

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	20
1.2.1 GES et Tourbières	20
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	21
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	25
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	35
1.3 Objectifs du travail	37
2 Sites d'études et méthodologies employées	39
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
2.2 Autres sites du service national d'observation	45
2.3 Mesures de flux de gaz	46
2.3.1 Les mesures de CO ₂	46
2.3.2 Les mesures de CH ₄	48
2.3.3 Le calcul des flux	50
2.4 Facteurs contrôlants	50
2.4.1 acquisitions automatisées	50
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	53
3.1 Introduction	54
3.2 Procédure expérimentale et analytique	55
3.2.1 Méthodes de mesures	55
3.2.2 Modélisation du bilan de C	57
3.3 Résultats	62
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	62
3.3.2 Sélection des modèles	67

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

5.3.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	126
5.3.5	La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à la synchronisation	126
5.4	Conclusions	127
Conclusions et perspectives		129
5.5	Bilan du bilan (de C) ?	130
5.6	L'hydrologie	130
5.6.1	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui pré- cèdent le BdC	131
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures	131
5.8	perspectives	132
Références bibliographiques		143
Index		144
Annexes		145
A	Photos supplémentaires	146
B	protocole végétation	146
C	CARBODIV	149
D	package m70r	149

Liste des figures

1.1	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013b)	11
1.2	Global distribution of peatlands	12
1.3	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après Manneville (1999)	13
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006)	18
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 ^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).	19
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	22
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	26
1.9	Productivités moyennes des espèces de sphaignes 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)	28
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	34
2.1	Site d'études SNOT	40
2.2	Carte de la tourbière de La Guette	42
2.3	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	43
2.4	Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	44
2.5	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	44
2.6	Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014	45
2.7	Mesures de CO ₂	47
2.8	SPIRIT	49

3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.	55
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)	60
3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	61
3.4	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	62
3.5	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5 , -30 , -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015	63
3.6	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	63
3.7	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	64
3.8	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	64
3.9	Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.	65
3.10	Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	67
3.11	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant	68
3.12	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1	69
3.13	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3	71
3.14	RE modèles avec Tair	73
3.15	RE modèles avec Tair	74
3.16	CH ₄ modèle H	74
3.17	Flux de CO ₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2	77
3.18	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	78
3.19	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	78
3.20	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3	81
3.21	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	82
3.22	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	83
4.1	Prélèvement des mésocosmes	95
4.2	Schéma d'un mésocosme	96
4.3	Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH 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.	97
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.	100
4.5	Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe	103

5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	115
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	116
5.3	Profile of R^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.	119
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).	121
5.5	Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature ($T5 - NS$), synchronised data at -5 cm depth temperature ($T5 - S$), and non-synchronised data at air temperature (T_{air}).	122
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013	131
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	146
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	147
9	Scanne des feuilles	147
10	Calibration de la biomasse herbacées pour <i>molinia Caerulea</i> (a), pour <i>erriophorum</i> (b) et de la surface de feuille pour <i>molinia Caerulea</i> (c), pour <i>erriophorum</i> (d) en fonction de la hauteur	148

Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	15
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	17
3.1	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	76
3.2	Bilan des flux en gCm ² an ¹	79
3.3	Bilan des flux en gCm ² an ¹	79
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.	80
3.5	Bilan des flux de CO ₂ en gCm ² an ¹ , en utilisant PPB-2 et RE-3	83
4.1	Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations	95
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).	117
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 $g.cm^{-3}$	123

₁ Introduction

2 Contexte général

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

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

De manière générale, parmi les flux de C mesurés entre la biosphère et l'atmosphère, la respiration et la photosynthèse sont les plus importants, 98 et 123 PgC/yr pour le flux de respiration globale (+ les feux) et la photosynthèse respectivement [Bond-Lamberty et Thomson \(2010\)](#); [Beer et al. \(2010\)](#). Pour comparaison les flux liés à la production 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 particulière-
31 ment 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 (CO₂
72 et CH₄) 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 dessiccation/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			
98	1.1	Les tourbières et le cycle du carbone	8
99	1.1.1	Zones humides et tourbières : définitions et terminologies . . .	8
100	1.1.2	Tourbières et fonctions environnementales	14
101	1.1.3	Les tourbières et les changements globaux	16
102	1.2	Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	20
103	1.2.1	GES et Tourbières	20
104	1.2.2	Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	21
105	1.2.3	Les facteurs majeurs contrôlant les flux	25
106	1.2.4	Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
107	1.2.5	Méthodologies, mesures et estimation des flux	35
108	1.3	Objectifs du travail	37
110			

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

1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

Définitions

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

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

ZONES HUMIDES :

«les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes², de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres.»

(Ramsar, 1987)

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

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

TOURBIÈRE :

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

TOURBIÈRE ACTIVE :

Écosystèmes dans lesquels un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur

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

TOURBE :

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

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

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

MATIÈRES ORGANIQUES :

Matières constituées d'un assemblage de composés ayant une ou plusieurs liaisons C-H. Ces matières sont composées de nombreux éléments dont des carbohydrates (sucres, cellulose ...), des composés azotés (protéines, acides aminés ...) et phénoliques (lignine ...), des lipides (cires, résines, ...) et d'autres³.

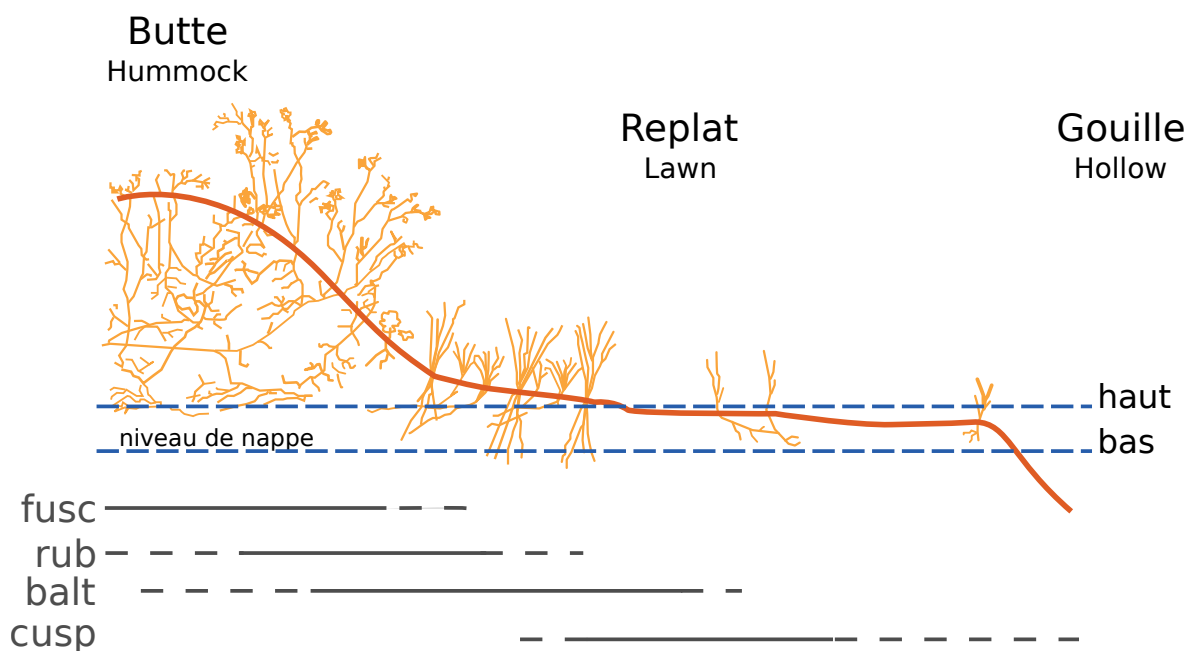


FIGURE 1.1 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013b)

165 Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

166 Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre
 167 certain écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
 168 tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par
 169 les tourbières à environ 4 000 000 km² (Lappalainen, 1996). Cette surface correspond
 170 à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont
 171 situés dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales
 172 (Strack, 2008) (Figure 1.2). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-
 173 sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique
 174 (Réf needed).

175 La formation des tourbières

176 L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permet-
 177 tant la formation des tourbières (Figure 1.3). Il s'agit pour le premier du comblement

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

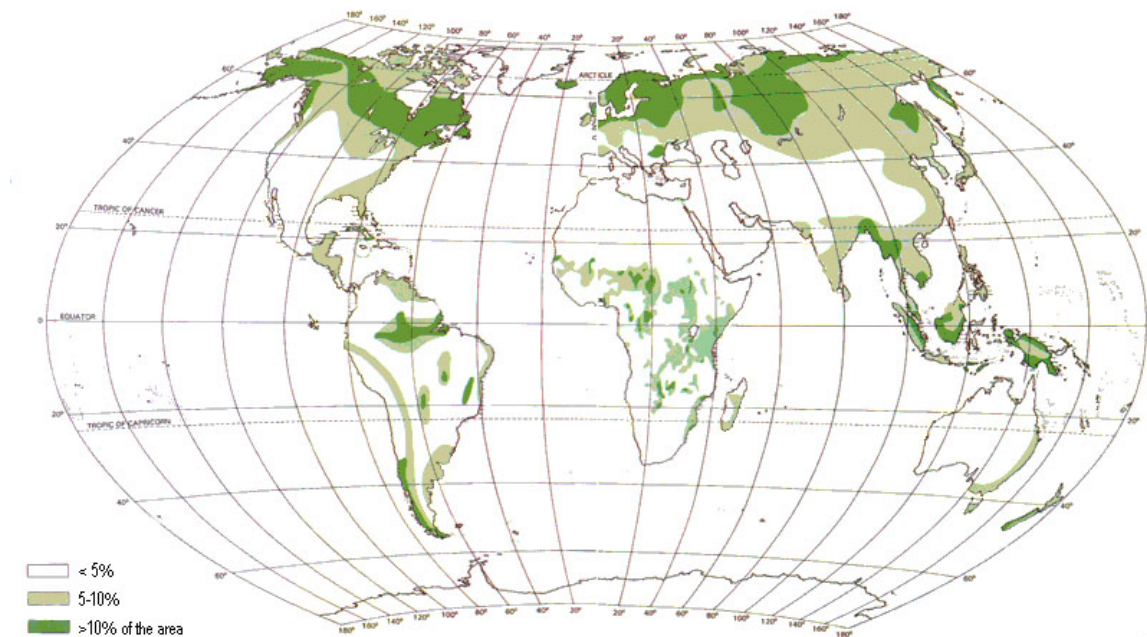


FIGURE 1.2 – Global distribution of peatlands

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

Classifications

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

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

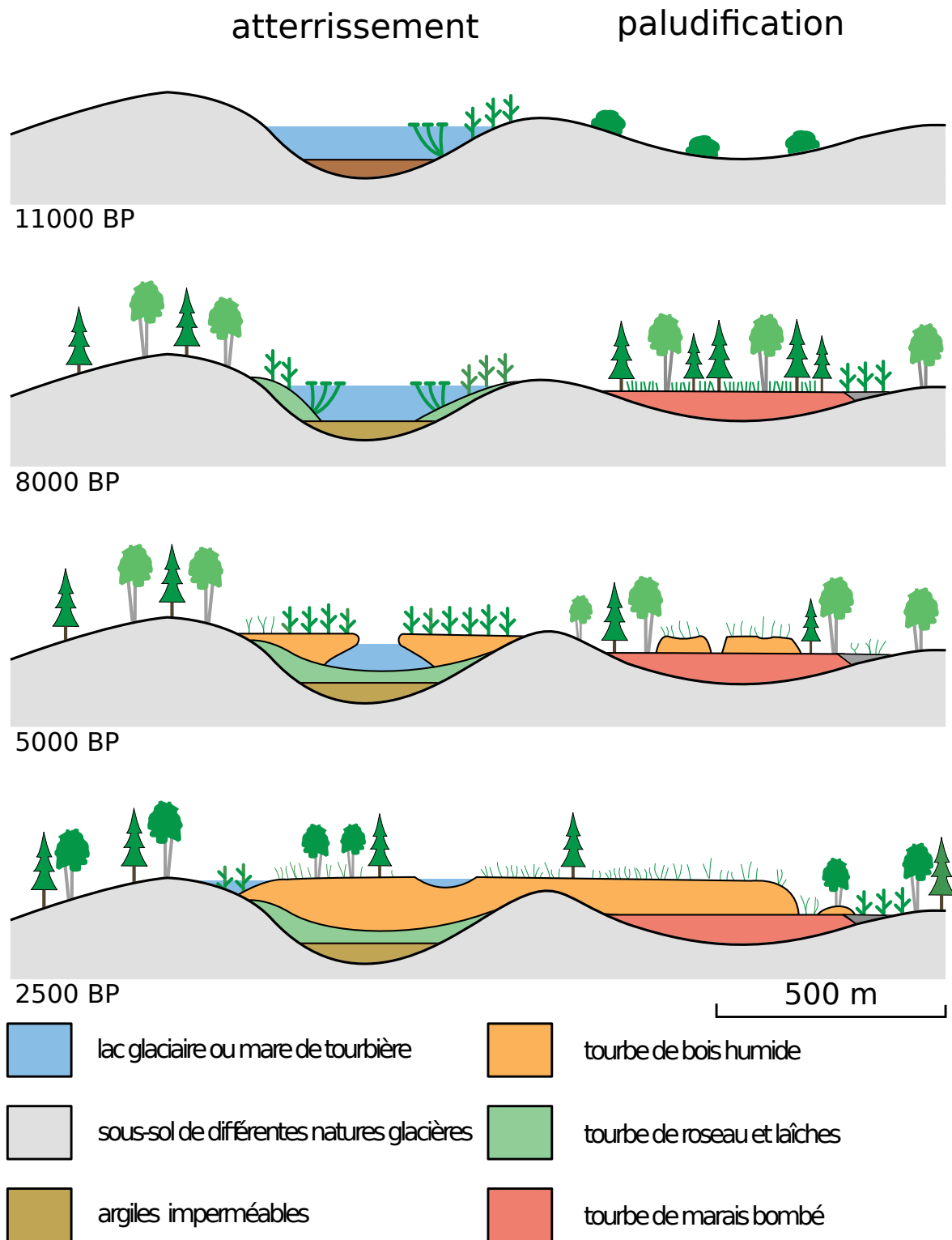


FIGURE 1.3 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après [Manneville \(1999\)](#)

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

1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

Biodiversité dans les tourbières

Les tourbières sont le siège d'une biodiversité importante et spécifique. Ainsi les Sphaignes, qui sont des bryophytes, (des mousses) sont caractéristiques des écosystèmes tourbeux. Ce sont des espèces dites ingénieures, capables de modifier l'environnement dans lequel elles vivent afin de l'adapter à leurs besoins. Les sphaignes sont ainsi capable d'abaisser le pH, de capter des nutriments et de les séquestrer et ce même quand elles n'en ont pas besoin afin d'empêcher d'autres espèces notamment vasculaire d'en profiter. Plus précisément, le fait que les sphaignes captent les nutriments via leur capitulum leur permet de les intercepter avant qu'ils ne soient captés par d'éventuelles racines positionnées plus bas (Malmer *et al.*, 1994; Svensson, 1995). Les sphaignes, comme de nombreuses mousses ont des litières relativement récalcitrantes⁴ (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La vitesse de décomposition relative entre les différentes espèces de sphaignes est mal connue (Cornelissen *et al.*, 2007). Des différences ont été observées entre espèces pour les parties jeunes de la plante, mais la différence est moindre pour les parties plus anciennes (Limpens et Berendse, 2003).

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

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

216 Qualité des eaux

217 Puits de carbone

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

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

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

matières produites plus faible.

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

1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

Contrainte anthropique

L’interaction entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières en particulier remonte probablement à l’aube de l’humanité. De grandes découvertes archéologiques ont été faites dans ces écosystèmes témoins d’époques révolues. Des chemins de rondins néolithique aux crannogs de l’époque romaine (Buckland, 1993). L’utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt, mais c’est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir en terres agricoles, s’est intensifié. Au 19^e siècle, l’apparition de machines permettant une récolte industrialisée de la tourbe, a développé son utilisation comme combustible. Enfin depuis le milieu du 20^e une part importante de ces écosystèmes ont été drainés pour développer la sylviculture. Aujourd’hui l’exploitation principale de la tourbe est liée à son utilisation comme substrat horticole (Lappalainen, 1996; Chapman *et al.*, 2003). Suite à ces perturbations, la surface de tourbières altérée est estimée à 500 000 km² environ, principalement du fait de leur reconversion pour l’agriculture et la sylviculture (Tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement agricole, la surface des tourbières a été divisée par deux entre 1945 et 1998, passant de 1200 km² à 600 km² (Lappalainen, 1996; Manneville, 1999).

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

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

humaines.

Contrainte climatique

Comme nous l’avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s’est majoritairement constitué pendant l’Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient influencés par le climat, et leur développement n’a pas été linéaire sur ces douze derniers milliers d’années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très important au début de cette période entre il y a 12 000 et 8000 ans ([Smith *et al.*, 2004](#); [MacDonald *et al.*, 2006](#); [Yu *et al.*, 2009](#)). Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud que aujourd’hui ([Kaufman *et al.*, 2004](#)). Ce constat peu sembler paradoxal si l’on considère que dans la littérature concernant les tourbières et le réchauffement actuel, la crainte de voir ces écosystèmes se transformer en source de C est majoritaire. Cependant ces mêmes 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 froids, 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,

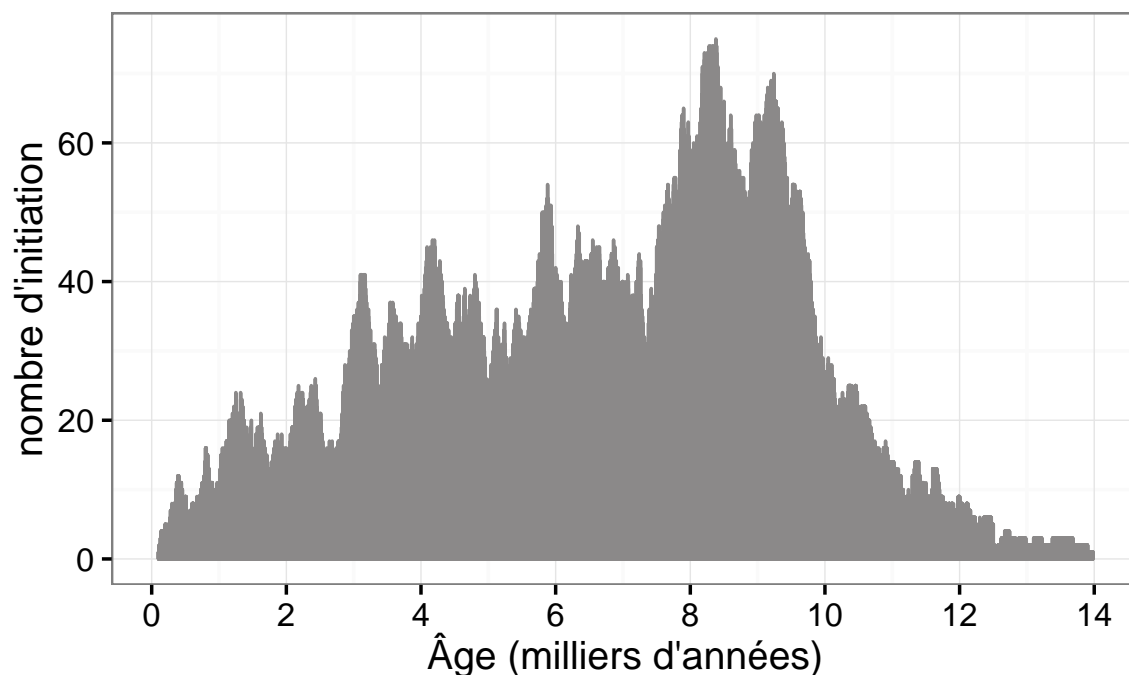


FIGURE 1.4 – Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l’holocène. Modifié d’après (MacDonald *et al.*, 2006)

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 (Christensen *et al.*, 2013; Froking *et al.*, 2011). 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.

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

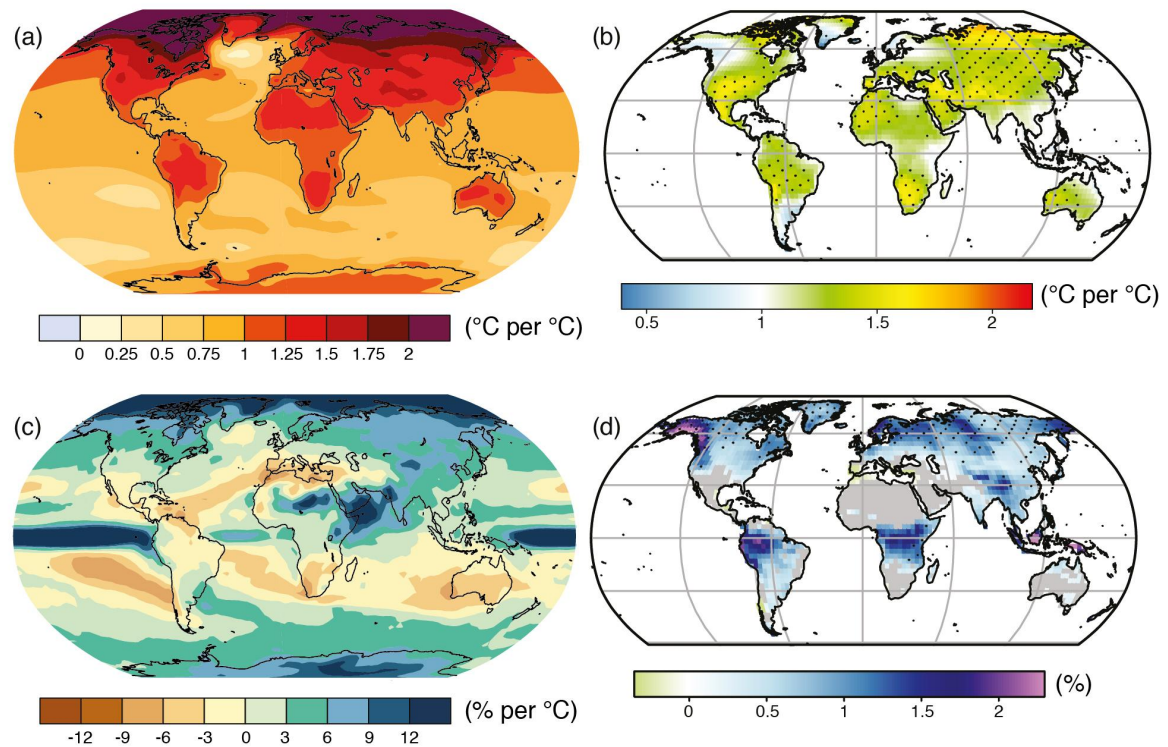


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l’horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l’air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d’après [Orlowsky et Seneviratne \(2012\)](#)([IPCC2013](#)).

1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants

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

1.2.1 GES et Tourbières

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

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

La concentration en méthane de l’atmosphère est estimée à 350 ppb il y a 18 000 ans 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 CO_2 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 global⁵ (PRG) est important notamment à

5. indice permettant de comparer le pouvoir de réchauffement des différents GES en donnant une équivalence par rapport au CO_2 . Le PRG du CO_2 vaut donc 1 par définition.

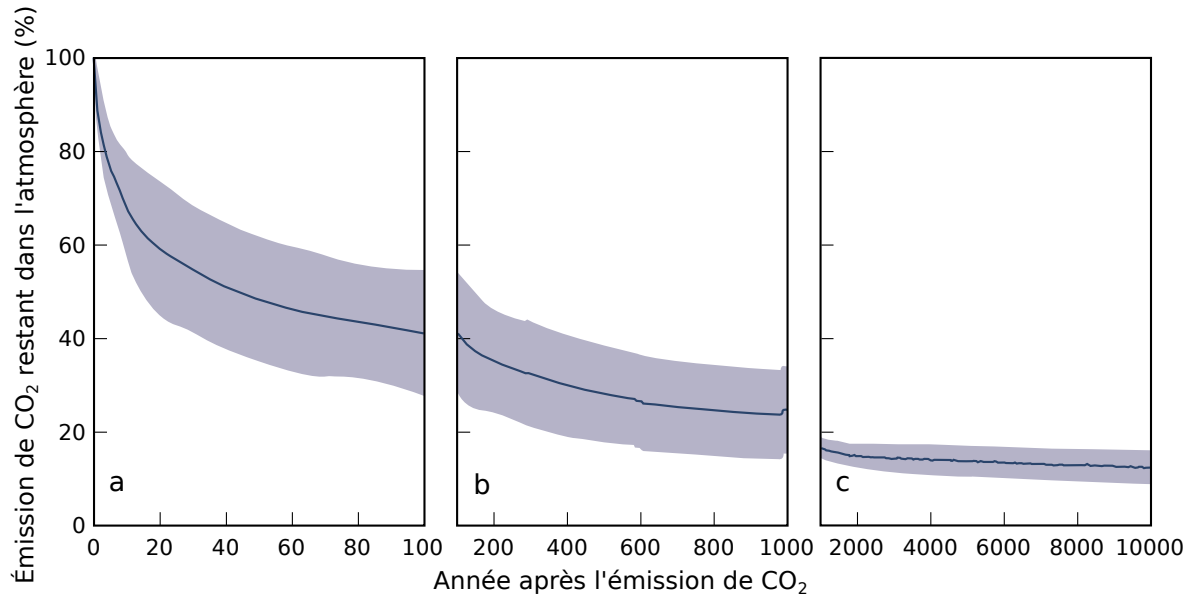


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO_2 de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

320 court terme, 72 à 20 ans. À plus long terme sont effet relativement au CO_2 diminue et
 321 atteint 25 à l'horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de
 322 CH_4 atmosphérique pour avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an^{-1}
 323 (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014) (Tableau ?). Les
 324 tourbières de l'hémisphère nord comptent pour 46 Tg an^{-1} (Gorham, 1991) (pas de
 325 source plus récente ?).

326 À l'échelle globale, le stockage de C par les tourbières, prenant en compte à la fois
 327 le CO_2 et le CH_4 , est estimé à 70 Tg an^{-1} (Clymo *et al.*, 1998).

328 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

329 De l'atmosphère à l'écosystème

330 Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du
 331 carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait sous la forme de CO_2 , assimilé lors de la
 332 photosynthèse. Principalement par les végétaux supérieurs, et éventuellement, bien que
 333 dans de moindre proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosyn-
 334 thétiques Girard *et al.* (2011). On peut écrire la réaction de photosynthèse de la façon

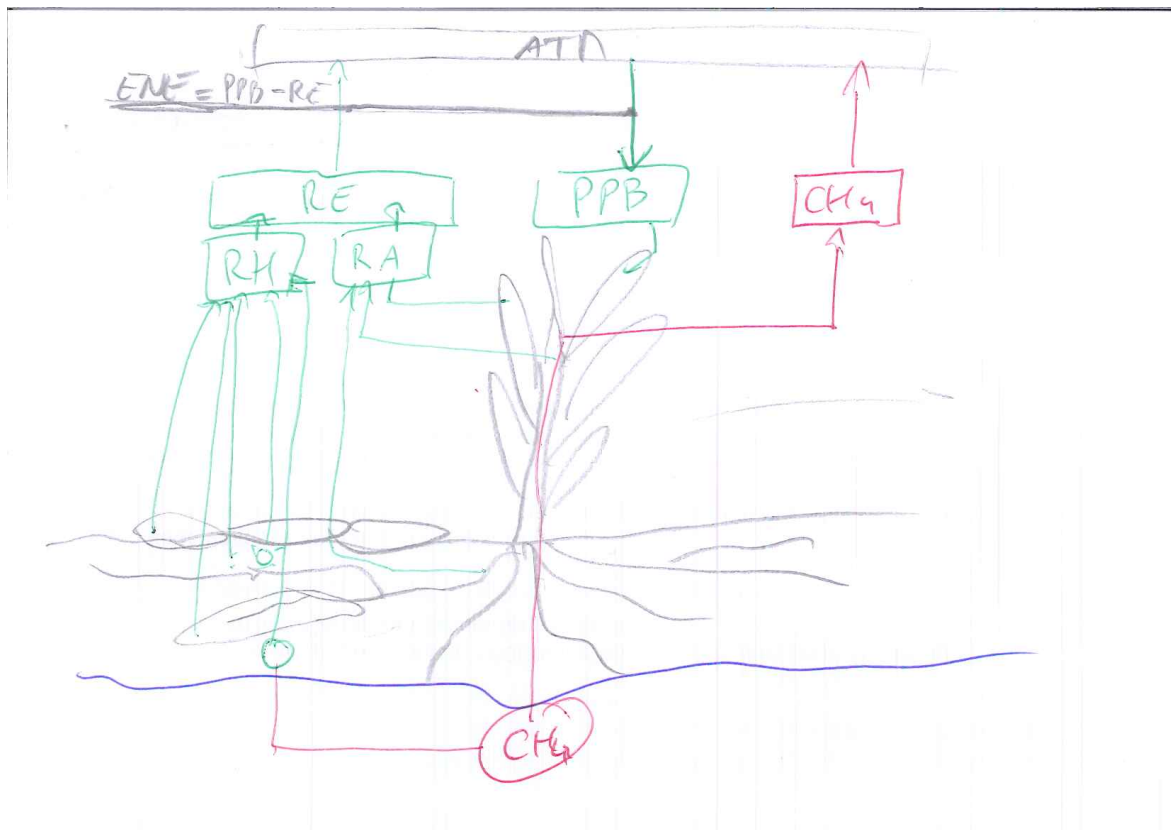


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

335 suivante :



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

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

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

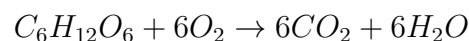
Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

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

Il n'y a pas de flux direct de CH_4 de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres. 90 % du CH_4 présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux hydroxyles, cette réaction a lieu majoritairement dans la troposphère.

De l'écosystème à l'atmosphère

Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples. D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO_2 et le CH_4 , éventuellement du N_2O , et certains d'entre eux peuvent être produits par différentes sources. Au niveau cellulaire, la respiration peut être écrite sous la forme :



Le CO_2 est produit par différents processus, la respiration aérobie (le plus gros contributeur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO_2 , sont représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique la, ou plutôt, les respirations sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle de feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**. De l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**, la respiration de la rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières

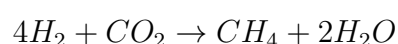
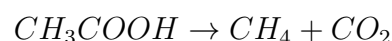
et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH_4 par les organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

Quantité de carbone émise sous forme de CO_2 par l'écosystème dans l'atmosphère. Elle englobe la respiration autotrophe et hétérotrophe en incluant ses composantes aériennes et souterraines. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la partie aérienne (Luo et Zhou, 2006a). Cependant, dans la littérature la respiration du sol semble parfois être considérée comme équivalente à la respiration de l'écosystème, ou du moins cette terminologie est parfois utilisée de façon synonyme à la respiration de l'écosystème (Raich et Schlesinger, 1992). Les études discriminant RS et RE montre ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE Lohila *et al.* (2003) La production de CO_2 est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe. 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 CH_4 . Il est produit par des Archaea méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau de la nappe. En moyenne des flux de CH_4 mesurés dans les tourbières s'étendent de 0 à plus $0,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, avec généralement des flux compris entre 0,0048 et $0,077 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Blodau, 2002). Le CH_4 est principalement produit à partir d'acétate (CH_3COOH) ou de dihydrogène (H_2), ces deux composés étant dérivés de la décomposition préalable de matières organiques (Lai, 2009).



387 Le CH_4 produit est transporté dans l’atmosphère par diffusion, ébullition ou à travers
 388 certaines plantes (Joabsson *et al.*, 1999; Colmer, 2003). Pendant ce transport le CH_4
 389 peut être oxydé par des organismes méthanotrophes. (**Détailler dégradation CH_4**)
 390 Cette transformation produit tour à tour différents composés (méthanol, formaldéhyde,
 391 formate) aboutissant à la production de CO_2 (Whalen, 2005).



392 On définit le flux de CH_4 comme :

FLUX DE CH_4 (F_{CH_4}) :

393 Quantité de carbone émise sous forme de CH_4 par l’écosystème dans l’at-
 mosphère, 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.

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

402 1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

403 Dans cette partie seront décrits les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en
 404 commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l’écosystème qui
 405 nous intéresse plus particulièrement. Cette échelle inclut la colonne de tourbe, le mé-
 406 socosme, en tant que partie d’un ensemble plus vaste, en tant que sous-écosystème.
 407 Elle inclut forcément l’écosystème dans son sens général, regroupant les écosystèmes

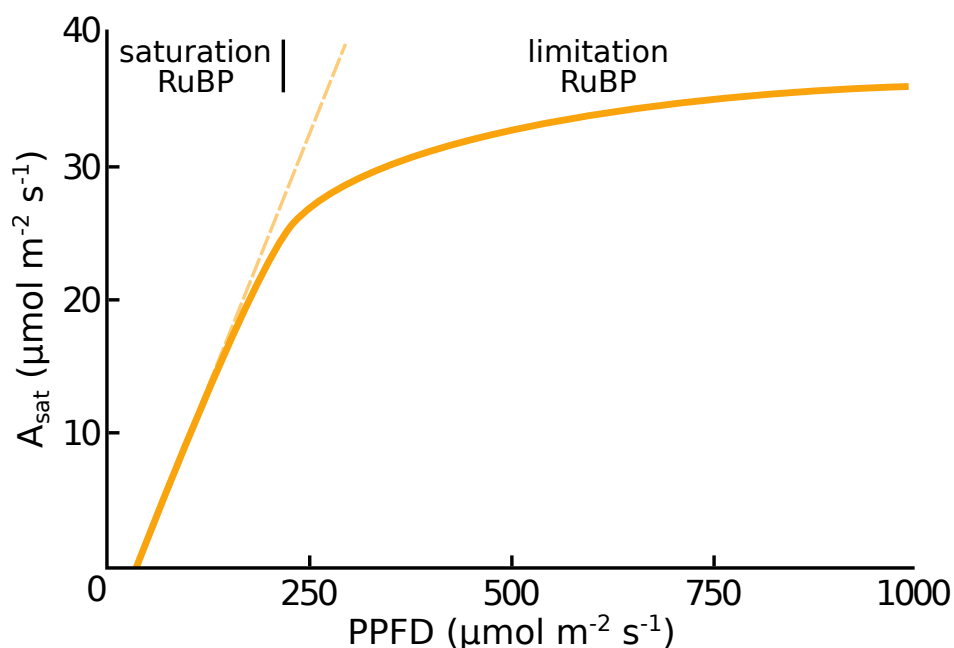


FIGURE 1.8 – todo, modifié d’après [Long et Hällgren \(1993\)](#)

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

la photosynthèse

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

d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco⁶, nécessaire à la fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de l'espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de ce transport est liée à la température et est traditionnellement décrit par une équation d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l'eau va également influencer sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l'eau. Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces de sphaignes ont des tolérances différentes à la dessiccation : celle vivant dans les gouilles étant plus résistante à celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de révégétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montre que différentes espèces de sphaignes vont se développer de façon optimale à différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est également mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9).

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

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

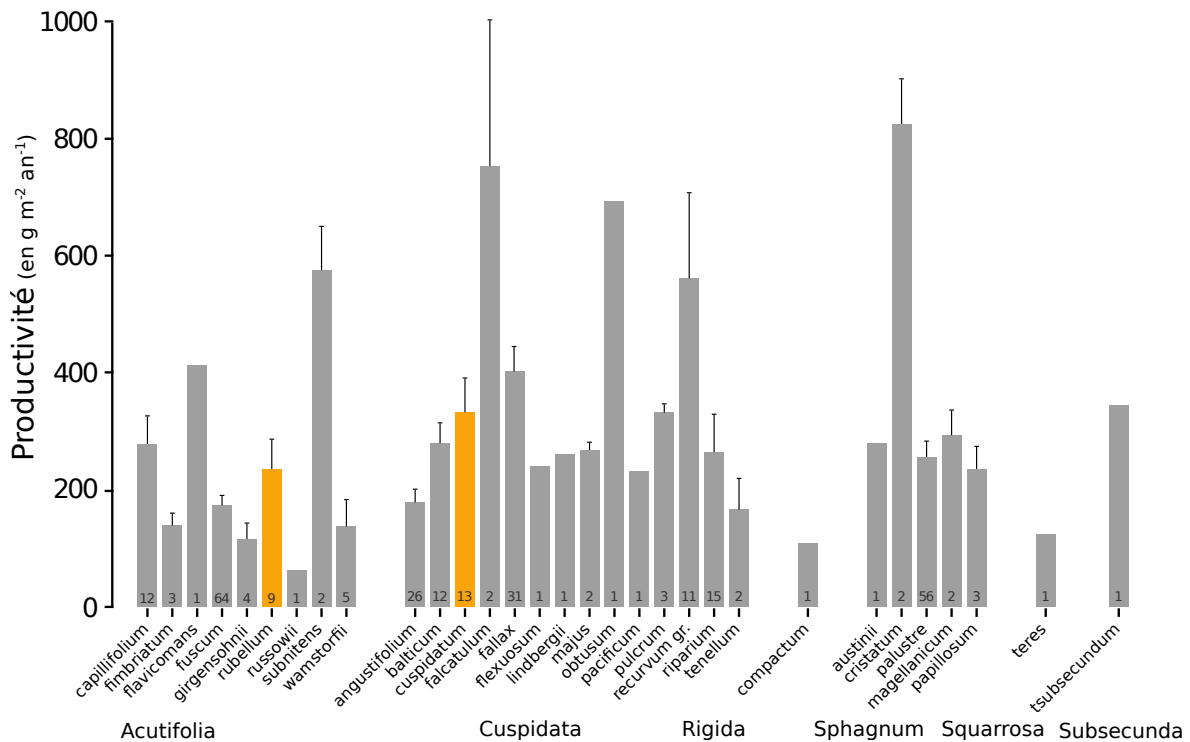


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphaignes en $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. modifié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

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

À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain, ces facteurs, la température, la végétation, le niveau de l'eau, covarient et rend la discrimination de leurs effets respectifs

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, 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 montrés que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmenter la PPB. 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 vasculaire à l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement, la hausse d'un niveau de nappe, initialement bas et entraînant un stress hydrique important, conduira également à une augmentation de la PPB ([Strack et Zuback, 2013](#)). Ces effets sont variables selon les communautés végétales et le contexte dans lequel elles se trouvent. Pour un gradient de niveau de nappe qui augmente dans une tourbière de haut-marais, [Weltzin et al. \(2000\)](#) montrent une diminution de la productivité des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est pas affectés tandis que celle des graminées augmente. Une opposition similaire est également relevé concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de les réchauffer. Ces dernières voient leur productivité diminuer dans la tourbière de haut-marais et augmenter dans la tourbière de bas-marais. [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.

La RE

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

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

Partionnement de la RE

À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corrélation positive entre la respiration et la température (Singh et Gupta, 1977; Raich et Schlesinger, 1992; Luo et Zhou, 2006b). Cependant la diversité cumulée des processus, communautés et des conditions environnementales qui joue sur la respiration, font qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Malgré tout, la majorité d'entre-elles décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi dans les tourbières, des études de terrain ont montré que dans des conditions plus chaude, mais également plus sèche étant donné que ces deux conditions sont difficilement séparable sur le terrain, la RE a tendance à augmenter (Aurela *et al.*, 2007; Cai *et al.*, 2010; Ward *et al.*, 2013). Des études à base de mésocosmes⁷ prélevés sur le terrain ont également montrées la relation entre les variation de RE et celle de la température (Updegraff *et al.*, 2001; Weedon *et al.*, 2013).

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

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

7. définition méso

des litières. La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présent dans la rhizosphère⁸ via la libération d'exsudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

l'ENE

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

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

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

Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend l'atmosphère comme référence⁹ (ENE=-NEE) (Chapin *et al.*, 2006).

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

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

8. zone du sol impacté par les racines

9. Attention cependant, certains papiers changent cette convention

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

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

Le CH₄

La production du CH₄, par des Archaea méthanogènes principalement à partir d'H₂ et d'acétate, est contrôlée par la disponibilité de ces substrats ([Segers, 1998](#)). L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, éthanol) tend à augmenter les émissions de CH₄ [Coles et Yavitt \(2002\)](#). Le niveau de la nappe est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement plus le niveau est important plus la zone potentiel de production du CH₄ est importante et plus les émissions sont fortes ([Pelletier *et al.*, 2007](#)). Par contre une augmentation du niveau de la nappe au dessus de la surface peut conduire à une diminution des émissions de CH₄ ([bubier1995,sundh1995](#) dans [lai2009](#)) Les flux sont d'autant plus forte en présence de végétation ([Pelletier *et al.*, 2007](#)). Enfin la température joue généralement un rôle important, augmentant la vitesse de production et pouvant faciliter son transport par ébullition ou via la végétation ([Lai, 2009](#)).

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

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

À l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influencer différents flux. Un facteur peut également influencer un flux de différentes façons. Parmi ces facteurs, l'effet du niveau de la nappe reste difficile à prédire. Il contrôle la proportion des zones oxygènes et anoxiques de la colonne de sol et donc la proportion de CO₂ et de CH₄ produit. Il influence également sur la végétation, que ce soit à court terme (stress hydrique),

ou à long terme (changement de communautés végétales). Le niveau de la nappe, s'il monte, peut par exemple augmenter ou diminuer la PPB, selon sa hauteur de départ et la végétation présente sur le site. Pour un même niveau moyen, il semble également que plus la variation du niveau est importante plus les flux seront forts (lesquels (**Réf needed**)). Des effets de chasse ont également été observés après simulation d'événements pluvieux. La question du niveau de la nappe est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre 4.

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

Si l'étude d'un facteur spécifique, comme l'hydrologie, est nécessaire afin de mieux comprendre son fonctionnement spécifique. L'étude d'un écosystème dans son ensemble l'est tout autant si l'on souhaite intégrer toute sa complexité naturelle. Le fonctionnement naturel d'une tourbière active, tend à piéger du CO_2 atmosphérique dans l'écosystème, dans la tourbe. Ce fonctionnement vient de ce que les entrées de carbone, la PPB, sont plus importantes que les sorties, CO_2 , CH_4 . Ce déséquilibre entre les flux de carbone, ce bilan, s'il est positif indique que l'écosystème fonctionne comme un puits de carbone, tandis que s'il est négatif il fonctionne comme une source.

Par convention, dans ce document les flux (RE , PPB et F_{CH_4}) sont exprimés en valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans seront établis en prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème est compté positivement et le carbone sortant négativement. Les flux RE et F_{CH_4} seront donc comptés négativement et la PPB positivement. Par la suite l'abréviation PPB et le mot photosynthèse seront employés de façon interchangeable de même que RE et respiration et se rapportera à ces flux tels que définis dans les encadrés précédents, sauf mention contraire.

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

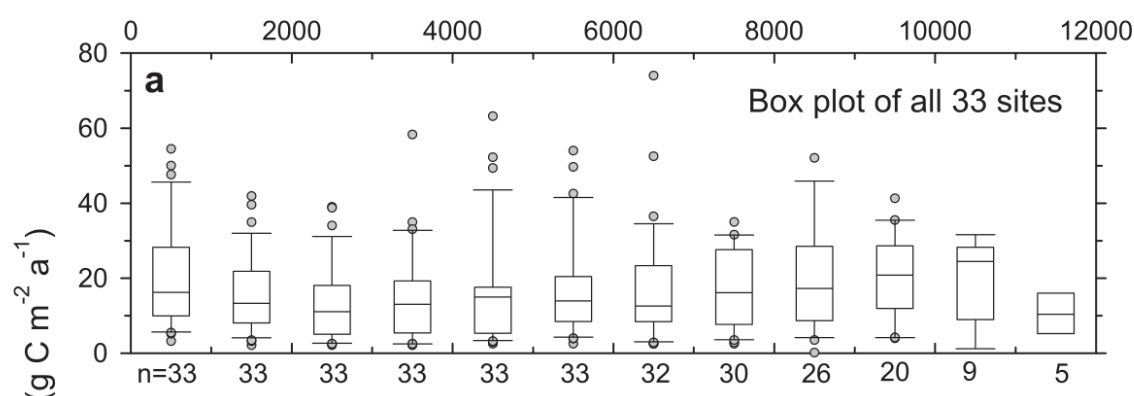


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. modifié d’après [Yu et al. \(2009\)](#)

Approche archive et temps long

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

Bilans de carbone contemporains

Dans cette approche on estime les flux actuels de carbone entrant et sortant de l’écosystème afin de déterminer un bilan. Un certain nombre de flux de carbone sont

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

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

618 — ENE : Échange Net de l'Écosystème

619 — PPB : Production Primaire Brute

620 — Re : Respiration de l'Écosystème

621 — F_{COP} : Flux de Carbone Organique Dissous

622 — F_{COP} : Flux de Carbone Organique Particulaire

623 — F_{CH_4} : Flux de Méthane

624 — F_{CID} : Flux de Carbone Inorganique Dissous

625 — F_{COV} : Flux de Composés Organique Volatils

626 — F_{CO} : Flux de Monoxyde de Carbone

627 Les bilans les plus complets réalisées sur les tourbières comprennent la partie ga-
628 zeuse, dissoute...

629 Dans les tourbières, les flux de CO_2 sont généralement les plus importants (**Réf**
630 **needed**), puis les flux de CH_4 et/ou de COD et enfin les flux de COP.

631 Pour estimer ces flux différentes techniques existent, notamment l'eddy covariance
632 et les méthodes de chambre pour les flux de gaz.

633 D'autres méthodes, moins souvent utilisées, existent comme l'utilisation du ratio
634 C :N (Kirk2015)

635 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

636 Mesure des flux de gaz

637 De nombreuses techniques permettent de mesurer des flux de gaz, avec en premier
638 lieu les méthodes de chambres.

639 Les chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le

640 gaz à l'intérieur de la chambre à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans
641 ce cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur.
642 Elles peuvent également être dynamique, lorsqu'un système de pompe, permettant
643 notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le
644 système est sans flux artificiel.

645 Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord les chambres **dynamiques**
646 **ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent une différence de concen-
647 tration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre non. Cette méthode
648 nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite les chambres **dy-**
649 **namiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du gaz au sein de la
650 chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du gaz dans un analyseur
651 externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent également l'évolution de
652 la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un système de pompe ne soit
653 présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la chambre, soit des prélèvements
654 sont fait à intervalles réguliers puis analysés par la suite en chromatographie gazeuse.

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

663 Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients.

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

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

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

669 Estimation des flux

670 Quand ils ne peuvent pas être mesurés avec une haute fréquence, que se soit à
 671 l'aide de tour Eddy-covariance ou de chambres automatiques, les flux sont estimés à
 672 partir de mesures ponctuelles. La respiration est généralement estimée en utilisant la
 673 température que se soit celle de l'air (Bortoluzzi *et al.*, 2006) ou celle du sol à différentes
 674 profondeurs : -5 cm (Görres *et al.*, 2014; Ballantyne *et al.*, 2014), -10 cm Kim et Verma
 675 (1992); Zhu *et al.* (2015). Le niveau de la nappe est parfois prit en compte (Strack et
 676 Zuback, 2013; Munir *et al.*, 2015), plus rarement la végétation (Bortoluzzi *et al.*, 2006;
 677 Karki *et al.*, 2015).

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

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

687 1.3 Objectifs du travail

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

693 — Dans un premier temps, a été mis en place un suivi sur la tourbière de La
 694 Guette permettant d'évaluer les flux et d'étudier leurs variations saisonnières et

695 spatiales sur l'ensemble de l'écosystème. Ces estimations de flux ont ensuite pu
696 être utilisées afin d'estimer le bilan de carbone de la tourbière.

697 — Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le
698 terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particu-
699 lièrement lors de cycle de dessiccation-réhumectation.

700 — Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé
701 afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO₂
702 entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de
703 la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.

Bibliographie

- AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, 44(2):163–186.
- ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOLAJEWICZ, U., CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 37(1):117.
- ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International Geophysics Series*. Academic Press.
- AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUUTTILA, E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014). Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in northern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.*, 47(2):151–163.
- BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N., RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A., CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUYSSAERT, S., MARGOLIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS, C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–91.

- 2148 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2149 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2150 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2151 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2152 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2153 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2154 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2155 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2156 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2157 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2158 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2159 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2160 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2161 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2162 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2163 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
2164 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
2165 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2166 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
2167 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
2168 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
2169 9(4):455–470.
- 2170 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
2171 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2172 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
2173 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
2174 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell*
2175 *Environ.*, 33(3):394–407.
- 2176 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
2177 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
2178 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
2179 WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
2180 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
2181 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
2182 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2183 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
2184 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
2185 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
2186 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.

- 2187 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
2188 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
2189 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
2190 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
2191 pages 847–940.
- 2192 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).
2193 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2194 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
2195 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
2196 other biogeochemical cycles. *In Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
2197 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovern-*
2198 *mental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2199 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
2200 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2201 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
2202 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
2203 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2204 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
2205 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2206 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).
2207 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive
2208 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2209 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
2210 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2211 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
2212 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
2213 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2214 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations
2215 in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*,
2216 123:263–269.
- 2217 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
2218 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2219 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect
2220 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,
2221 318(1-2):229–242.
- 2222 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
2223 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2224 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
2225 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.

- 2226 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
2227 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 2228 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
2229 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2230 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
2231 de la sphaine à l’effet de serre. *L’Année Biologique*, 39:205–270.
- 2232 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
2233 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth’s 21st century climate
2234 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2235 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
2236 *Sols et Environnement*, (2e éd.), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
2237 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2238 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
2239 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
2240 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2241 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
2242 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2243 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
2244 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
2245 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2246 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
2247 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
2248 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2249 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
2250 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
2251 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2252 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
2253 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOULLAUD, B. et
2254 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
2255 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-
2256 nology*, 22(7):1–17.
- 2257 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of
2258 Bryology*, 27(3):269–279.
- 2259 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
2260 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB
2261 Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2262 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
2263 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.

- 2264 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. *In Introduction to Environmental*
2265 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 2266 HOBBIÉ, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
2267 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2268 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSEY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
2269 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
2270 1(11):763–766.
- 2271 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
2272 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
2273 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
2274 4(5):803–816.
- 2275 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
2276 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*
2277 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 2278 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
2279 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2280 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,
2281 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
2282 Licher, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
2283 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISIN-
2284 GER, A., SEGSCHEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
2285 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
2286 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
2287 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2288 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
2289 mire conservation group.
- 2290 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
2291 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
2292 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2293 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
2294 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
2295 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 2296 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance
2297 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using
2298 comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2299 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
2300 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., Cwynar, L. C., DUVAL,
2301 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓTTIR,
2302 A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKIN,
2303 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
2304 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et

- 2305 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
2306 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 2307 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-
2308 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2309 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
2310 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohy-*
2311 *drology*, 7(2):771–782.
- 2312 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
2313 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
2314 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2315 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
2316 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2317 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
2318 19(4):409–421.
- 2319 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
2320 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
2321 2011–2024.
- 2322 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
2323 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
2324 820, pages 37–51.
- 2325 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
2326 Jyskä.
- 2327 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
2328 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2329 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss
2330 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- 2331 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
2332 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
2333 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeos-*
2334 *cience*s, 5(2):1475–1491.
- 2335 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
2336 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
2337 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2338 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
2339 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.*
2340 *Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 2341 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
2342 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
2343 317.

- 2344 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in
2345 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.
2346 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2347 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
2348 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
2349 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis
2350 and Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2351 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
2352 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
2353 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2354 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
2355 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
2356 Press, Burlington.
- 2357 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
2358 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
2359 Burlington.
- 2360 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
2361 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
2362 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2363 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
2364 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
2365 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2366 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
2367 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
2368 SENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
2369 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
2370 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 2371 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
2372 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
2373 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2374 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
2375 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2376 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
2377 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
2378 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 2379 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon
2380 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming
2381 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–
2382 1111.

- 2383 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classifica-*
2384 *tion system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2385 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
2386 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2387 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
2388 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2389 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
2390 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
2391 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2392 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
2393 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
2394 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
2395 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2396 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
2397 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Riviere watershed,
2398 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2399 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
2400 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
2401 527.
- 2402 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
2403 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2404 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scena-
2405 rios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
2406 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2407 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
2408 M., JARAMILLO, V. J., KHESHI, H. S., LEQUÉRE, C., SCHOLLES, R. J. et WALLACE,
2409 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGH-
2410 TON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
2411 X., MASKELL, K. et JOHNSON, C. A., éditeurs : *Climate Change 2001 : the Scienti-*
2412 *fic Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the*
2413 *Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 185–237. Cambridge University
2414 Press, Cambridge, UK.
- 2415 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
2416 S., LOHILA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE,
2417 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØS-
2418 TRENG, G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Com-
2419 parison of different chamber techniques for measuring soil CO_2 efflux. *Agric. For.*
2420 *Meteorol.*, 123(3–4):159–176.
- 2421 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
2422 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.

- 2423 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
2424 *et collines*. Forêt privée française.
- 2425 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
2426 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
2427 *qu'amendée en 1982 et 1987*.
- 2428 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
2429 very long optical paths. *Appl. Opt.*, 46(22):5408.
- 2430 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
2431 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2432 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
2433 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
2434 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
2435 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2436 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Peatland habitats. *In The biology of Peatlands*,
2437 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2438 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Productivity and peat accumulation. *In The biology*
2439 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2440 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
2441 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2442 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO₂ emissions
2443 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,
2444 39B(1-2):140–154.
- 2445 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
2446 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
2447 23(2):126–131.
- 2448 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
2449 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43(4):449–528.
- 2450 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
2451 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
2452 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
2453 303(5656):353–356.
- 2454 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
2455 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
2456 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 2457 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,
2458 Jyväskylä, Finland.
- 2459 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
2460 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
2461 9(2):278–287.

- STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- SVENSSON, B. M. (1995). Competition between *Sphagnum fuscum* and *Drosera rotundifolia* : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*, 118(1-3):371–387.
- TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HARDEN, J. W. et MCGUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- TURUNEN, J., TOMPPA, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C. (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS, S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010). Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂ production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Frontiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT, R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.

- 2502 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
2503 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
2504 cycling : Does substrate supply play a role? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
2505 120.
- 2506 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
2507 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
2508 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 2509 WHALEN, S. (2005). Biogeochemistry of Methane Exchange between Natural Wetlands
2510 and the Atmosphere. *Environmental Engineering Science*, 22(1):73–94.
- 2511 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
2512 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total*
2513 *Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2514 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
2515 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 2516 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
2517 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
2518 44(5):907–920.
- 2519 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
2520 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
2521 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
2522 ries Washington, DC.
- 2523 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
2524 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2525 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février
2526 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland
2527 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

Index

2528	A	
2529	atterrissage	11
2530	C	
2531	carbone	
2532	stock	12
2533	changements globaux	2, 14
2534	E	
2535	échange net de l'écosystème	
2536	contrôle	21
2537	P	
2538	paludification	11
2539	photosynthèse	17
2540	production primaire brute	
2541	contrôle	21
2542	R	
2543	respiration	18
2544	de l'écosystème	18
2545	contrôle	20
2546	du sol	18
2547	S	
2548	services écologiques	3
2549	T	
2550	tourbières	8–16
2551	distribution	11
2552	formation	11
2553	surface	10
2554	utilisation	14
2555	tourbification	10
2556	Z	
2557	zone humide	8

2558 Annexes