 0.01$ without synchronisation respectively. The
1992 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5
1993 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using
1994 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a
1995 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all
1996 the other cases.

1997 5.2.7 Caractérisation de la tourbe

1998 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
1999 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at
2000 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

2001 5.3 Discussion

2002 5.3.1 Différence de RE entre les différents sites

2003 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2004 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2
2005 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present

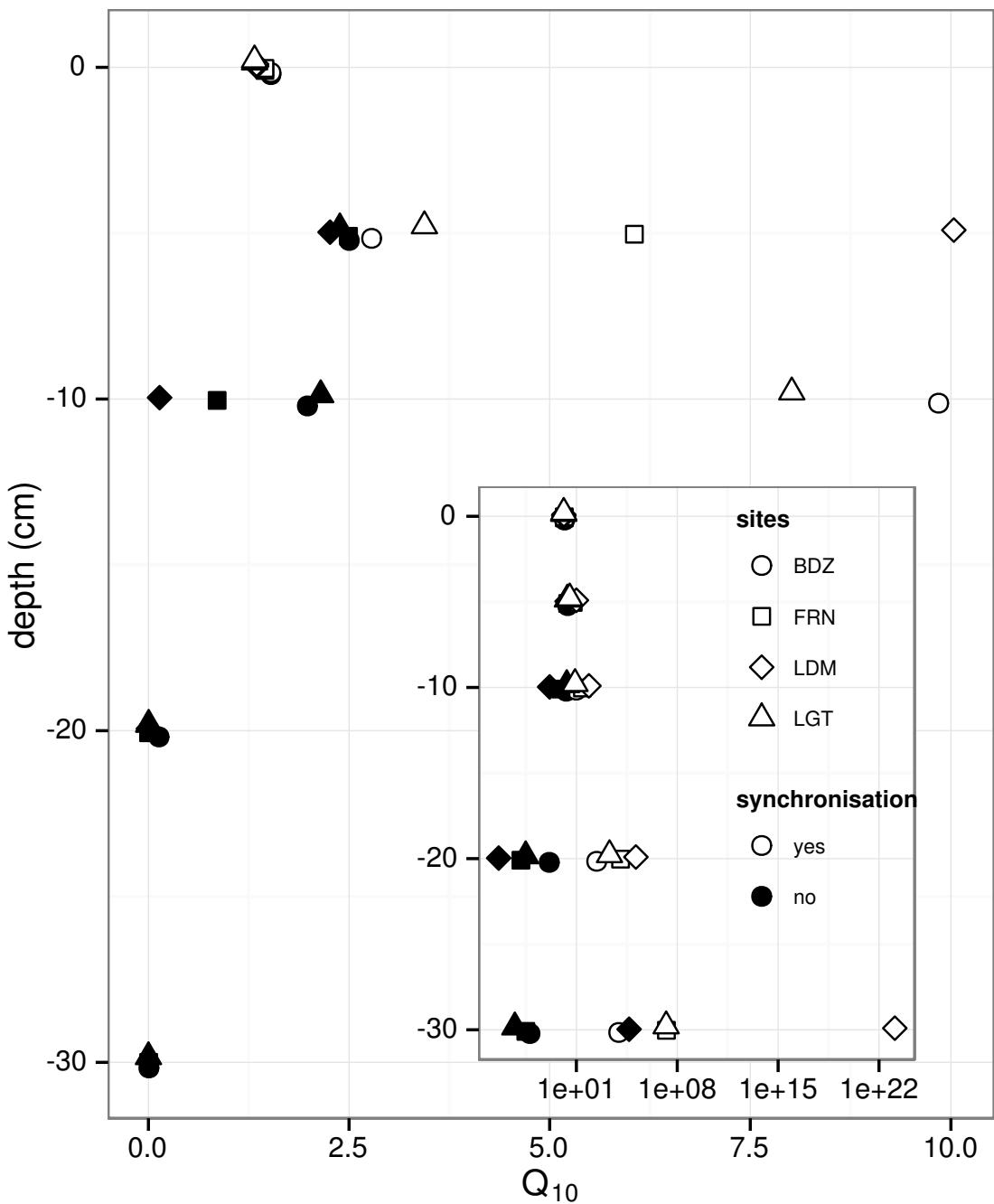


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

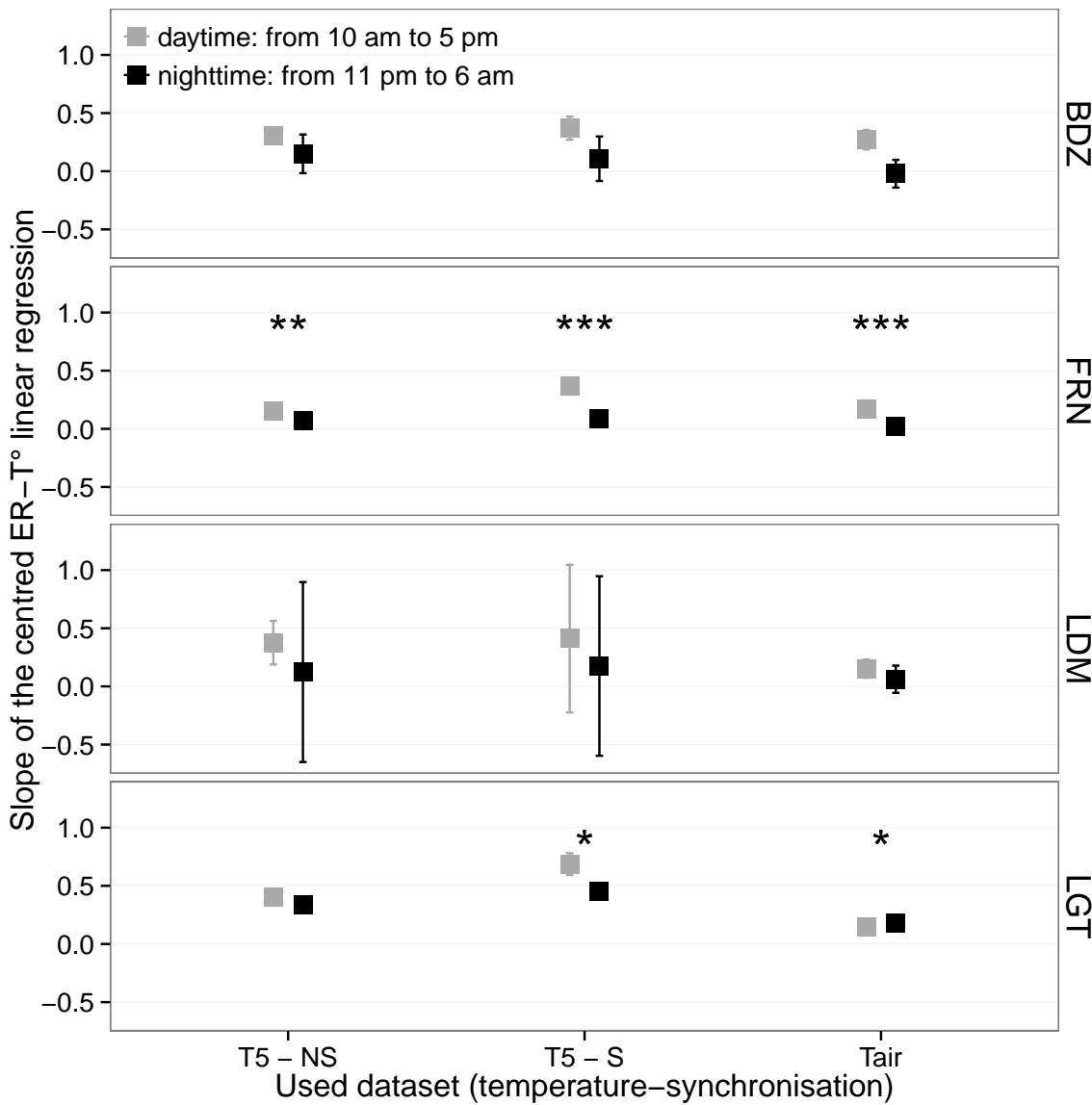


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

Tableau 5.2 – Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, 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	0.1	0.96	0.92	0.04	0.04	0.10
15–20	2.92	44.95	6.23	0.23	0.95	0.82	0.13	0.05	0.11
20–25	3.14	39.01	5.31	0.23	0.93	0.90	0.04	0.07	0.16
25–30	2.50	31.15	4.28	0.13	0.89	0.86	0.03	0.11	0.24
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

5.3. Discussion

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

5.3.2 Temps de latence entre température et RE

Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The 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

2034 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2035 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the
2036 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2037 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2038 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2039 fluxes.

2040 **5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore**
2041 **la représentation de la sensibilité de RE à la température**

2042 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2043 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2044 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2045 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2046 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2047 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2048 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2049 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-
2050 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2051 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the
2052 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases
2053 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.
2054 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion
2055 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a
2056 phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher
2057 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-
2058 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values
2059 than those using surface air temperature.

2060 **5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit**

2061 The significant differences observed between daytime and nighttime measurements
2062 corroborate other studies in which these differences were found using chamber tech-
2063 niques ([Juszczak et al., 2012](#); [Darenova et al., 2014](#)). The fact that some sites show
2064 significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be
2065 linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature
2066 amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between
2067 plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day
2068 and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the
2069 greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the syn-
2070 chronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the
2071 model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$).

2072 **5.3.5 La sensibilité du Q₁₀ à la profondeur de la température
2073 et à la synchronisation**

2074 In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} values calculated with non-synchronised data
2075 in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 ([Raich et Schlesinger,
2076 1992](#)). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship
2077 between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term
2078 evolution. A similar behaviour was found by [Pavelka et al. \(2007\)](#) even if this Q_{10}
2079 decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely
2080 an increase in Q_{10} values with depth ([Graf et al., 2008](#)). This apparent contradiction
2081 may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of
2082 the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation
2083 also led to meaningless high Q_{10} values because synchronisation can explain a higher
2084 proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude
2085 decreases with depth because of soil dampening.

2086 5.4 Conclusions

2087 We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different
2088 depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every
2089 centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account
2090 these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10
2091 centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between
2092 daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist
2093 in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature am-
2094 plitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical
2095 coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations
2096 ([Vargas *et al.*, 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it
2097 cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties,
2098 or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different
2099 depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small
2100 solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be
2101 carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature pro-
2102 file and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may
2103 be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

²¹⁰⁴ Synthèse et perspectives

5.5. Bilan du bilan (de C) ?

2105 L'étude des flux de carbone dans les écosystèmes tourbeux est complexe car assu-
2106 jetti à des facteurs de contrôle dont la prépondérance varie fortement selon l'échelle
2107 considérée et les conditions environnementales.

2108 5.5 Bilan du bilan (de C) ?

2109 Malgré tout les observations réalisées sur la tourbière de La Guette ont permis de
2110 mettre en évidence des flux de CO₂ particulièrement fort que ce soit pour la RE ou la
2111 PPB. Cette force des flux de CO₂ est probablement liée à sa situation géographique
2112 locale et globale : une tourbière de plaine située à basse latitude et à ses problématiques
2113 de drainage et d'envahissement par une végétation vasculaire. Ainsi la saisonnalité plus
2114 faible qu'en montagne permet aux flux de rester fort pendant une période de l'année
2115 plus importante. Ces flux importants entraînent des variations forte en terme de bilan
2116 selon les méthodologies employées, il est cependant probable que la tourbière de La
2117 Guette fonctionne actuellement comme une source de carbone.

2118 L'estimation du bilan à l'échelle saisonnière ne permet pas de reproduire les va-
2119 riations journalières, l'estimation du modèle pendant les 3 jours de mesures haute
2120 fréquence réalisés en 2013 est largement supérieure aux valeurs mesurées (Figure 5.6)

2121 La prise en compte de la végétation reste une difficulté importante, l'observation
2122 répétée nécessitant des mesures non destructives, souvent imprécises ou très coûteuses
2123 en temps. Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone
2124 sont celle où les herbacées sont dominantes.

2125 5.6 L'hydrologie

2126 L'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette n'a pas pu
2127 être mis en évidence de part une pluviométrie forte et un niveau de nappe toujours
2128 important. Les expérimentations

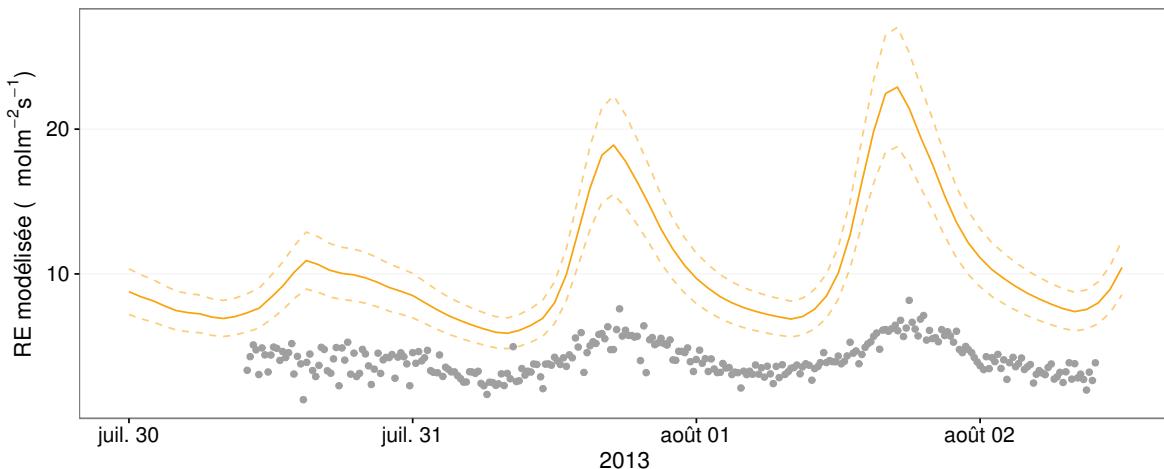


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013

²¹²⁹ 5.6.1 Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches ²¹³⁰ qui précèdent le BdC

²¹³¹ (lien chap 3 et 4)

²¹³² Les prendre en compte amélioreraient-il les modèles
²¹³³ modèles globaux ? **limitations des équations** : Plus généralement, la majorité
²¹³⁴ des tourbières sont sous la neige une partie de l'année, ce qui n'arrive que rarement sur
²¹³⁵ la tourbière de La Guette et une partie possède également des zones d'eau libre, qui
²¹³⁶ n'existent pas sur ce site.

²¹³⁷ modèles globaux et profondeur de tourbe

²¹³⁸ 5.7 Ouverture vers d'autre méthodes de me- ²¹³⁹ Sures

²¹⁴⁰ — chambre automatique (lien chap 5, et chap 3 ?)
²¹⁴¹ — tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3 ?)

²¹⁴² 5.8 perspectives

²¹⁴³ La suite du projet CARBIODIV permettra peut être de mettre en évidence l'effet
²¹⁴⁴ de la restauration.

²¹⁴⁵ Un partenariat avec le LSCE commencé pendant ces travaux devra permettre de
²¹⁴⁶ valoriser ces données à des échelles plus importante. Des données on d'ors et déjà été
²¹⁴⁷ envoyée à Chloé XX qui développe un code "tourbière" dans le modèle ORCHIDEE.

²¹⁴⁸ L'installation prochaine d'une tour eddy covariance sur le site permettra de com-
²¹⁴⁹ parer ce bilan à des mesures plus haute fréquence.

2150 Bibliographie

- 2151 AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
2152 trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
2153 *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- 2154 ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
2155 CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
2156 *chemistry*, 44(2):163–186.
- 2157 ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
2158 NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
2159 for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- 2160 ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
2161 for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
2162 *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- 2163 ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
2164 CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
2165 (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
2166 *Sci.*, 37(1):117.
- 2167 ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
2168 *Geophysics Series*. Academic Press.
- 2169 AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITILA,
2170 E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
2171 in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- 2172 BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
2173 Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
2174 thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- 2175 BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil*
2176 *Sci.*, 47(2):151–163.
- 2177 BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMEILLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
2178 RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,
2179 CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGO-
2180 LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
2181 C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
2182 take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- 2183 BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
2184 on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
2185 91.

- 2186 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2187 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2188 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2189 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2190 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2191 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2192 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2193 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2194 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2195 BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydroche-
2196 mical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- 2197 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2198 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2199 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2200 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2201 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2202 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2203 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
2204 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
2205 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2206 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
2207 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
2208 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
2209 9(4):455–470.
- 2210 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
2211 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2212 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
2213 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
2214 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell
2215 Environ.*, 33(3):394–407.
- 2216 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
2217 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
2218 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
2219 WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
2220 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
2221 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
2222 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2223 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
2224 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
2225 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
2226 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.

- 2227 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
2228 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
2229 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
2230 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
2231 pages 847–940.
- 2232 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).
2233 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2234 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
2235 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
2236 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
2237 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovern-*
2238 *mental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2239 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
2240 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2241 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
2242 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
2243 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2244 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
2245 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2246 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).
2247 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive
2248 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2249 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
2250 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2251 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
2252 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
2253 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2254 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations
2255 in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*,
2256 123:263–269.
- 2257 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
2258 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2259 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
2260 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2261 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
2262 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- 2263 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
2264 Trans Tech Pub., Rockport, MA.

- 2265 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
2266 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2267 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
2268 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 2269 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
2270 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
2271 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2272 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
2273 *Sols et Environnement, (2e édn)*, volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
2274 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2275 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
2276 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
2277 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2278 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
2279 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2280 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
2281 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
2282 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2283 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
2284 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
2285 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2286 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
2287 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
2288 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2289 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
2290 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et
2291 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
2292 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
2293 *nology*, 22(7):1–17.
- 2294 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
2295 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 2296 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
2297 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
2298 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2299 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
2300 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- 2301 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
2302 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.

- 2303 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
2304 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2305 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
2306 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
2307 1(11):763–766.
- 2308 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
2309 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
2310 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
2311 4(5):803–816.
- 2312 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
2313 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &
2314 Evolution*, 14(10):385–388.
- 2315 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
2316 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2317 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,
2318 BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
2319 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
2320 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISIN-
2321 GER, A., SEGGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
2322 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
2323 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
2324 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2325 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
2326 mire conservation group.
- 2327 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
2328 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
2329 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2330 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
2331 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
2332 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 2333 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance
2334 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using
2335 comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2336 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
2337 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL,
2338 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓT-
2339 TIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN,
2340 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
2341 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et
2342 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
2343 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.

- 2344 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-
2345 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2346 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
2347 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohydrology*,
2348 7(2):771–782.
- 2349 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
2350 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
2351 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2352 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
2353 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2354 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
2355 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 2356 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
2357 19(4):409–421.
- 2358 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
2359 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
2360 2011–2024.
- 2361 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
2362 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
2363 820, pages 37–51.
- 2364 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
2365 Jyskä.
- 2366 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
2367 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2368 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss
2369 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- 2370 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
2371 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
2372 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*,
2373 5(2):1475–1491.
- 2374 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
2375 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
2376 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2377 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
2378 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.*
2379 *Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 2380 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
2381 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
2382 317.

- 2383 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in
2384 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.
2385 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2386 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
2387 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
2388 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis*
2389 and *Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2390 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
2391 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
2392 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2393 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
2394 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
2395 Press, Burlington.
- 2396 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
2397 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
2398 Burlington.
- 2399 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
2400 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
2401 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2402 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
2403 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
2404 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2405 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
2406 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
2407 SEN, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
2408 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
2409 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 2410 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
2411 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
2412 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2413 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
2414 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2415 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
2416 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
2417 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 2418 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon
2419 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming
2420 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–
2421 1111.

- 2422 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2423
- 2424 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
2425 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2426 PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et
2427 STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- 2428
- 2429 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
2430 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2431 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
2432 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
2433 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2434 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
2435 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
2436 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
2437 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2438 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
2439 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed,
2440 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2441 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
2442 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
2443 527.
- 2444 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
2445 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2446 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios :
2447 Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
2448 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2449 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
2450 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
2451 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGH-
2452 TON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
2453 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.
- 2456
- 2457 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
2458 S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE,
2459 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG,
2460 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.
- 2462

- 2463 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
2464 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- 2465 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
2466 *et collines*. Forêt privée française.
- 2467 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
2468 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
2469 *qu'amendée en 1982 et 1987.*
- 2470 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
2471 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 2472 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
2473 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2474 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
2475 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
2476 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
2477 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2478 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Adaptations to the peatland habitat. In *The biology*
2479 *of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 2480 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
2481 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2482 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Productivity and peat accumulation. In *The biology*
2483 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2484 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
2485 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2486 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO₂ emissions
2487 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,
2488 39B(1-2):140–154.
- 2489 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
2490 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
2491 23(2):126–131.
- 2492 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
2493 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev*, 43(4):449–528.
- 2494 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
2495 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
2496 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
2497 303(5656):353–356.
- 2498 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
2499 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
2500 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.

- 2501 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,
2502 Jyväskylä, Finland.
- 2503 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
2504 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
2505 9(2):278–287.
- 2506 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
2507 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 2508 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
2509 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 2510 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
2511 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
2512 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2513 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
2514 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
2515 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- 2516 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
2517 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
2518 118(1-3):371–387.
- 2519 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
2520 DEN, J. W. et MCGUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
2521 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
2522 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 2523 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
2524 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
2525 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 2526 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
2527 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
2528 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 2529 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
2530 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
2531 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
2532 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 2533 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-
2534 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
2535 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 2536 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
2537 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
2538 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 2539 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
2540 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.

- 2541 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
2542 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 2543 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
2544 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
2545 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- 2546 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
2547 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
2548 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
2549 120.
- 2550 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
2551 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
2552 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 2553 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
2554 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
2555 94.
- 2556 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
2557 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
2558 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2559 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
2560 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 2561 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
2562 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
2563 44(5):907–920.
- 2564 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
2565 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
2566 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
2567 ries Washington, DC.
- 2568 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
2569 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2570 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février
2571 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland
2572 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

Index

A

2573 atterrissage 11

C

2575 carbone

2577 stock 12

2578 changements globaux 2, 14

E

2580 échange net de l'écosystème

2581 contrôle 21

P

2583 paludification 11

2584 photosynthèse 17

2585 production primaire brute

2586 contrôle 21

R

2588 respiration 18

2589 de l'écosystème 18

2590 contrôle 20

2591 du sol 18

S

2593 services écologiques 3

T

2595 tourbières 8–16

2596 distribution 11

2597 formation 11

2598 surface 10

2599 utilisation 14

2600 tourbification 10

Z

2601 zone humide 8

₂₆₀₃ Annexes

₂₆₀₄ A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

₂₆₀₅ B protocole végétation

₂₆₀₆ Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
₂₆₀₇ place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
₂₆₀₈ pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
₂₆₀₉ place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
₂₆₁₀ mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

₂₆₁₁ **La strate arbustive**

₂₆₁₂ Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
₂₆₁₃ mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
₂₆₁₄ jusqu'au sommet de l'individu.

₂₆₁₅ **La strate herbacée**

₂₆₁₆ Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
₂₆₁₇ les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
₂₆₁₈ les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
₂₆₁₉ permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
₂₆₂₀ ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

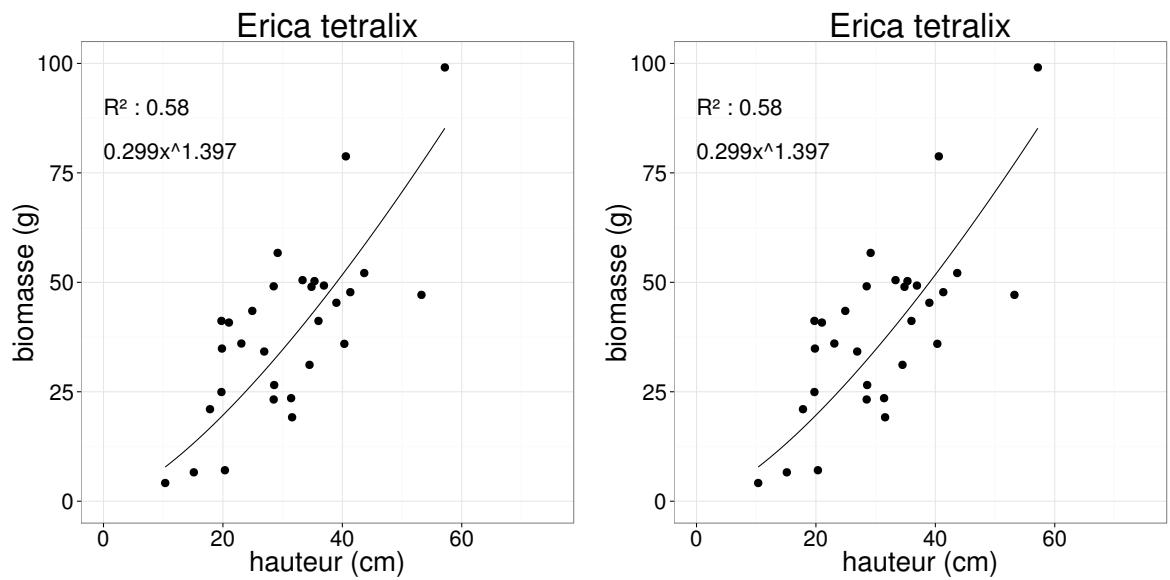


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

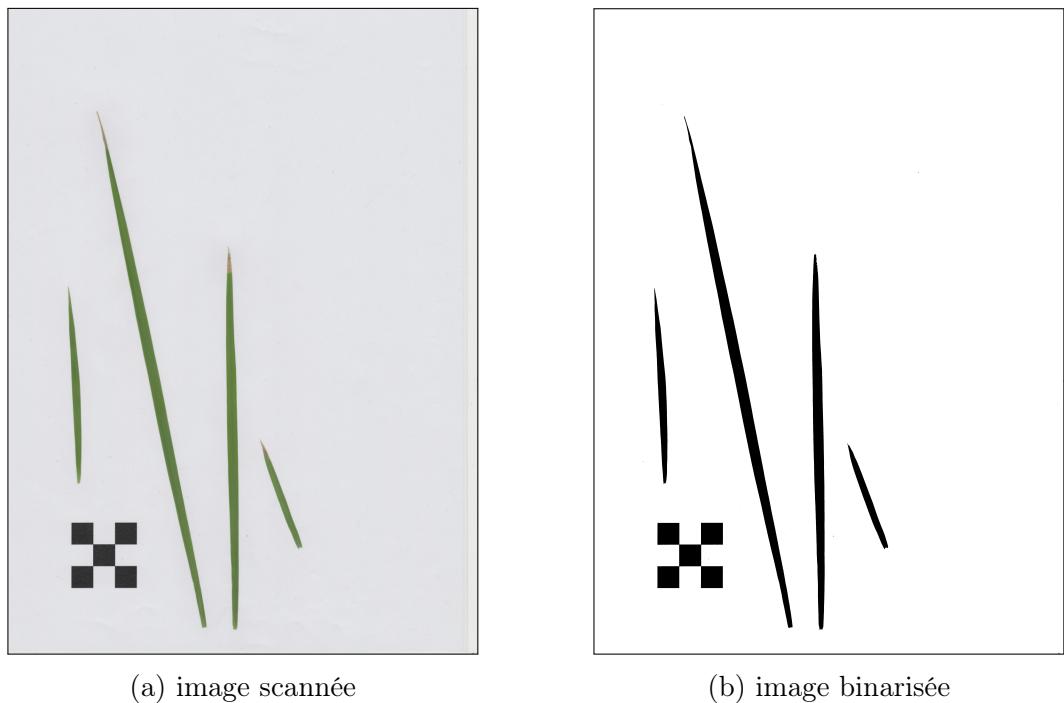
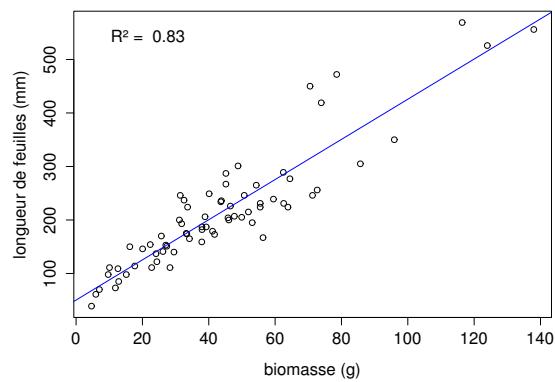
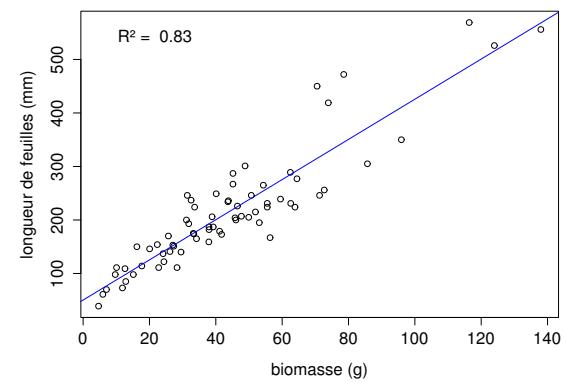


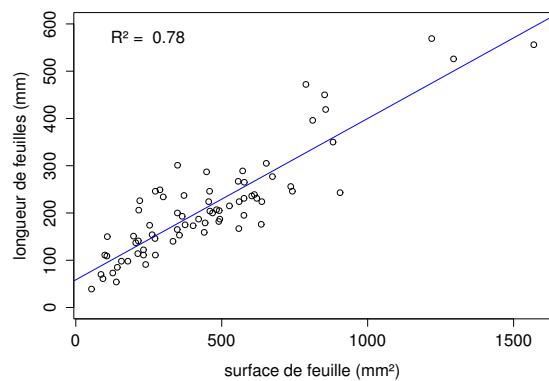
FIGURE 9 – Scanne des feuilles



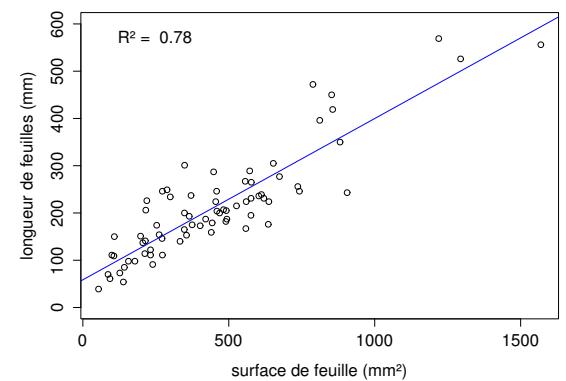
(a) *Molinia caerulea* – biomasse



(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

₂₆₂₂ C CARBIODIV

₂₆₂₃ D package m70r

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

Résumé : (1700 caractères max.)

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

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

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

[Titre de la thèse (en anglais)]

Résumé : (1700 caractères max.)

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

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

Mots clés : mot 1, mot 2, ...