

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

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

THÈSE présentée par : Benoît D'ANGELO

soutenue le : [XX mois en lettres 2015]

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

Discipline : Sciences de la Terre et de l'Univers

[Titre de la thèse]

[Sous titre éventuel]

THÈSE dirigée par :

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

RAPPORTEURS :

Prénom Nom Titre, établissement
Prénom Nom Titre, établissement

JURY:

Table des matières

Table des matières	iii
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	ix
Remerciements	xi
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	7
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	20
1.2.1 GES et tourbières	20
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	36
1.3 Objectifs du travail	39
2 Sites d'études et méthodologies employées	41
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
2.2 Autres sites du service national d'observation	47
2.3 Mesures de flux de gaz	48
2.3.1 Les mesures de CO ₂	48
2.3.2 Les mesures de CH ₄	51
2.3.3 Le calcul des flux	52
2.4 Facteurs contrôlants	53
2.4.1 acquisitions automatisées	53
2.4.2 acquisitions manuelles	54
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	55
3.1 Introduction	56
3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
3.2.1 Méthodes de mesures	57
3.2.2 Modélisation du bilan de C	59
3.2.3 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	63
3.3 Résultats	64

3.3.1	Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	64
3.3.2	Sélection des modèles	72
3.3.3	Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème	80
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan	83
3.4	Discussion	88
3.4.1	Estimations des flux	88
3.4.2	Estimations du bilan net de l'écosystème	91
3.4.3	Sensibilité et limitations du bilan	92
3.4.4	Bilan de CO ₂ et végétation	93
3.4.5	Variabilité du recouvrement végétal	93
3.4.6	Représentativité locale du modèle	94
3.4.7	perspectives	94
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	95
4.1	Introduction	96
4.2	Procédure expérimentale	98
4.2.1	Expérimentation A	98
4.2.2	Expérimentation B	99
4.2.3	traitement	99
4.3	Résultats	101
4.3.1	Expérimentation A	101
4.3.2	Expérimentation B	104
4.3.3	tendances générales	107
4.4	Discussion	107
4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	107
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	109
4.4.3	Effet cycles multiples	110
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)	111
5.1	Introduction	112
5.1.1	Study sites	114
5.1.2	Data acquisition	114
5.1.3	Data synchronisation	115
5.1.4	Sensitivity of ER to temperature	115
5.1.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	116
5.1.6	Physico-chemical characterisation of the peat	116
5.2	Results	117
5.2.1	Air temperature and ER variability	117
5.2.2	ER and soil temperature synchronisation	119
5.2.3	Model implementation	120
5.2.4	ER and temperature relationship	120
5.2.5	Q ₁₀ evolution	122
5.2.6	Daytime and nighttime differences	122
5.2.7	Peat characterisation	125
5.3	Discussion	125

5.3.1	ER differences between sites	125
5.3.2	Time-delay between temperature and ER	128
5.3.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	129
5.3.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements .	129
5.3.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation . .	130
5.4	Conclusions	130
	Conclusions et perspectives	133
5.5	Bilan du bilan (de C)?	134
5.5.1	RE : modélisation vs mesures	134
5.6	L'hydrologie	135
5.6.1	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui pré- cèdent le BdC	136
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures	137
5.8	perspectives	137
5.9	idées	137
	Références bibliographiques	150
	Index	151
	Annexes	153
A	Photos supplémentaires	154
B	protocole végétation	154
C	Le projet CARBIODIV	157
D	package m70r	157

Liste des figures

1.1	Global distribution of peatlands	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013b)	14
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006).	19
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 ^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95 ^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012)(IPCC2013).	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) sont une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	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)	27
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)	29
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35
1.11	Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m ⁻² an ⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les couleur montrent quels flux sont pris en compte dans le bilan, la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	36
2.1	Site d'études SNOT	42
2.2	Carte de la tourbière de La Guette	44
2.3	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	45
2.4	Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	46

2.5	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	46
2.6	Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014	47
2.7	Mesures de CO ₂	50
2.8	SPIRIT	51
3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.	57
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)	62
3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	63
3.4	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	65
3.5	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015	65
3.6	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.7	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.8	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	67
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.	68
3.10	Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	69
3.11	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant	70
3.12	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3	71
3.13	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.5	74
3.14	RE modèles avec Tair	76
3.15	RE modèles avec Tair	77
3.16	CH4 modèle H	78
3.17	Flux de CO ₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2	80
3.18	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	81
3.19	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	81
3.20	Distribution de l'erreur standard (en gris) par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3 (en noir)	85
3.21	Distribution de l'erreur standard par placette (en gris) et des paramètres du modèle PPB-2 (en noir)	86
3.22	Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.	87
3.23	Relation entre le Bilan de Carbone Net de l'Écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (en gris) et pour ces travaux. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	92

4.1	Prélèvement des mésocosmes (en haut). Mésocosmes installés et protégés de la pluie (en bas)	100
4.2	Schéma d'un mésocosme	101
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.	102
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.	105
4.5	Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe	108
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	118
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	119
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.	123
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).	124
5.5	Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).	126
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 (ligne orange) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés orange représente l'erreur (NRMSE) associée au modèle RE-1. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.	136
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	154
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	155
9	Scanne des feuilles	155
10	Calibration de la biomasse herbacées pour <i>molinia Caerulea</i> (a), pour <i>eriophorum</i> (b) et de la surface de feuille pour <i>molinia Caerulea</i> (c), pour <i>eriophorum</i> (d) en fonction de la hauteur	156
11	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO ₂	157

Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	15
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002)	18
3.1	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	79
3.2	Bilan annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.	83
3.3	Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan	83
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.	84
3.5	Bilan des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en utilisant PPB-2 et RE-3 . .	87
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).	121
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 $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, solid peat volumic fraction in $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ and the bulk density (Bd) in g.cm^{-3}	127

Remerciements

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

¹ Introduction

2 Contexte général

3 Vers 1610, Jan Baptist Van Helmont, chimiste, physiologiste et médecin, découvre
4 le dioxyde de carbone (CO_2) qu'il nomme « gaz sylvestre » (Philippe de Souabe-
5 Zyriane, 1988). À cette époque pré-industrielle (avant 1800), les concentrations en
6 CO_2 sont généralement estimées à 280 ppm¹ (Siegenthaler et Oeschger, 1987). En
7 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise pour la
8 première fois, un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration de CO_2
9 de l'atmosphère sur l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence im-
10 portante de ses mesures lui permirent de voir pour la première fois les variations
11 journalières et saisonnières des concentrations en CO_2 atmosphérique, mais égale-
12 ment à plus long terme leur tendance haussière (Harris, 2010). Depuis l'époque pré-
13 industrielle les concentration en CO_2 ont en effet légèrement augmenté et son alors
14 estimée à moins de 320 ppm. Ce constat a probablement joué un rôle dans la prise de
15 conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude
16 du changement climatique et plus largement des changements globaux. En 2013, le
17 Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC) a publié
18 son 5^e rapport sur le changement climatique qui appuie une nouvelle fois sur l'im-
19 portance des émissions de Gaz à Effet de Serre (GES) sur le climat (Stocker *et al.*,
20 2013). Au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm a été dépassée dans tout
21 l'hémisphère nord selon un communiqué de l'Organisation Météorologique Mondiale
22 (http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_991_fr.html).

23 À l'échelle globale, l'humanité en brûlant des combustibles fossiles et en produisant
24 du ciment, émet dans l'atmosphère environ $7,8 \text{ PgC an}^{-1}$ ($7,8 \times 10^{15} \text{ gC an}^{-1}$) (Ciais
25 *et al.*, 2014). Les flux « naturels » entre l'atmosphère et la biosphère sont un ordre de
26 grandeur supérieur : 98 et 123 PgC an^{-1} pour la respiration (CO_2 et CH_4 principale-
27 ment) et la photosynthèse au sens large (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer *et al.*,
28 2010). L'importance de ces flux, renforce la nécessité de les comprendre, et si possible
29 de les prédire car une modification de leur dynamique même faible pourrait avoir des

1. Partie par million

30 conséquences importantes. Les écosystèmes naturels, en plus d'en échanger de façon
31 importante avec l'atmosphère, stocke du carbone de façon importante : entre 1500 et
32 2000 PgC pour les sols par rapport aux 750 à 800 PgC stockés dans l'atmosphère.

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

57 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

58 Dans ce contexte l'objectif de ces travaux est donc de mieux comprendre la dyna-
59 mique du carbone au sein des tourbières. Tout d'abord en caractérisant la variabilité
60 spatiale et temporelle des flux de carbone à travers l'établissement du bilan de carbone
61 d'une tourbière de Sologne. De déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent
62 le fonctionnement comme puits ou source de carbone de cet écosystème.

63 Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de deux axes
64 principaux : Dans un premier temps, l'**observation** régulière des flux de gaz (CO_2
65 et CH_4) ainsi que d'un certain nombre de paramètres environnementaux servant à
66 la caractérisation des variabilités spatiales et temporelles, ainsi qu'à l'étude des fac-
67 teurs contrôlant. Certains facteurs contrôlant sont, dans un second temps, étudiés plus
68 spécifiquement à travers un volet **expérimentation**. Ce dernier doit permettre une
69 meilleure compréhension des processus clés avec notamment l'impact de l'hydrologie.

70 Le document est structuré de la façon suivante :

- 71 — Le premier chapitre pose le contexte dans lequel s'inscrit ce travail. Cette syn-
72 thèse bibliographique se découpe en trois parties, la première relativement gé-
73 nérale définit les terminologies et les concepts principaux employés par la suite.
74 La seconde précise l'état des connaissances sur les tourbières vis à vis des flux
75 de carbone. Enfin la troisième partie replace ce travail au sein du contexte
76 précédemment établi.
- 77 — Le deuxième chapitre quant à lui décrit d'abord les sites d'études puis les mé-
78 thodes et matériels employés lors des différentes expérimentations.
- 79 — Le troisième chapitre présente l'estimation du bilan de carbone de la tourbière
80 de La Guette, sa variabilité temporelle et spatiale.
- 81 — Le quatrième chapitre décrit l'effet de cycle de dessication/ré-humectation sur
82 les flux de GES de mésocosmes prélevés sur le terrain.
- 83 — Le cinquième chapitre se concentre sur la respiration à une échelle journalière
84 et sur des aspects davantage méthodologiques que sont la prise en compte du

85 temps de latence entre la vague de chaleur et les flux, et la différence entre les
86 mesures faite le jour et la nuit.

87 — Enfin la dernière partie du document est une synthèse des travaux réalisés, de
88 leur résultats, suivie d'une ouverture vers les perspectives que ce travail apporte.

⁸⁹ 1 Synthèse bibliographique

⁹⁰

⁹¹ 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
⁹² 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
⁹³ 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
⁹⁴ 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
⁹⁵ 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	20
⁹⁶ 1.2.1 GES et tourbières	20
⁹⁷ 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
⁹⁸ 1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
⁹⁹ 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
¹⁰⁰ 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	36
¹⁰¹ 1.3 Objectifs du travail	39

¹⁰²

¹⁰³

¹⁰⁴

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

111 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

114 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

115 Définitions

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

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

ZONE HUMIDE :

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

(Ramsar, 1987)

Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont des écosystèmes plutôt continentaux (par opposition aux écosystèmes côtiers comme les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones humides, un niveau de nappe élevé et donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le développement de communautés microbiennes et végétales spécifiques, adaptées aux milieux fortement humides ou inondés. Les sphaignes sont caractéristiques de ces écosystèmes, ce sont des mousses, des bryophytes de la famille des *Sphagnaceae*.

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

TOURBIÈRE :

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

TOURBIÈRE ACTIVE :

140 Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

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

141 Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-
142 çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrière ces deux définitions se
143 chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut,
144 par exemple, avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être
145 active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à
146 30 cm malgré un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux peut
147 d'ailleurs contenir à la fois des zones qui correspondent à la première définition et
148 d'autres à la seconde. Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des éco-
149 systèmes contenant ou des écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est ce que la
150 tourbe ?

TOURBE :

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

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

152 Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
153 organique (histosol) au sens large, dans lesquels sont classés la majorité des sols tour-
154 beux (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre
155 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
157 utilisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement
158 80 % de matières organiques au minimum ([Rydin et Jeglum, 2013a](#)). Ce processus de
159 formation est appelé la tourbification ou turfogénèse et les matières organiques accumu-
160 lées proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques
161 de la façon suivante :

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

MATIÈRES ORGANIQUES :

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

162

¹⁶³ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁶⁴ Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁶⁵ certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁶⁶ tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par les
¹⁶⁷ tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface correspond à 2
¹⁶⁸ à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont si-
¹⁶⁹ tuées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales
¹⁷⁰ ([Strack, 2008](#)) (Figure 1.1). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-
¹⁷¹ sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique
¹⁷² (**Réf needed**).

¹⁷³ La formation des tourbières

¹⁷⁴ L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant
¹⁷⁵ la formation des tourbières (Figure 1.2). Il s'agit pour le premier du comblement pro-
¹⁷⁶ gressif d'une zone d'eau stagnante (Figure 1.2). Ce comblement est généralement lié à
¹⁷⁷ l'action combiné d'apports exogènes et d'une végétation colonisant les eaux en formant
¹⁷⁸ des tremblants⁵. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol
¹⁷⁹ minéral, grâce à des conditions d'humidité importante dans des zones peu perméables

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

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

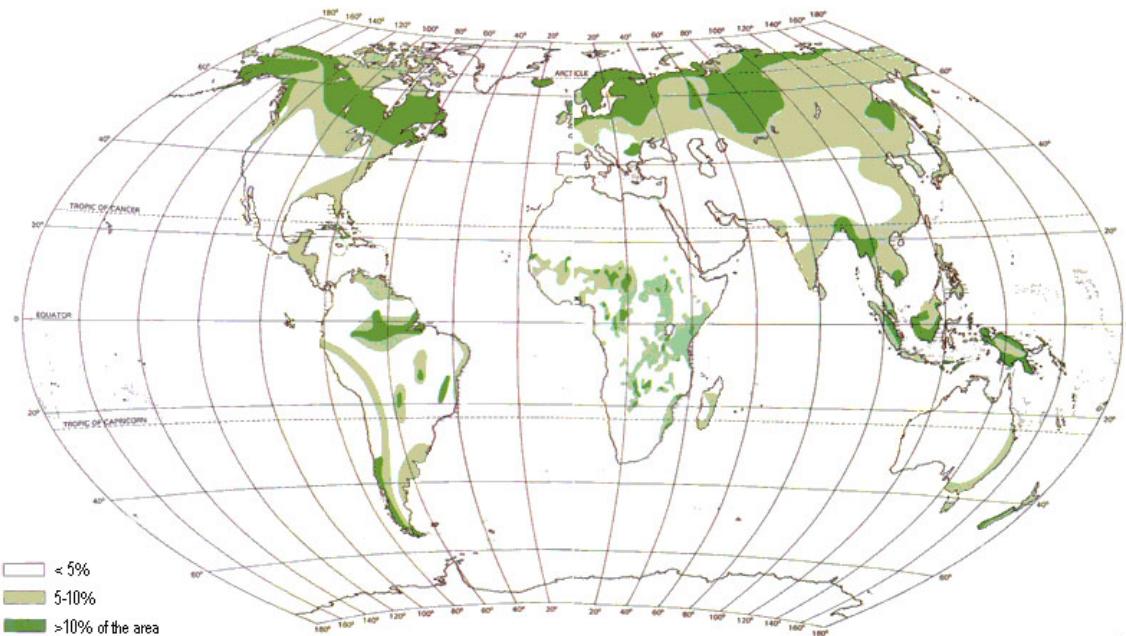


FIGURE 1.1 – Global distribution of peatlands

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

183 Classifications

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

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

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



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



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

196 avec un niveau de nappe très proche de la surface du sol. De forme concave ou en
 197 pente elles sont généralement alimentées en eau par des sources ou par ruissellement
 198 et sont donc dites minérotrophes. Le pH de leur eaux de surface varie de 4 à 8. Les
 199 végétations dominantes de ces écosystèmes peuvent être des bryophytes, des graminées
 200 ou des arbustes bas ([Rydin et Jeglum, 2013b](#)). Au sein de ces écosystèmes la topo-
 201 graphie est fortement variable et fait l'objet d'une terminologie particulière : on parle
 202 de buttes (*hummock* en anglais) pour désigner des sur-élévations topographiques, de
 203 gouille (*hollow* en anglais) pour les dépressions et de replat (*lawn* en anglais) pour les
 204 zones entre les deux (Figure 1.3).

205 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

206 Puits de carbone

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

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

211 270 et 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les
 212 sols et entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage
 213 datant des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période pendant laquelle se sont
 214 formées la majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010) (Figure 1.4).

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

232 Biodiversité dans les tourbières

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

245 Autres fonctions environnementales

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

251 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

256 **Les contraintes anthropiques**

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

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

278 **Les contraintes climatiques**

279 Comme nous l'avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s'est majori-
280 tairement constitué pendant l'Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
281 influencés par le climat, et leur développement n'a pas été linéaire sur ces douze der-
282 niers milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très
283 important au début de cette période ([Smith et al., 2004; MacDonald et al., 2006; Yu](#)

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

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

²⁸⁴ *et al.*, 2009). Plus particulièrement entre il y a 12 000 et 8000 ans, période pendant
²⁸⁵ laquelle on recense la plus grande proportion d'initiation de tourbières (Figure 1.4).
²⁸⁶ Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant
²⁸⁷ laquelle le climat était plus chaud qu'aujourd'hui ([Kaufman et al., 2004](#)). Ce constat
²⁸⁸ peut sembler paradoxal : en effet, dans la littérature concernant les tourbières et le
²⁸⁹ réchauffement climatique actuel, il est craint que ces écosystèmes ne deviennent des
²⁹⁰ sources de carbone. Cependant ces même auteurs qui ont montré cette relation entre
²⁹¹ le HTM et le développement important des tourbières, ne préjugent pas de l'effet du
²⁹² réchauffement actuel. Notamment [Jones et Yu \(2010\)](#) expliquent que pendant cette pé-
²⁹³ riode de maximum thermique, existe également une saisonnalité très importante, avec
²⁹⁴ des été chauds et des hivers froid, qui a dû en minimisant la respiration hivernale de ces
²⁹⁵ écosystèmes, jouer un rôle important dans leur développement. Cette forte saisonnalité
²⁹⁶ n'est pas attendue lors du réchauffement actuel. L'effet estimé dans les hautes latitudes
²⁹⁷ semble plus important pendant l'hiver et l'automne, et tendrait donc à minimiser cette
²⁹⁸ saisonnalité ([Christensen et al., 2007](#)). Les effets directs attendus du réchauffement
²⁹⁹ dans les hautes latitudes à l'horizon 2100, sont une augmentation des températures de
³⁰⁰ 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à 6 °C dans les zones tempérées, ainsi qu'une
³⁰¹ augmentation probable des précipitations (Figure 1.5). De façon plus indirecte est at-
³⁰² tendue la fonte du permafrost, l'augmentation de l'intensité et de la fréquence de feux
³⁰³ et des changements dans les compositions des communautés végétales ([Christensen](#)
³⁰⁴ *et al.*, 2013; [Frolking et al., 2011](#)).



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



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

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

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

309 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs 310 contrôlants

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

316 1.2.1 GES et tourbières

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

319 La concentration en CO_2 dans l'atmosphère fluctuait avant l'ère industrielle entre
320 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle sa concentration était de 280 ppm
321 environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd'hui (moyenne annuelle en
322 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). Différents processus permettent d'extraire du CO_2 de l'at-
323 mosphère, la photosynthèse, la dissolution du CO_2 dans l'océan et enfin l'altération de
324 silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s'effectuent avec des
325 échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de CO_2 , il ne reste que
326 40 % de cette émission après 100 ans, mais il reste toujours plus de 20 % après 1000 ans
327 et plus de 10 % après 10 000 ans ([Joos et al., 2013; Ciais et al., 2014](#)) (Figure 1.6).



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

328 La concentration en méthane de l'atmosphère est estimée à 350 ppb⁶ il y a 18 000 ans
 329 environ lors de la dernière glaciation, à 720 ppb en 1750, et à 1800 ppb aujourd'hui
 330 (ou plutôt en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). À l'inverse du CO₂ sa durée de vie dans
 331 l'atmosphère est limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012).
 332 Malgré cela son potentiel de réchauffement global⁷ (PRG) est important notamment
 333 à court terme, 72 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue
 334 et atteint 25 à l'horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle
 335 de CH₄ atmosphérique avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹
 336 (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014) (Tableau ?). Les
 337 tourbières de l'hémisphère nord comptent pour 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991) (**pas de**
 338 **source plus récente ?**).

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

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

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



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

³⁴¹ 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

³⁴² De l'atmosphère à l'écosystème

³⁴³ Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du
³⁴⁴ carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait sous la forme de CO₂, assimilé lors de la
³⁴⁵ photosynthèse. Principalement par les végétaux supérieurs, et éventuellement, bien que
³⁴⁶ dans de moindre proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosynthé-
³⁴⁷ tiques ([Girard *et al.*, 2011](#)). On peut écrire la réaction de photosynthèse de la façon
³⁴⁸ suivante :



³⁴⁹ Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du CO₂, il existe d'autres
³⁵⁰ voies métaboliques permettant la capture du CO₂ de l'atmosphère. Par exemple les

351 micro-organismes chemolithotrophes (**expliquer**) sont capables d'assimiler le CO₂ en
 352 utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la
 353 chimiosynthèse, mais leur importance est moindre.

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

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

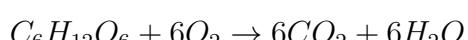
Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières
 356 organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux
 est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

357 Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à envi-
 358 ron 500 gC m⁻² ([Francez, 2000](#)). La strate muscinale pouvant jouer/participer/produire
 359 jusqu'à 80 % de la production primaire ([Francez, 2000](#)). Cette production primaire n'est
 360 pas particulièrement élevée (**Réf needed**) et c'est en fait la faible décomposition des
 361 matières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone.

362 Il n'y a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres.
 363 90 % du CH₄ présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux
 364 hydroxyles, cette réaction à lieu majoritairement dans la troposphère.

365 **De l'écosystème à l'atmosphère**

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



370 Mais certains de ces gaz peuvent être produit par différentes sources, ainsi le CO₂
 371 est produit par différents processus dont la respiration aérobie (le plus gros contribu-
 372 teur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou

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

373 encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO₂ sont re-
374 présentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique là, ou plutôt, les respirations
375 sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle
376 des feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**⁸. De
377 l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**⁹, la respiration de la
378 rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières
379 et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH₄ par les
380 organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

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

382 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration
383 du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la
384 partie aérienne ([Luo et Zhou, 2006a](#)). Cependant, dans la littérature la respiration du
385 sol semble parfois être considérée comme équivalente à la respiration de l'écosystème,
386 ou du moins cette terminologie est parfois utilisée de façon synonyme à la respiration
387 de l'écosystème ([Raich et Schlesinger, 1992](#)). Les études discriminant RS et RE montrent
388 ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE [Lohila et al.](#)
389 ([2003](#)). La production de CO₂ est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble
390 de la colonne de tourbe. Le transport du CO₂ produit se fait par diffusion suivant le
391 gradient de concentration, fort dans le sol et plus faible dans l'atmosphère. C'est cette
392 multitude de processus qui rend l'estimation de ce flux difficile, en effet chacune des
393 respirations n'aura pas la même sensibilité vis à vis de facteurs contrôlant.

394 Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone
395 anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH₄. Il est pro-

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

396 duit par des Archaea méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le ni-
 397 veau de la nappe. En moyenne les flux de CH₄ mesurés dans les tourbières s'étendent
 398 de 0 à plus de 0,96 µmol m⁻² s⁻¹, avec généralement des flux compris entre 0,0048 et
 399 0,077 µmol m⁻² s⁻¹ ([Blodau, 2002](#)). Le CH₄ est principalement produit à partir d'acé-
 400 tate (CH₃COOH) ou de dihydrogène (H₂), ces deux composés étant dérivés de la dé-
 401 composition préalable de matières organiques ([Lai, 2009](#)).



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



407 On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

408 Quantité de carbone émise sous forme de CH₄ 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.

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

415 réactions et communautés végétales ou animales impliquées, de leur sensibilité aux
416 conditions environnementales.

417 1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

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

424 Les facteurs majeurs qui contrôlent ces flux de carbone sont globalement connus.
425 Comme bon nombre de réactions biochimiques, les vitesses de réactions des processus
426 décrits précédemment sont fonction de la température. Cette relation est connue depuis
427 longtemps. Elle a été mise en évidence par un chimiste suédois en 1889, Svante August
428 Arrhenius, sur la base de travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus
429 Henricus Van't Hoff. Le niveau de la nappe, interface entre un monde oxique et un
430 monde anoxique, et la teneur en eau du sol vont également jouer sur ces flux. Ainsi que
431 la végétation que ce soit de façon directe comme siège de la photosynthèse, ou indirecte
432 en fournissant des nutriments de son vivant à travers les exsudats racinaires, ou à sa
433 mort en devenant litière.

434 La photosynthèse

435 À l'échelle d'espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosyn-
436 thèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité
437 de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant
438 d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco ¹⁰, nécessaire à la fixation
439 du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de
440 la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction

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



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

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

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

458 contraindre la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette der-
459 nière atteint généralement la surface tant que le niveau de la nappe ne descend pas
460 en dessous de 30 à 40 cm ([Laiho, 2006](#)). La hauteur du niveau d'eau va influer sur le
461 bien-être des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau important risque de
462 diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leur racines et aux substrats
463 tandis qu'il sera propice au développement de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau
464 faible risque de faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment
465 des bryophytes ([Réf needed](#)). Cette compétition entre espèces va déterminer, à long
466 terme, l'évolution des communautés et donc jouer sur la PPB. Sur cet aspect [Gornall](#)
467 *et al.* ([2011](#)) montre que les effets des mousses sur les plantes vasculaires sont en partie
468 positifs et en partie négatifs et que leur «effet net» peu varier, notamment en fonction
469 de l'épaisseur de la strate muscinale. La composition des communautés végétales va
470 donc influer sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce potentiel pouvant
471 varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans lesquelles il
472 se trouve ([Moore *et al.*, 2002](#)).

473 À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain ces facteurs – la température, la végéta-
474 tion, le niveau de l'eau – co-varient et rendent la discrimination de leurs effets respec-
475 tifs difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de
476 temps considérée, jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs
477 n'est pas anodin, [Munir *et al.* \(2015\)](#) isolent également l'effet de la température en
478 utilisant des OTC (*Open Top Chamber*). Ces dispositifs ressemblent à des serres ou-
479 vertes et permettent de réchauffer une zone de la tourbière. Ils montrent que dans les
480 zones sans manipulation du niveau de la nappe, le réchauffement des OTC augmente
481 la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de
482 variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. [Cai *et al.* \(2010\)](#)
483 ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmen-
484 ter la PPB. Cependant l'effet du niveau de la nappe peut varier selon le contexte :
485 Dans une étude des effets à long terme de variation du niveau de la nappe, [Ballantyne](#)
486 *et al.* ([2014](#)) montrent qu'une baisse du niveau de la nappe entraîne une augmentation



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 \(2005\)](#)

487 de la PPB en facilitant l'accès des plantes vasculaires à l'oxygène et aux nutriments.
 488 Paradoxalement, la hausse d'un niveau de nappe, initialement bas et entraînant un
 489 stress hydrique important, conduira également à une augmentation de la PPB ([Strack](#)
 490 [et Zuback, 2013](#)). Pour un gradient de niveau de nappe qui augmente dans une tour-
 491 bière de haut-marais, [Weltzin *et al.* \(2000\)](#) montrent une diminution de la productivité
 492 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un
 493 gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est
 494 pas affectée tandis que celle des graminées augmente. Une opposition similaire est éga-
 495 lement relevée concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de
 496 les réchauffer. Ces dernières voient leur productivité diminuer dans la tourbière de
 497 haut-marais et augmenter dans la tourbière de bas-marais. Les effets du niveau de
 498 la nappe peuvent donc être variables selon les communautés végétales et le contexte
 499 (l'écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

500 **La RE**

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

514 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corré-
515 lation positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et](#)
[Schlesinger, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006b](#)). Cependant la diversité cumulée des processus,
516 communautés et des conditions environnementales qui jouent sur la respiration, font
517 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Malgré tout, la majorité d'entre-elles
518 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi
519 dans les tourbières, des études *in-situ* ont montré que dans des conditions plus chaudes,
520 mais également plus sèches étant donné que ces deux conditions sont difficilement sépa-
521 rables sur le terrain, la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#); [Cai et al., 2010](#);
522 [Ward et al., 2013](#)). Des études à base de mésocosmes¹¹ prélevés sur le terrain ont égale-
523 ment montré la relation entre les variation de RE et celle de la température([Updegraff](#)
524 *et al.*, 2001; [Weedon et al., 2013](#)).

526 Le niveau de nappe, conditionnant l'accès à l'oxygène, joue également un rôle im-
527 portant. Un niveau qui diminue se traduit généralement par une hausse de la RE que

11. définition méso

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 des litières (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présent dans la rhizosphère¹² via la libération d'extra-sudats 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 référence¹³ (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 de l'ENE à une augmentation de la Respiration (Alm *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008) quand d'autres l'attribuent à une diminution de la photosynthèse (Sonnenstag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014). Enfin certain observent

12. zone du sol impactée par les racines

13. Attention cependant, certains auteurs changent cette convention

549 un effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution de la pho-
550 tosynthèse ([Strack et Zuback, 2013](#)). [Lund et al. \(2012\)](#) montrent également que sur
551 un même site une baisse du niveau de la nappe deux années différentes entraînera une
552 baisse de l'ENE dans les deux cas, mais que dans l'un des cas cette baisse est contrôlée
553 par une augmentation de la respiration et que dans l'autre elle est contrôlée par une di-
554 minution de la photosynthèse. Enfin de façon un peu plus isolée [Ballantyne et al. \(2014\)](#)
555 ne notent pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur l'ENE car l'augmentation
556 de la respiration est compensée par une augmentation de la photosynthèse. La réponse
557 du CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la nappe n'est donc pas triviale.

558 Le CH₄

559 La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de
560 dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la **disponibilité** de ces **substrats** ([Segers,](#)
561 [1998](#)). L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, étha-
562 nol) tend à augmenter les émissions de CH₄ ([Coles et Yavitt, 2002](#)). Le **niveau de la**
563 **nappe** est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement plus le niveau
564 est important plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les
565 émissions sont fortes ([Pelletier et al., 2007](#)). Par contre une augmentation du niveau
566 de la nappe au dessus de la surface peut conduire à une diminution des émissions de
567 CH₄ ([Bubier, 1995](#)). [Pelletier et al. \(2007\)](#) montrent également que les flux sont plus
568 importants lorsque le CH₄ est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus particu-
569 lièrement des carex. Ce lien avec la végétation est la conséquence d'une adaptation de
570 certaines espèces aux conditions de saturations en eau qui peuvent faciliter l'échange
571 de gaz entre l'atmosphère et l'écosystème grâce à un espace intercellulaire agrandi,
572 l'Aerenchyme ([Rydin et Jeglum, 2013c](#)). Enfin la **température** joue généralement un
573 rôle important, augmentant la vitesse de production. La sensibilité à la température de
574 la production de CH₄ varie selon le processus considéré et la communauté de métha-
575 nogènes associés ([Segers, 1998](#)). La température peut également faciliter le transport
576 du CH₄ par ébullition ou via la végétation ([Lai, 2009](#)).

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

589 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

590 Si l'étude d'un facteur spécifique, comme l'hydrologie, est nécessaire afin de mieux
591 comprendre son fonctionnement spécifique, l'étude d'un écosystème dans son ensemble
592 l'est tout autant si l'on souhaite intégrer toute sa complexité naturelle. Le fonctionne-
593 ment naturel d'une tourbière active tend à piéger du CO₂ atmosphérique dans l'éco-
594 système, dans la tourbe. Ce fonctionnement vient de ce que les entrées de carbone, la
595 PPB, sont plus importantes que les sorties, CO₂, CH₄. Ce déséquilibre entre les flux de
596 carbone, ce bilan, s'il est positif indique que l'écosystème fonctionne comme un puits
597 de carbone, tandis que s'il est négatif il fonctionne comme une source.

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

605 mention contraire.

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

609 **Approche archive et temps long**

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

625 **Bilans de carbone contemporains**

626 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d'écosystèmes est d'en esti-
627 mer les flux actuels de carbone entrant et sortant. Les flux principaux dans le bilan de
628 carbone d'une tourbière ont d'ors et déjà été décrits. Il s'agit de la PPB, de la RE et du
629 flux de CH₄. Cependant d'autres flux existent, notamment le flux de carbone organique
630 dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dis-
631 sout (CID), de Composés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbone

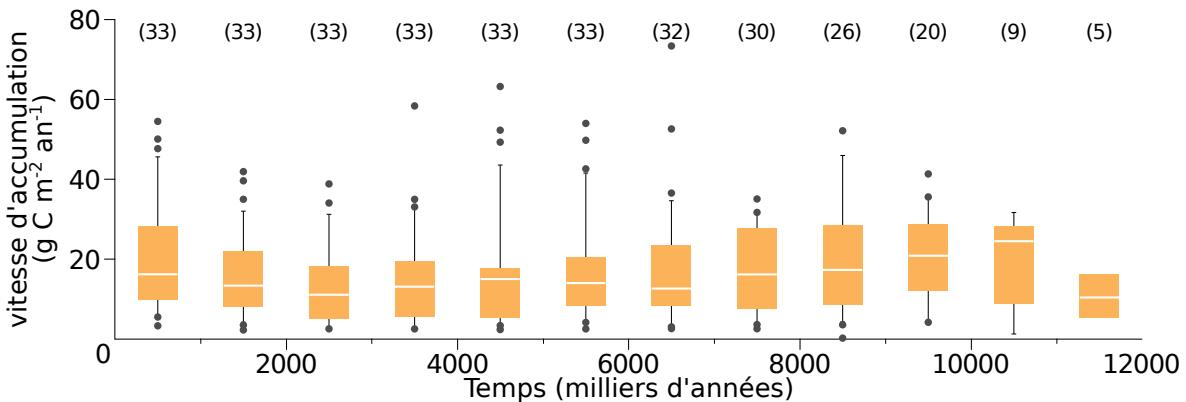


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après Yu *et al.* (2009)

632 (CO) ([Chapin *et al.*, 2006](#)). Ils seront considérés comme négligeables, à l’exception du
 633 COD. On définit donc le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème comme :

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

634 Avec :

- 635 — ENE : Échange Net de l’Écosystème
- 636 — PPB : Production Primaire Brute
- 637 — RE : Respiration de l’Écosystème
- 638 — F_{CH_4} : Flux de Méthane
- 639 — F_{COD} : Flux de Carbone Organique Dissout

640 Dans les tourbières, les flux de CO_2 sont généralement les plus importants puis les
 641 flux de CH_4 et/ou de COD et enfin les flux de COP ([Worrall *et al.*, 2009; Koehler
 642 *et al.*, 2011](#)). Majoritairement réalisés dans des tourbières de haut-marais, les bilans
 643 de carbone présents dans la littérature montrent généralement des écosystèmes dont
 644 le bilan de carbone est comprise entre 100 et $-100\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le
 645 stockage de carbone ($NECB > 0$) ne dépasse que peu de ces valeurs, le déstockage
 646 ($NECB < 0$) peut être beaucoup plus important avec des émissions de carbone de
 647 plus de $500\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone ont été faits dans les tourbières en
 648 dessous de 50° de latitude (le nord de la France approximativement). Le comportement



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

649 de ces tourbières les plus au sud reste peu connu par rapport à celles situées à des
650 latitudes plus hautes (en Europe) ou dans des climats plus froids (au Canada).

651 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

652 Mesure des flux de gaz

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

656 De façon générale les méthodes de chambre consistent à placer une enceinte, que
657 l'on appelle chambre, sur une zone de l'écosystème dont où souhaite mesurer les flux.
658 Ces chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le gaz
659 à l'intérieur de la chambre est à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans
660 ce cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur.
661 Elles peuvent également être dynamiques, lorsqu'un système de pompe, permettant
662 notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le
663 système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord

664 les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent
665 une différence de concentration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre
666 non. Cette méthode nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite
667 les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du
668 gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du
669 gaz dans un analyseur externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent
670 également l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un
671 système de pompe ne soit présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la
672 chambre, soit des prélèvements sont faits à intervalles réguliers puis analysés par la
673 suite en chromatographie gazeuse.

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

682 Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients : les systèmes sans
683 circulation d'air sont généralement plus facile à transporter et à utiliser sur le ter-
684 rain. L'ensemble des méthodes de chambres fermées ont, par principe, une variation
685 des concentrations en gaz qui, si elle est très importante, peut perturber le gradient
686 de diffusion du gaz. Malgré tout ces méthodes sont souvent utilisées car elles ont
687 un coût modeste, et sont très versatiles ce qui permet leur utilisation dans de nom-
688 breuses situations. D'autres méthodes plus globales existent comme les méthodes micro-
689 météorologiques, basées sur l'étude des flux turbulents en analysant à haute fréquence
690 la vitesse et la direction du vent. Ces méthodes sont souvent appelées *Eddy Covari-
691 ance* ou *Eddy Correlation*. Elles sont beaucoup plus onéreuses et lourdes à mettre en
692 place mais permettent une acquisition haute fréquence des flux de gaz. Ces méthodes

1.3. Objectifs du travail

693 sont complémentaires des mesures de chambre, en effet les mesures faite par *Eddy Co-*
694 *variance* se font sur une zone plus grande que celles mesurées à l'aide de chambres.
695 La variabilité spatiale est donc intégrée dans la mesure, ce qui peut être un avantage
696 comme un inconvénient. La grande majorité des bilans pluriannuels sont faits à l'aide
697 cette méthode.

698 Estimation des flux

699 Quand ils ne peuvent pas être mesurés avec une haute fréquence, que ce soit à
700 l'aide de tour Eddy-covariance ou de chambres automatiques, les flux sont estimés à
701 partir de mesures ponctuelles. La respiration est généralement estimée en utilisant la
702 température que se soit celle de l'air ([Bortoluzzi et al., 2006](#)) ou celle du sol à différentes
703 profondeurs : -5 cm ([Görres et al., 2014; Ballantyne et al., 2014](#)), -10 cm [Kim et Verma](#)
704 ([1992](#)); [Zhu et al. \(2015\)](#). Différentes équations reliant la respiration à la température
705 sont utilisées ([Fang et Moncrieff, 2001](#)). Le niveau de la nappe est parfois pris en compte
706 ([Strack et Zuback, 2013; Munir et al., 2015](#)), plus rarement la végétation ([Bortoluzzi](#)
707 [et al., 2006; Karki et al., 2015](#)).

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

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

⁷¹⁶ 1.3 Objectifs du travail

⁷¹⁷ Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la varia-
⁷¹⁸ bilité spatio-temporelle des flux et d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La
⁷¹⁹ Guette, (ii) de préciser l'effet du niveau de la nappe sur les émissions lors de cycles
⁷²⁰ de dessiccations réhumectations. Pour ce faire une approche axée sur l'observation et
⁷²¹ l'expérimentation a été mise en oeuvre :

- ⁷²² — Dans un premier temps, a été mis en place un suivi sur la tourbière de La
⁷²³ Guette permettant d'évaluer les flux et d'étudier leurs variations saisonnières et
⁷²⁴ spatiales sur l'ensemble de l'écosystème. Ces estimations de flux ont ensuite pu
⁷²⁵ être utilisées afin d'estimer le bilan de carbone de la tourbière.
- ⁷²⁶ — Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le
⁷²⁷ terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particu-
⁷²⁸ lièrement lors de cycles de dessiccation-réhumectations.
- ⁷²⁹ — Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé
⁷³⁰ afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO₂
⁷³¹ entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de
⁷³² la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.

⁷³³ 2 Sites d'études et méthodologies employées

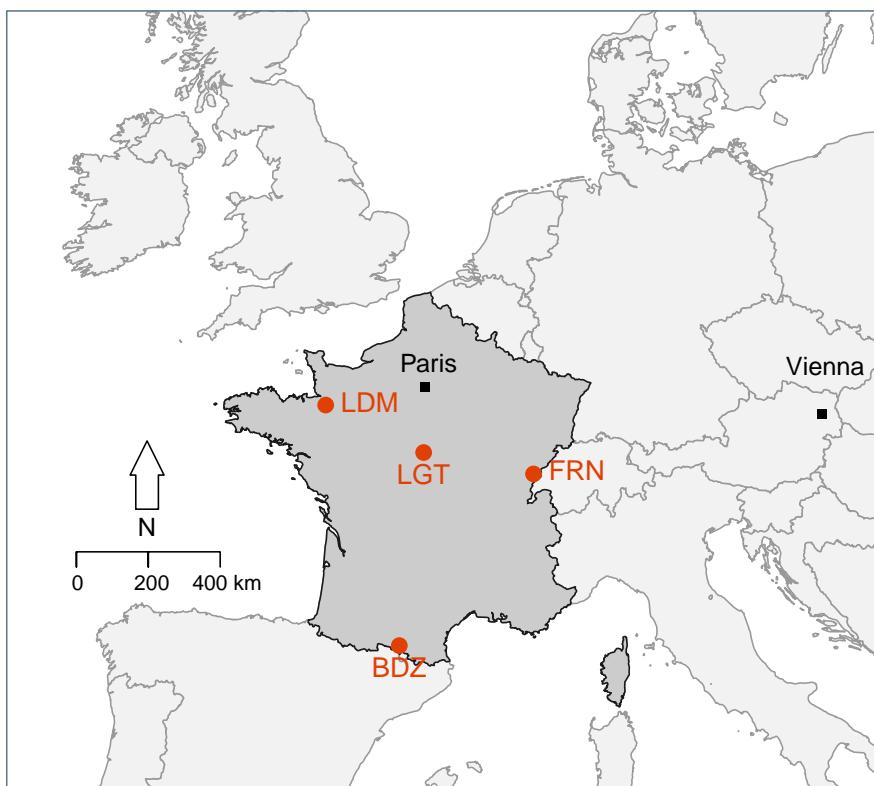
⁷³⁴

⁷³⁵	2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
⁷³⁶		
⁷³⁷	2.2 Autres sites du service national d'observation	47
⁷³⁸		
⁷³⁹	2.3 Mesures de flux de gaz	48
	2.3.1 Les mesures de CO ₂	48
⁷⁴⁰	2.3.2 Les mesures de CH ₄	51
⁷⁴¹	2.3.3 Le calcul des flux	52
⁷⁴²	2.4 Facteurs contrôlants	53
⁷⁴³	2.4.1 acquisitions automatisées	53
⁷⁴⁴	2.4.2 acquisitions manuelles	54
⁷⁴⁵		

⁷⁴⁶

2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

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



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

FIGURE 2.1 – Site d'études SNOT

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

759 est de 80 cm avec des maximums locaux atteignant 180 cm. La tourbière de La Guette
760 est probablement topogène, formée par l'accumulation d'eau de pluie dans une cuvette
761 imperméabilisée par une couche d'argile issue d'alluvions de la rivière du même nom
762 (La Guette) (**Réf needed**). Les précipitations annuelles moyennes sur le site sont de
763 880 mm et les températures moyenne annuelle de 11 °C. L'eau du site à une conductivité
764 généralement inférieure à $80 \mu\text{S m}^{-2}$ et un pH compris entre 4 et 5. Ces caractéristiques
765 classe la tourbière parmi les tourbières minérotropes pauvres en nutriments (*poor fen*).
766 Les datations effectuées sur le site permettent de dire que les premiers dépôts tourbeux
767 remontent à environ 5 à 6000 ans.

768 Le site a subi un certain nombre de perturbations au cours de son existence. D'abord
769 la construction, avant 1945, d'une route, la D 926 , qui coupe l'extrémité sud de la
770 tourbière favorisant son drainage. Le site a également subi un incendie en 1976. En
771 1979 des pins noirs (*Pinus nigra*) sont plantés au nord du site. Enfin 2008 le récurage
772 du fossé de drainage bordant la route semble entraîner une augmentation significative
773 des pertes d'eau du système.

774 Ces perturbations, ou au moins une partie d'entre elles, ont probablement favorisé
775 l'envahissement du site par une végétation vasculaire, notamment arborée et composée
776 de pins (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula verrucosa* et *pubescens*). [Viel et al.](#)
777 ([2015](#)) a pu calculé, grâce à l'étude de photos aérienne, la vitesse de fermeture du site,
778 entre 1945 et 2010, estimée à $2020 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$ avant l'incendie de 1976 et à $3469 \text{ m}^2 \text{ an}^{-1}$
779 après. La tourbière est également envahie de façon importante par la molinie bleue
780 (*Molinia caerulea*) de la famille des *Poaceae* (Figure [2.3c](#)). Leur présence favorisant la
781 dégradation des matières organiques ([Gogo et al., 2011](#)). Sont également présentes sur
782 le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières comme les sphaignes,
783 principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*, qui forment des tapis.
784 Un tapis de sphaignes en cours de formation est visible sur la photo [2.3a](#). Sur cette
785 même photo sont également visible des Linaigrettes à feuilles étroites (*Eriophorum*
786 *augustifolium*), une plante de la famille des *Cyperaceae* caractéristique des marais et
787 des landes tourbeuses ([Rameau et al., 2008](#)). Des bruyères sont également présentes de

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

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

796 Au cours des dernières années, les précipitations sont relativement différentes avec
797 deux années plus sèches que la moyenne avant 2013 et deux années plus humides en
798 2013 et 2014 (Figure 2.4). On observe également cette dualité vis-à-vis du niveau de
799 la nappe. Avant 2013 les étés sont marqués par des étiages importants avec des baisses
800 du niveau de nappe allant jusqu'à -60 cm en 2012 (Figure 2.5). Après 2013, les étiages
801 sont beaucoup moins importants sur le site (Figure 2.6). Les variations inter-annuelles



(a) *Sphagnum – Eriophorum angustifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



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



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



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

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

806 2.2 Autres sites du service national d'obser- 807 vation

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

2.3. Mesures de flux de gaz

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

821 2.3 Mesures de flux de gaz

822 2.3.1 Les mesures de CO₂

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

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

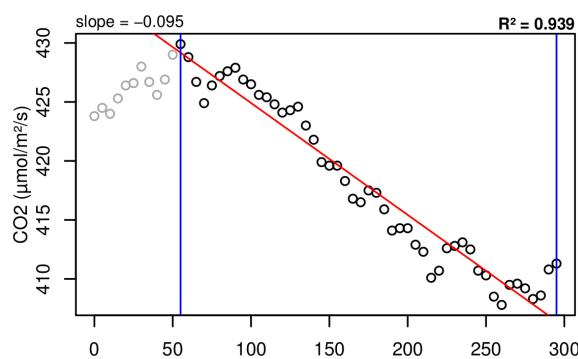
836 La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement léger, facilement transportable et permettant une mise en oeuvre sur l'ensemble du site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : La chambre est posée sur l'embase, l'analyseur de CO₂, et la sonde humidité/température sont insérées à l'intérieur de cette dernière. Un ventilateur de faible puissance est également positionné à

l'intérieur de la chambre au préalable afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés le plus souvent la perturbation d'un gradient de concentration. L'enregistrement est ensuite lancé, les données (concentration en CO₂, température, humidité) sont acquises toutes les 5 s pendant 5 min. La mesure se déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser les perturbations possibles et de s'éloigner des conditions naturelles extérieures. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient supposer une différence importante vis-à-vis des conditions extérieures. Généralement, deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase. La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

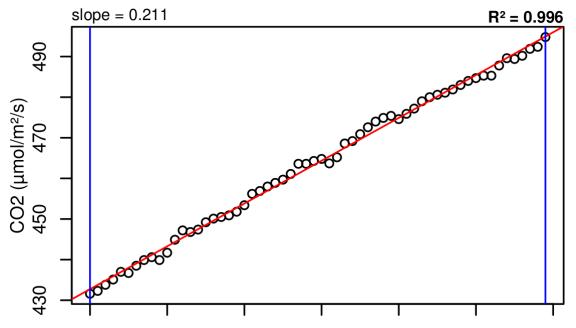
De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitables. D'abord le placement de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'herbacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphagnes gelées, recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire impossible. Enfin selon l'heure de la journée des gradients de concentrations peuvent être présent et augmenter localement les concentrations de CO₂ de façon importante allant jusqu'à saturer la sonde.

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

2.3. Mesures de flux de gaz



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



(b) Mesure de la respiration de l'écosystème

FIGURE 2.7 – Mesures de CO₂



FIGURE 2.8 – SPIRIT

⁸⁷¹ 2.3.2 Les mesures de CH₄

⁸⁷² Les mesures de CH₄ ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires
⁸⁷³ à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l'exception de l'interface avec l'analyseur. En
⁸⁷⁴ effet la taille de ce dernier ne permettait pas de l'insérer directement dans la chambre
⁸⁷⁵ comme l'analyseur de CO₂. La méthode de la chambre dynamique fermée a donc été
⁸⁷⁶ utilisée pour réaliser ces mesures, elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le
⁸⁷⁷ CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en oeuvre d'un système de pompe pour transporter
⁸⁷⁸ le gaz jusqu'à l'analyseur. L'instrument utilisé pour analyser la concentration en CH₄
⁸⁷⁹ est le SPIRIT (SPectromètre Infra Rouge In-situ Troposphérique) (Figure 2.8).

⁸⁸⁰ Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectro-
⁸⁸¹ métrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge
⁸⁸² par des molécules. Pour une molécule, cette absorption est variable selon les longueurs
⁸⁸³ d'ondes permettant de la caractériser, son intensité étant fonction de la concentration
⁸⁸⁴ (Loi de Beer-Lambert) Cet instrument profite de l'expertise acquise par le laboratoire

2.3. Mesures de flux de gaz

885 dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le développement de son
886 ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption de Lasers Embarqués).
887 Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé en différentes versions,
888 fonction des usages. Il existe actuellement une version sol et une version avion de
889 l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées à deux éléments. Pre-
890 mièrement l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le LPC2E ([Robert, 2007](#)),
891 permettant d'adapter facilement la longueur du parcours optique en fonction de la
892 concentration des gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de lasers à cascades quan-
893 tique (QCL), dont la puissance permet d'augmenter le nombre de réflexion et la sen-
894 sibilité des mesures d'absorption. Les QCL installés émettent séquentiellement dans
895 le moyen infra-rouge (2,5 à 25 µm), dans une gamme spécifique aux espèces que l'on
896 souhaite mesurer. Ce choix est dicté par l'absorbance à ces longueurs d'ondes d'un
897 grand nombre d'espèces d'intérêt et l'intensité importante de leurs raies d'absorption.
898 Après son émission, le laser est divisé en deux : La première partie traverse une cellule
899 de référence, contenant un gaz de concentration connue. La seconde partie traverse une
900 cellule de mesure, contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du laser débouchent
901 finalement sur les détecteurs. Le spectre d'absorption est divisé par le spectre de réfé-
902 rence, ce qui permet conserver uniquement le signal lié à l'absorption moléculaire. Ce
903 spectre est ensuite comparé à un spectre simulé afin de déterminer les concentrations en
904 gaz. Le fonctionnement détaillé du SPIRIT-sol est décrit dans [Guimbaud *et al.* \(2011\)](#).

905 2.3.3 Le calcul des flux

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

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

908 Avec :

909 F : le flux en µmol m⁻² s⁻¹

- 910 X : la concentration en gaz mesuré en $\mu\text{mol mol}^{-1}$
911 P : la pression atmosphérique en $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$
912 R : la constante des gaz parfait en $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2} \text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$
913 T : la température dans la chambre en K
914 V : le volume de la chambre en m^3
915 S : la surface occupée par l'embase en m^2

916 2.4 Facteurs contrôlants

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

922 2.4.1 acquisitions automatisées

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

2.4.2 acquisitions manuelles

⁹³³ Les variables acquises manuellement, spécifiques à chaque expérimentation, seront

⁹³⁵ détaillées dans leurs chapitres respectifs

⁹³⁶ 3 Bilan de C de la tourbière de La Guette

⁹³⁷

⁹³⁸	3.1 Introduction	⁵⁶
⁹³⁹	3.2 Procédure expérimentale et analytique	⁵⁷
⁹⁴⁰	3.2.1 Méthodes de mesures	⁵⁷
⁹⁴¹	3.2.2 Modélisation du bilan de C	⁵⁹
⁹⁴²	3.2.3 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	⁶³
⁹⁴³	3.3 Résultats	⁶⁴
⁹⁴⁴	3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	⁶⁴
⁹⁴⁵	3.3.2 Sélection des modèles	⁷²
⁹⁴⁶	3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème	⁸⁰
⁹⁴⁷	3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	⁸³
⁹⁴⁸	3.4 Discussion	⁸⁸
⁹⁴⁹	3.4.1 Estimations des flux	⁸⁸
⁹⁵⁰	3.4.2 Estimations du bilan net de l'écosystème	⁹¹
⁹⁵¹	3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan	⁹²
⁹⁵²	3.4.4 Bilan de CO ₂ et végétation	⁹³
⁹⁵³	3.4.5 Variabilité du recouvrement végétal	⁹³
⁹⁵⁴	3.4.6 Représentativité locale du modèle	⁹⁴
⁹⁵⁵	3.4.7 perspectives	⁹⁴
⁹⁵⁶		
⁹⁵⁷		
⁹⁵⁸		
⁹⁵⁹		
⁹⁶⁰		

961 3.1 Introduction

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



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

984 3.2 Procédure expérimentale et analytique

985 3.2.1 Méthodes de mesures

986 Mesures de flux de gaz

987 Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant la méthode
 988 décrite dans la partie 2.3. En juin 2011, 20 placettes ont été installées¹ selon un échan-
 989 tillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de
 990 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette.
 991 La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de
 992 la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en

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

3.2. Procédure expérimentale et analytique

993 étant assuré d'avoir une représentativité spatiale du site homogène. Les placettes, déli-
994 mitées par des piquets, occupaient une surface de 4 m² (2×2 m), à l'intérieur de laquelle
995 ont été installé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure
996 des flux de gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.1). Usuelle-
997 ment les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des
998 embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau
999 libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent
1000 traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé
1001 (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Ceci a l'avantage de permettre une
1002 distinction fine des capacités sources/puits mais a l'inconvénient du placement proche
1003 des embases les unes des autres limitant la représentativité spatiale des mesures. Elles
1004 peuvent également être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais *versus* bas-
1005 marais, ou réhabilité *versus* non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale,
1006 la taille du site le permettant, il a donc été décidé de positionner des placettes sur
1007 l'ensemble du site.

1008 Les flux de CO₂ et de CH₄ sont mesurés. Des tests effectués sur la tourbière ayant
1009 montré des émissions nulles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂
1010 ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle
1011 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures). Les mesures de CH₄ ont été effectuées avec
1012 une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases). Ceci
1013 a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT. Il est
1014 lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux et nécessite entre chaque
1015 déplacement un temps de mise en marche/arrêt important : plus de 30 min.

1016 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
1017 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
1018 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
1019 le niveau de la nappe d'eau. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour
1020 mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de
1021 flux). Les échantillons ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration

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

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

Avec :

— $\sum R_{max}$ La somme des recouvrements maximum par strates.

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

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

3.2.2 Modélisation du bilan de C

Estimation du bilan et variabilité temporelle

Pour estimer le bilan de carbone du site il est nécessaire d'établir des modèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute fréquence (e.g. relation entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air). Ces relations empiriques permettront d'interpoler les données acquises mensuellement sur l'ensemble des deux années de mesure et de reconstituer ainsi une chronique de flux dont l'intégration dans le temps permettra d'estimer une quantité sur l'année. Pour établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées par campagne

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1047 de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité
1048 spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les relations entre
1049 flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux.

1050 La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain. Cependant afin d'établir
1051 le bilan de C tout en gardant une discrimination entre flux d'entrée et de sortie la RE et
1052 la PPB (obtenue grâce à l'équation $PPB = ENE - RE$) ont été modélisé séparément.
1053 Les flux en phase gazeuse ont été modélisés en partant d'équations usuellement utilisées
1054 et dans lesquelles la température est le facteur contrôlant majeur. Puis les résidus² de
1055 ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant.
1056 Dans le cas où une tendance est visible, le facteur est intégré.

1057 Les modèles ont été comparés avec différents indicateurs : Le coefficient de dé-
1058 terminaison (R^2), l'erreur standard normalisée (*Normalised Root Mean Square Error*,
1059 NRMSE) et le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC). Le
1060 R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée
1061 par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la
1062 moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées
1063 et les données modélisées. L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un
1064 paramètre sur la représentation des données par le modèle.

1065 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles
1066 de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à
1067 la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus forte. Concernant la respiration
1068 de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La tem-
1069 pérature la plus utilisée est la température du sol à -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014).
1070 La température de l'air et la température du sol à -10 cm sont aussi régulièrement
1071 utilisées (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Kim et Verma, 1992). Cette profondeur, -5 cm, est
1072 régulièrement utilisée car c'est dans la tourbe, proche de la surface que la respiration
1073 du sol est la plus importante. (**Réf needed**) C'est également à des profondeurs rela-
1074 tivement faibles que se situent la majorité des racines (**Réf needed**). La respiration

2. Valeurs moyennes - Valeurs moyennes estimées

liée aux racines (autotrophe et hétérotrophe stimulée par les exsudats racinaires) peut contribuer à la respiration de l'écosystème pour 35 à 60 % (Silvola *et al.*, 1996; Crow et Wieder, 2005). La RE est estimée directement à partir des données acquises moyennées en partant de la température connue pour contrôler une grande partie de ce flux. Les modèles les plus fréquemment utilisés (linéaire, exponentiel, arrhénius) ont été testés.

Pas de consensus émerge de la littérature quant aux facteurs contrôlant les émissions de CH₄. La température, (Alm *et al.*, 1999; Bubier *et al.*, 1995), le niveau de la nappe (Bubier *et al.*, 1993) et/ou la végétation (Bortoluzzi *et al.*, 2006) peuvent être utilisés isolément ou conjointement.

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

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

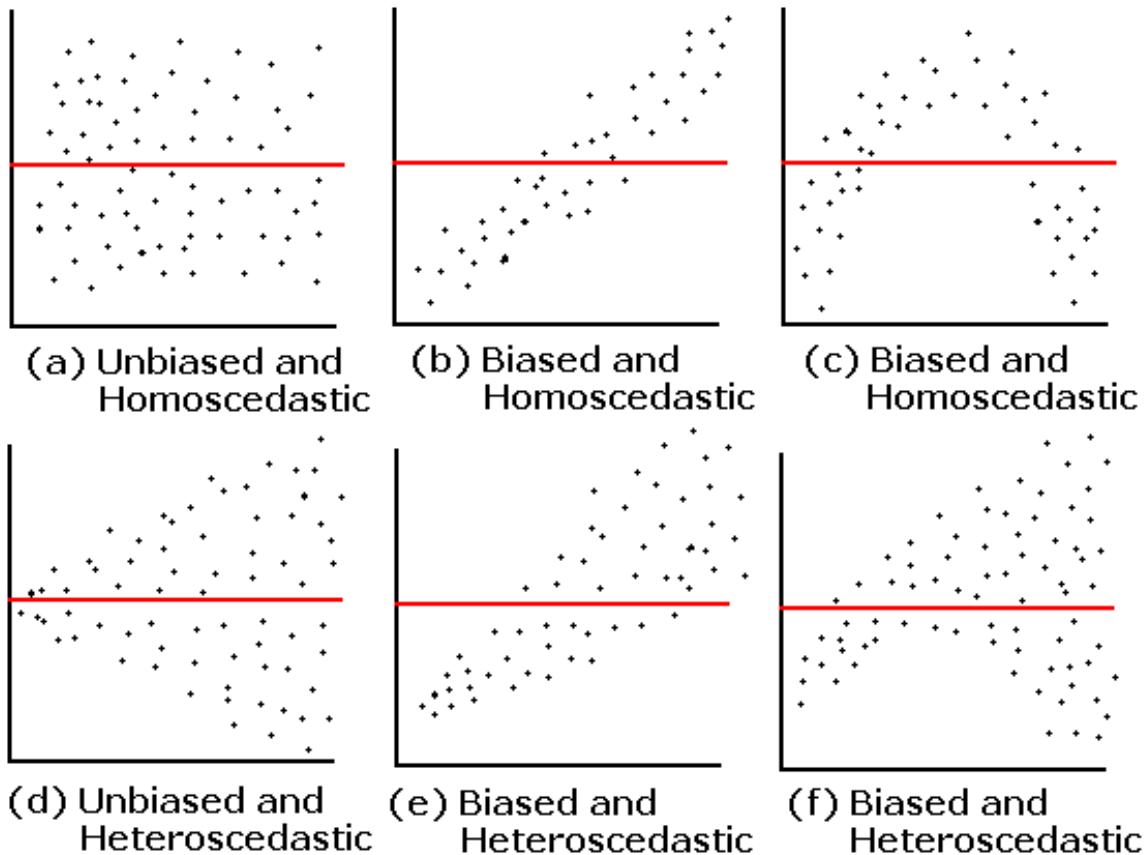


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)

¹¹⁰⁴ sont par la suite exprimés en gC m^{-2} par période de temps (souvent l'année).

¹¹⁰⁵ Étude de la variabilité spatiale

¹¹⁰⁶ Deux approches ont été testées afin de caractériser la variabilité spatiale des flux et
¹¹⁰⁷ du bilan. La première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la
¹¹⁰⁸ modélisation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi calculer des flux
¹¹⁰⁹ par placette et éventuellement un bilan. L'inconvénient de cette méthode étant le faible
¹¹¹⁰ nombre de points permettant la calibration des modèles conduisant éventuellement à
¹¹¹¹ une forte erreur sur l'estimation des paramètres voire à la non convergence des modèles.
¹¹¹² La seconde approche permet de palier en partie à ce souci en calibrant les modèles à
¹¹¹³ partir de groupes de placettes. Ces ensembles de placette ont été fait en regroupant
¹¹¹⁴ les placettes ayant la composition végétale la plus proche. Ce choix se justifie par
¹¹¹⁵ le fait que la végétation joue un rôle important tout en étant délicate à prendre en
¹¹¹⁶ compte. La température, plus facile à mesurer et le niveau de la nappe, qui n'a que

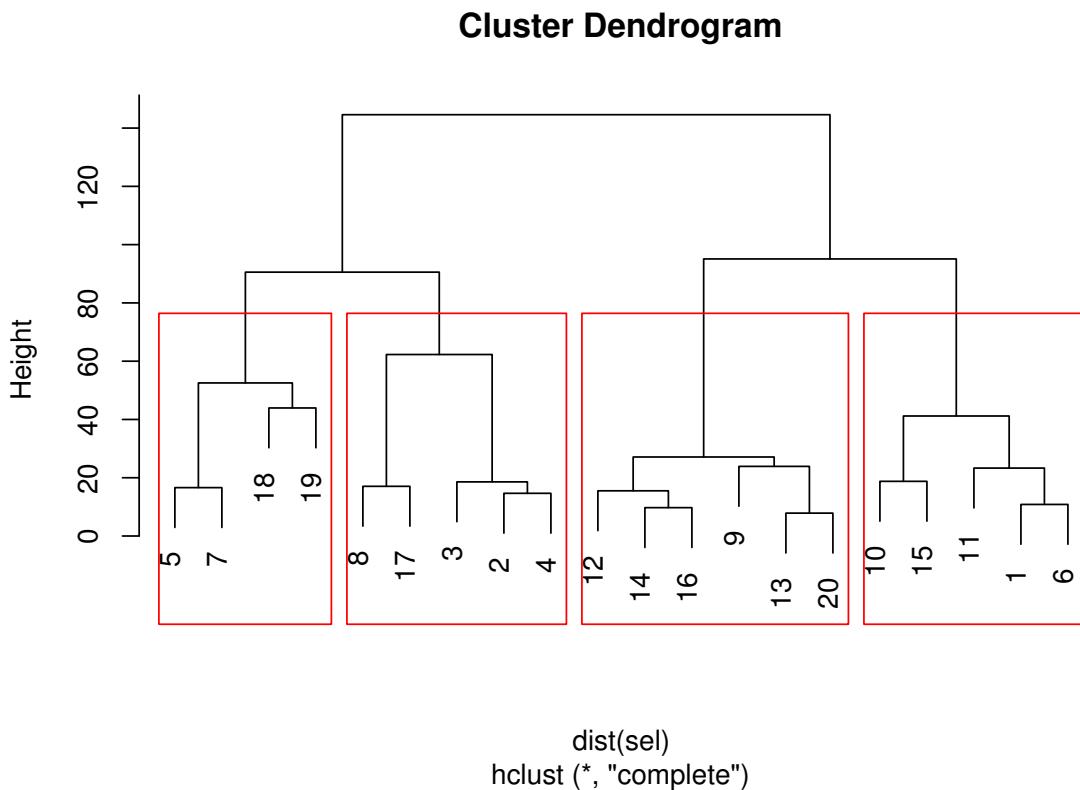


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

1117 peu varié, semblait des choix moins pertinent. Le partitionnement à été faite via une
 1118 classification hiérarchique ascendante. C'est une méthode déterministe qui consiste,
 1119 à partir de l'ensemble des individus (ici nos différentes placettes de mesure), de les
 1120 regrouper en classes de plus en plus grande. Les points sont regroupés par similarité,
 1121 les deux points les plus proches sont fusionnés, puis les deux suivants et ce jusqu'à
 1122 ce qu'il ne reste qu'une seule classe. Cette classification est généralement représentée
 1123 par un dendrogramme, elle a été appliquée sur les recouvrements végétaux mesurés et
 1124 permet de distinguer quatre groupes (Figure 3.3).

1125 3.2.3 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans

1126 Pour chaque flux, l'erreur sur le bilan annuel est calculé en multipliant ce flux par
 1127 l'erreur quadratique normalisée, calculée lors de la calibration. Pour les bilans, l'erreur
 1128 associée est calculée comme la somme des erreurs associées aux flux composant le

3.3. Résultats

bilan. Chacune de ces erreur étant pondérée par leur importance relative par rapport à la somme, en valeur absolue des flux (Waddington et Roulet, 2000).

$$E_{(bilan)} = (\chi_{PPB} \times NRMSE_{PPB}) + (\chi_{RE} \times NRMSE_{RE})(\chi_{F_{CH_4}} \times NRMSE_{F_{CH_4}}) \quad (3.2)$$

Avec :

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

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

3.3 Résultats

3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette

Les Facteurs contrôlant

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

La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière

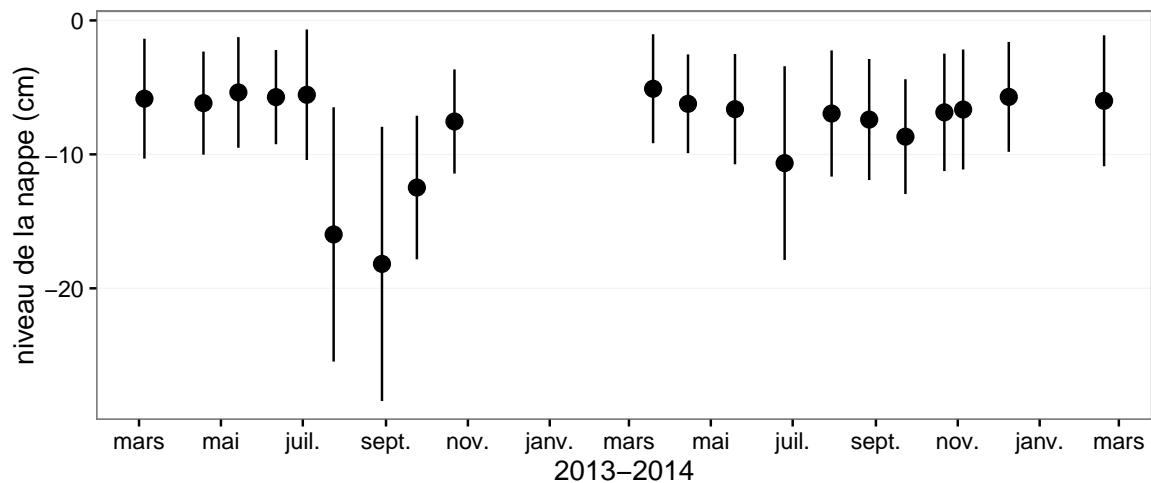


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

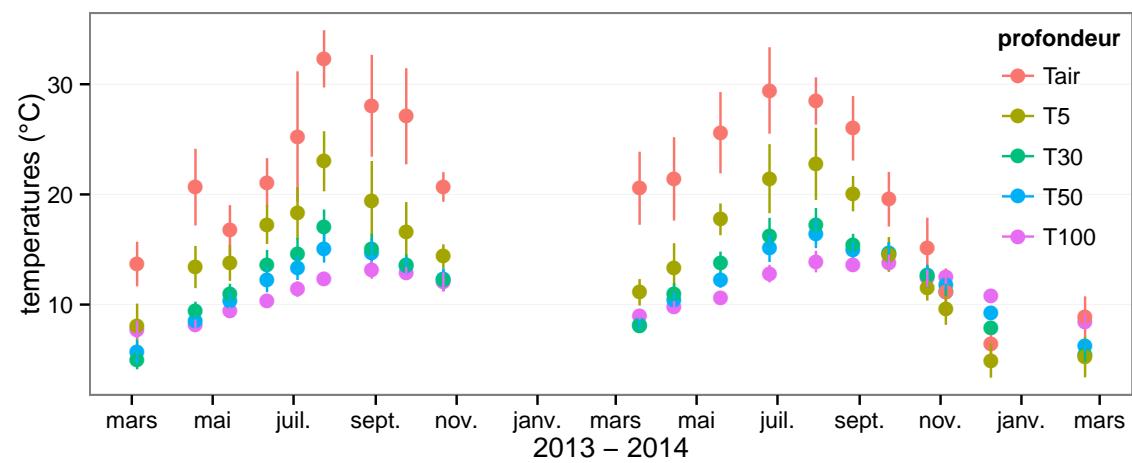


FIGURE 3.5 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

3.3. Résultats

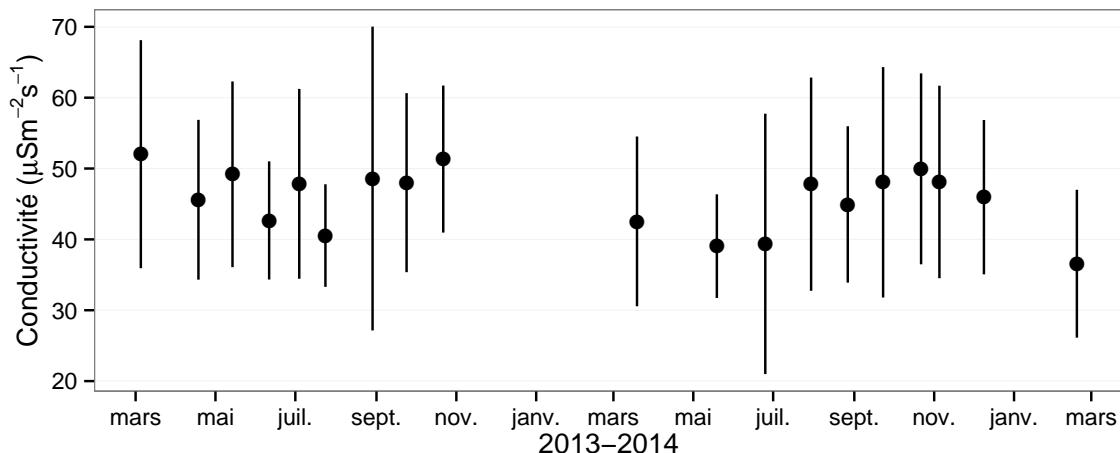


FIGURE 3.6 – Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

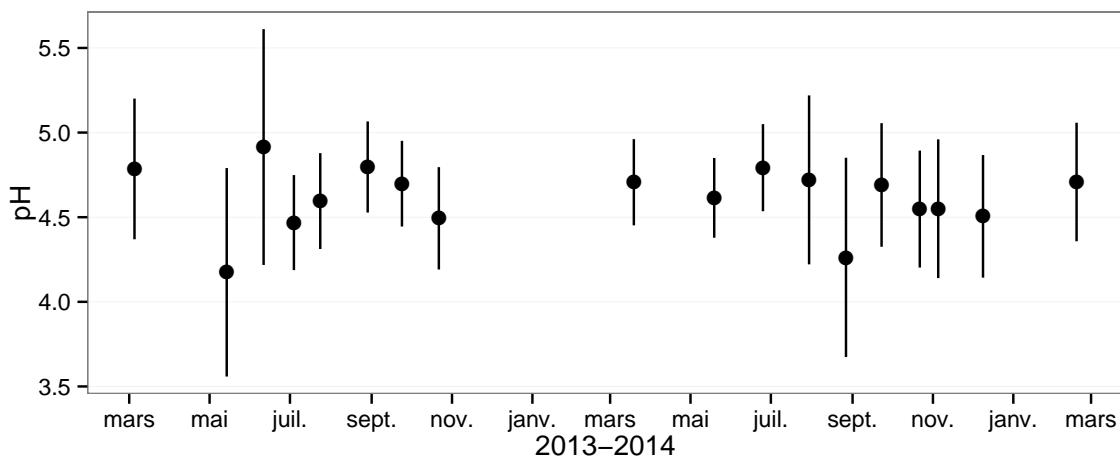


FIGURE 3.7 – Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1150 cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la
 1151 température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une
 1152 diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.5)

1153 La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre 35 and 55 $\mu\text{S m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (fi-
 1154 gure 3.6).

1155 En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre 4 et 5
 1156 (figure 3.7). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site .

1157 La concentration en carbone organique dissout présente dans l'eau de la tourbière
 1158 est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L^{-1} (figure 3.8).

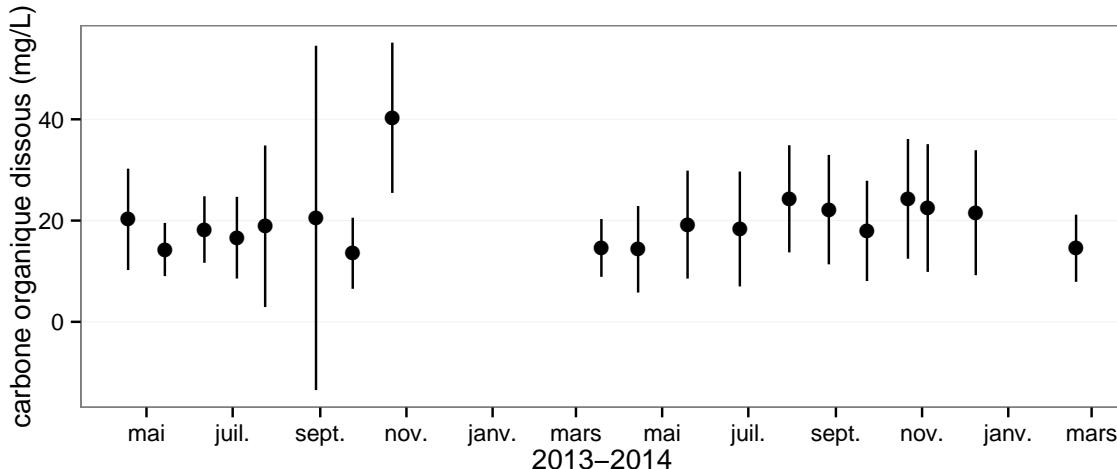


FIGURE 3.8 – Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1159 Les flux de carbone

1160 L'ensemble des mesures de CO₂ s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant
 1161 de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompues suite à des problèmes
 1162 techniques. Les deux saisons de végétation, ont pu être mesurées dans leur ensemble,
 1163 permettant d'avoir un jeu de données représentatif sur le fonctionnement de l'écosys-
 1164 tème. À noter également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente
 1165 avec les valeurs mesurées.

1166 En 2013, les valeurs de la PPB (flux de CO₂ entrant dans l'écosystème) augmentent
 1167 au printemps et une partie de l'été avec un maximum de $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1168 atteint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.9a). En 2014 la PPB
 1169 maximale est atteinte en juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus tôt
 1170 que l'année précédente. Puis pendant l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à
 1171 être proche de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1172 en 2013 et de $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014 (Figure 3.9a).

1173 La RE (flux de CO₂ sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le prin-
 1174 temps et une partie de l'été (Figure 3.9b). Elle atteint un maximum de $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1175 en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus
 1176 tôt, en juin à $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant de décroître jusqu'en hiver pour approcher

3.3. Résultats

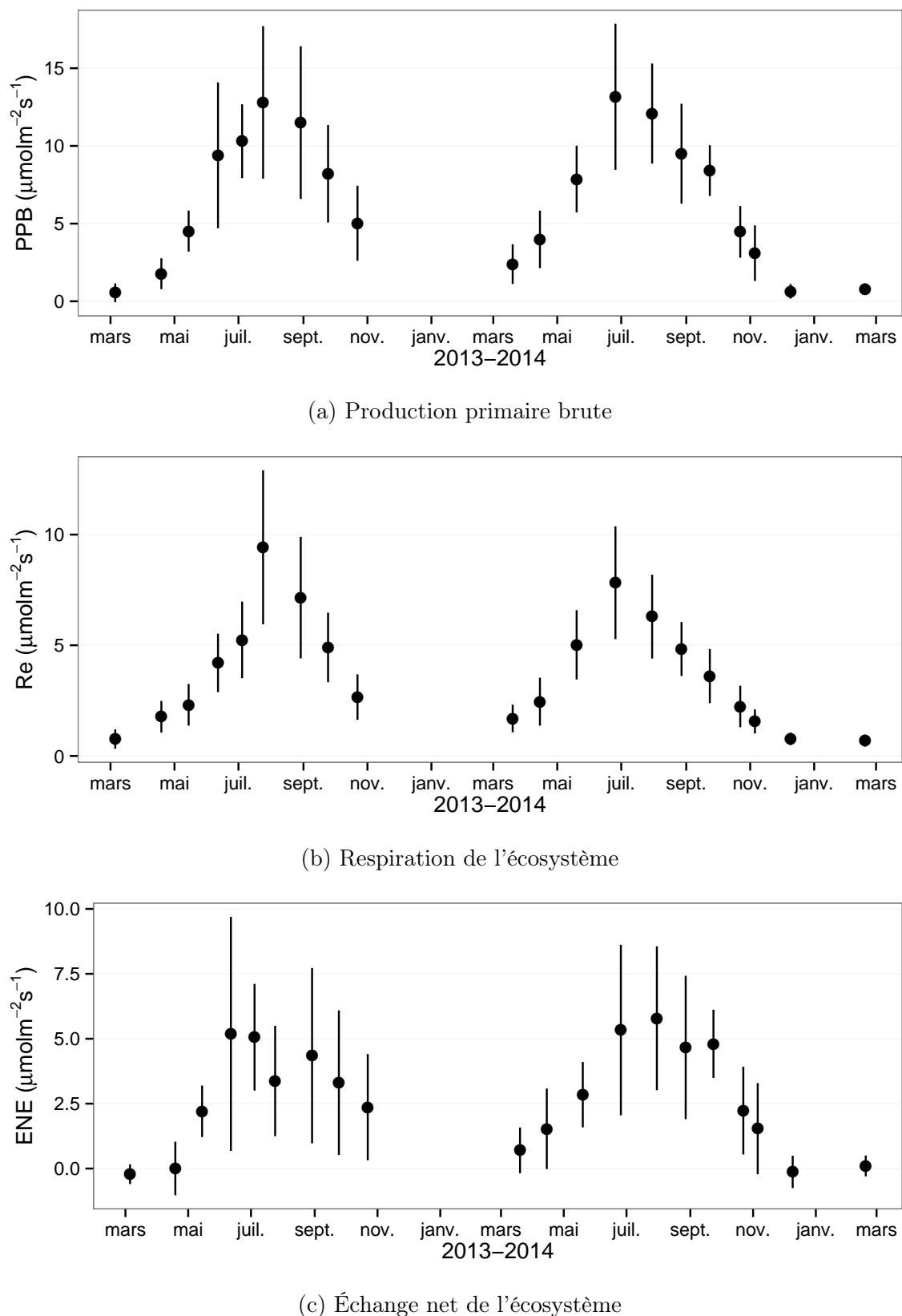


FIGURE 3.9 – Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

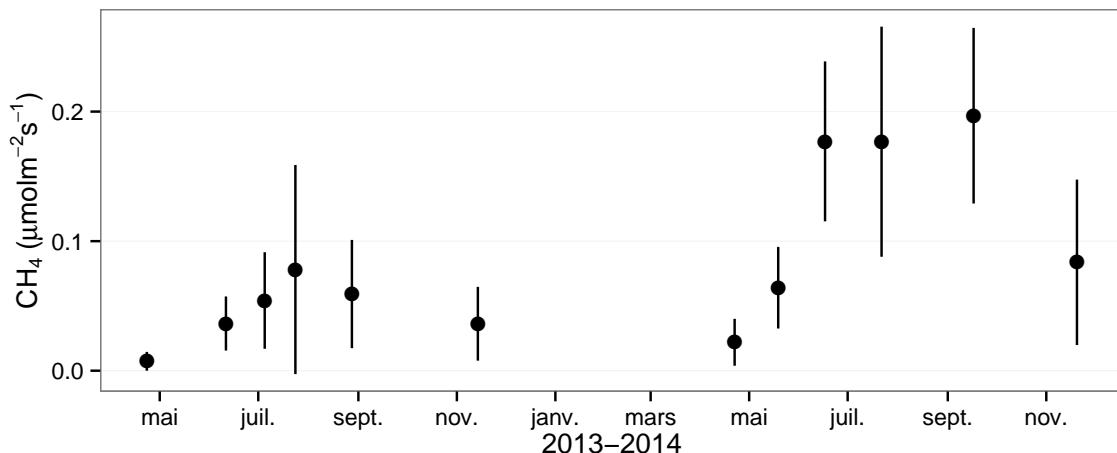


FIGURE 3.10 – Évolution des flux de méthane moyen (N?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.9b).

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

Les flux de CH₄ comme ceux du CO₂ montrent une variabilité saisonnière importante. Cependant les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux mesurés pour le CO₂ (Figure 3.10). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de CH₄ mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants qu'en 2014 avec des maximums de $0,078$ et $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement.

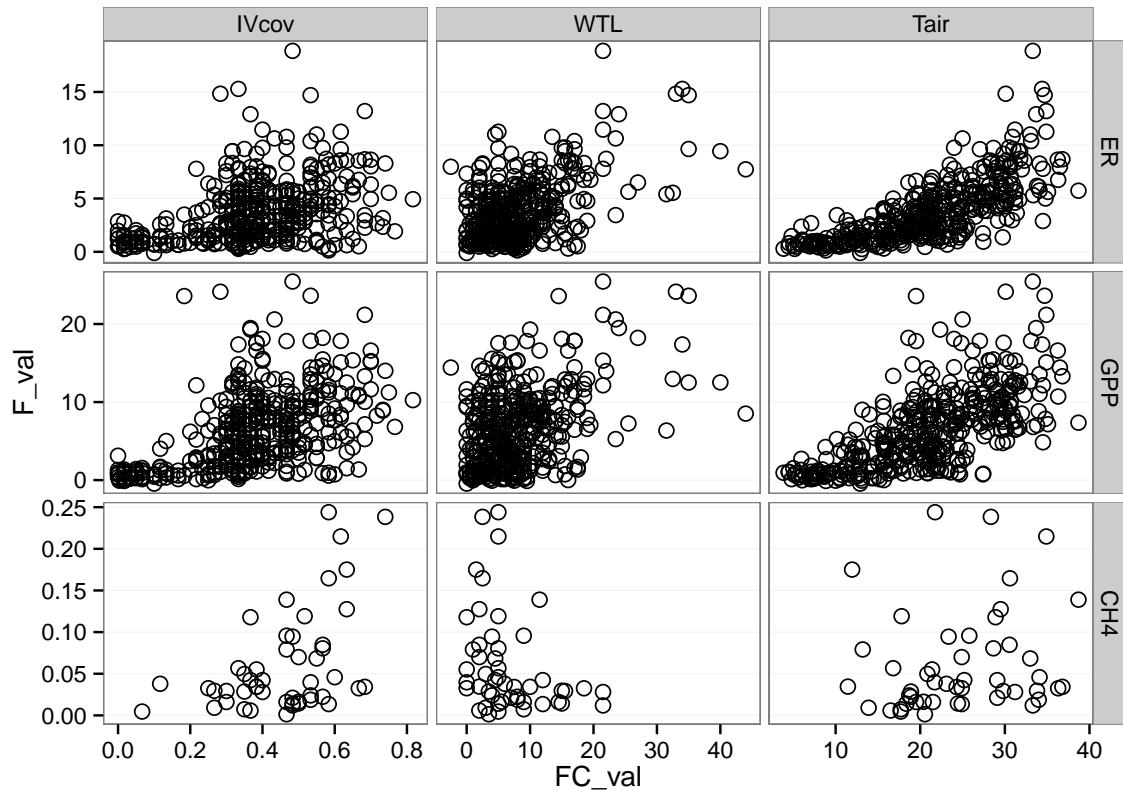


FIGURE 3.11 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

₁₁₉₃ **Les relations flux gazeux et facteurs contrôlant**

₁₁₉₄ Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant les
₁₁₉₅ deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre les flux
₁₁₉₆ et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄ (Figure 3.11).
₁₁₉₇ La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température de l'air,
₁₁₉₈ et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins claires,
₁₁₉₉ particulièrement pour la RE (Figure 3.11). Le CH₄ quant à lui ne présente pas de
₁₂₀₀ relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis-à-
₁₂₀₁ vis de l'indice de végétation (Figure 3.11). (**CH₄ et Température dans la tourbe ?**)

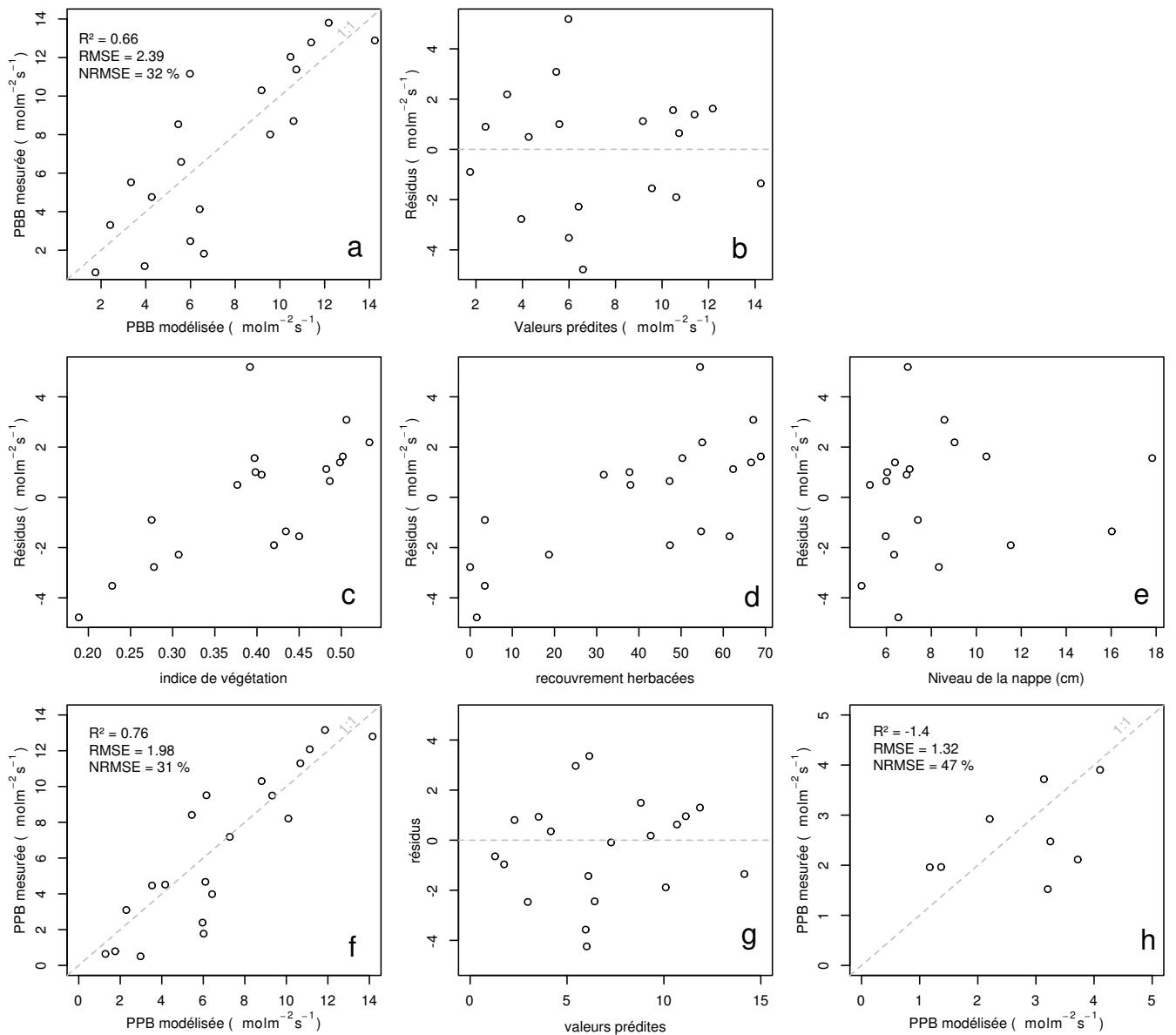


FIGURE 3.12 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3

3.3.2 Sélection des modèles**La Production Primaire Brute**

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

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

Avec :

- a la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante
- b la température optimale pour ce transport
- c la différence de température à laquelle à laquelle PPBsat vaut e^{-1} de sa valeur à la température optimale

À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en compte la luminosité. On utilise l'équation 3.4 proposée par (Bubier *et al.*, 1998) et régulièrement et majoritairement utilisée (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Worrall *et al.*, 2009) :

$$PPB = \frac{PPBsat * a * PAR}{PPBsat + a * PAR} \quad (3.4)$$

L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable explicative de la PPBsat, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une erreur standard de l'estimation de 32 % (Figure 3.12-a). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-b). Corrélos avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.12-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.12-d). Par contre aucune tendance particulière n'est visible vis-à-vis du niveau de la nappe (Figure 3.12-e) Le recouvrement

des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir de l'équation 3.3 montre une erreur standard de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests montre une erreur standard de l'estimation plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.12-h). Par ailleurs une forte incertitude est présente concernant l'estimation des paramètres qui ont tous une erreur standard importante, parfois plus importante que la valeur du paramètre, et une faible significativité (Tableau 3.1). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) le modèle est adapté pour y intégré une fonction linéaire de la végétation :

$$PPBsat = (a * IV + d) * \exp\left(\frac{T - b}{c}\right)^2 \quad (3.5)$$

Cette nouvelle équation permet d'expliquer une part plus importante des variations de PPBsat ($R^2 = 0,85$) et augmente la proximité entre les données mesurées et les données modélisées : l'erreur standard diminue à 21 %. (Figure 3.13-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. On observe notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de valeur supérieur à 4. Le biais reste malgré tout léger au regard de l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont mis en relation avec des facteurs contrôlant tel que les recouvrements végétaux (sphaignes, herbacées), ou le niveau de la nappe (Figure 3.13-c,d,e). Comme précédemment, l'erreur standard de la PPB, de 19 %, est du même ordre de grandeur que celle de PPBsat. Pour PPBsat comme pour PPB l'erreur standard diminue avec l'ajout de l'indice de végétation lors de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une erreur importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation. Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle intégrant la végétation permet de diminuer de façon importante l'erreur standard associée à l'estimation des para-

3.3. Résultats

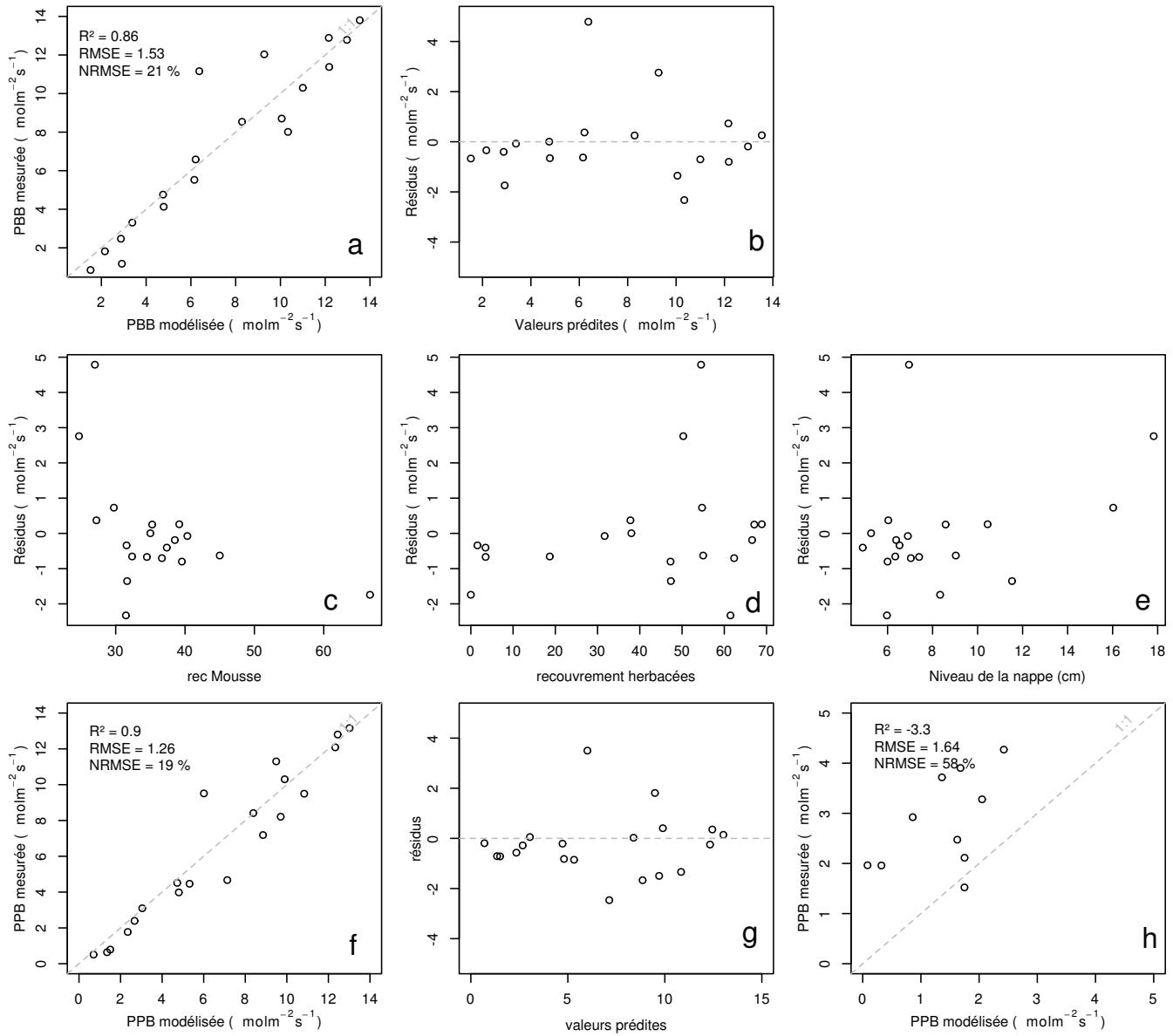


FIGURE 3.13 – PPBsat modèles Tair utilisant l’équation 3.5

1252 mètres de l'équation. Dans la suite du texte le modèle permettant d'estimer la PPB à
 1253 partir des équations 3.3 et 3.4 sera nommé PPB-1 et celui utilisant les équations 3.5 et
 1254 3.4 sera nommée PPB-2.

1255 La Respiration de l'Écosystème

1256 L'estimation de la RE s'effectue avec l'équation :

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

1257 La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 %
 1258 des variations de la respiration de l'écosystème avec une erreur standard de 18 % (Fi-
 1259 gure 3.14-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon non-biaisée, pas
 1260 de tendance dans le nuage de point (Figure 3.14-b). L'évaluation de ce modèle montre
 1261 une erreur standard de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées.
 1262 Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et
 1263 l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. Très souvent
 1264 utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proche mais moins bons notam-
 1265 ment avec une hétéroscédasticité des résidus (**Fig Annexe ? nope : M&M**). On adapte
 1266 l'équation 3.6 pour intégrer le signal de végétation :

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

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

1267 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.14-a,b et
 1268 3.14-d,e respectivement. Dans les deux cas, l'erreur diminue pour avoisiner 13 %, avec
 1269 des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations
 1270 montre cependant des différences : D'un côté l'équation 3.7 ne permet pas de diminuer
 1271 l'erreur standard qui vaut 34 %, et est donc très proche des 35 % calculé pour l'évalua-
 1272 tion du modèle n'intégrant pas la végétation. De l'autre l'évaluation de l'équation 3.8

3.3. Résultats

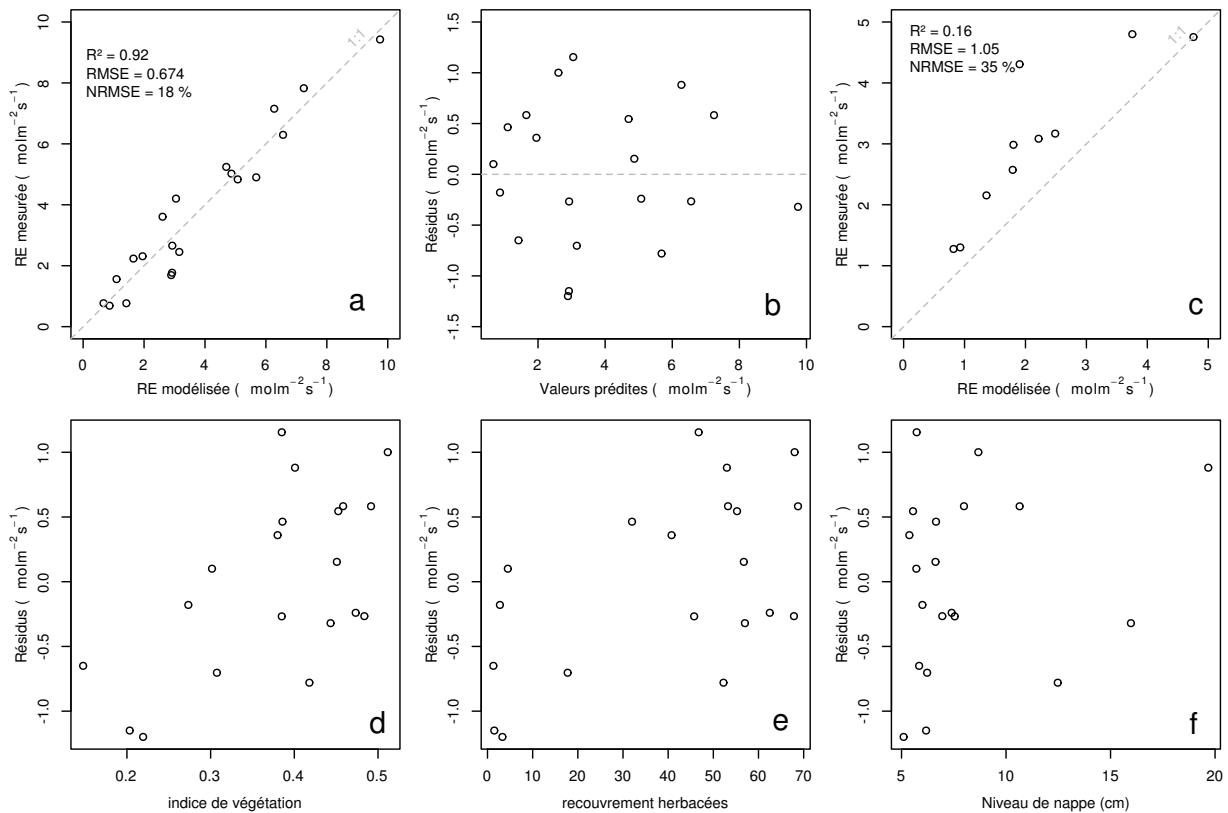


FIGURE 3.14 – RE modèles avec Tair

montre une erreur standard plus faible s'établissant à 23 %. Les paramètres des différentes équations sont présentés dans le tableau 3.1, les modèles RE-1, RE-2, et RE-3 correspondent respectivement aux équations 3.6, 3.7 et 3.8. À l'inverse de la PPB les paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2, une significativité importante et une erreur standard faible.

1278 Le flux de CH₄

Les relations entre les facteurs contrôlant mesurés et le CH₄ sont moins claires que celles concernant le CO₂. La corrélation la plus importante est liée à la végétation ($R^2 = \text{XX}$, Figure 3.11). Le CH₄ est également corrélé avec les températures, faiblement avec les températures de surface, mais de manière plus importante avec les températures du sol à plus forte profondeur ($R^2 = \text{XX}$, Figure 3.11). Enfin il est anti-corrélé ($R=-0.51$) avec le niveau de la nappe. Les relations CH₄ et végétation ont donc pu être modélisées avec

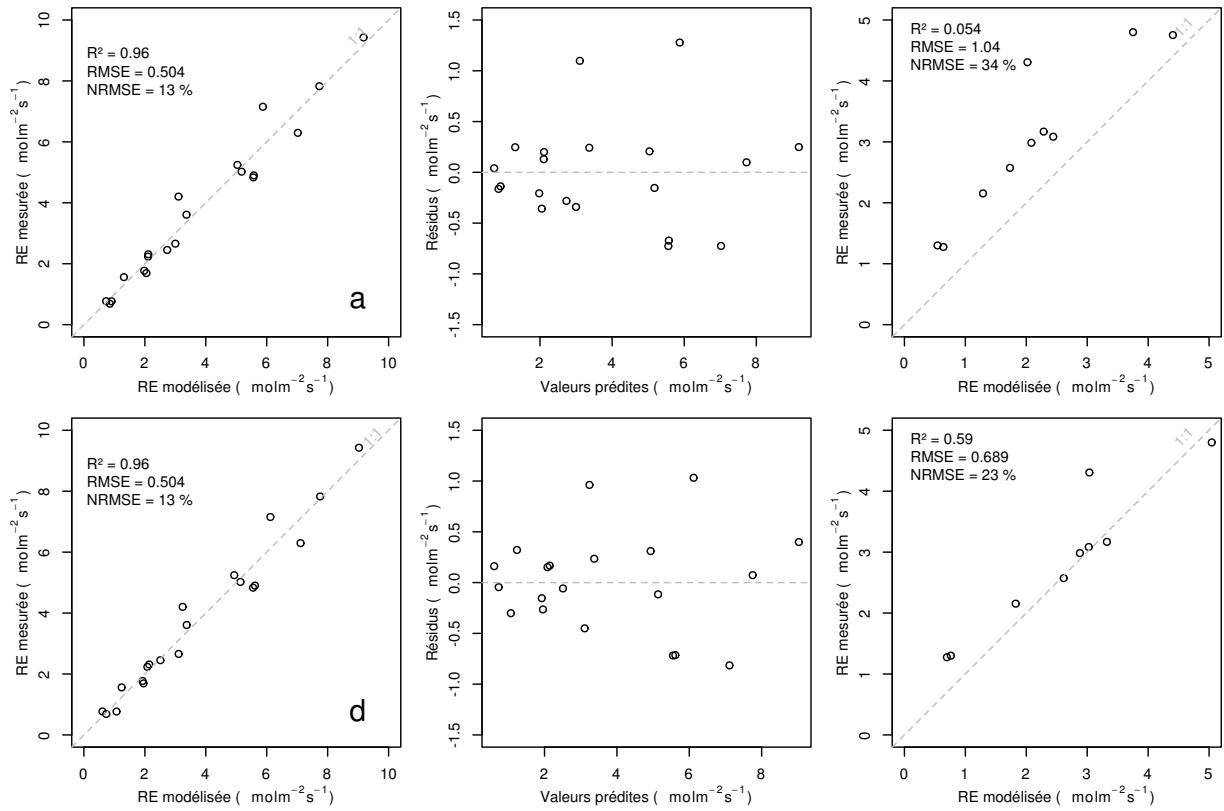


FIGURE 3.15 – RE modèles avec Tair

$$F_{CH_4} = a * \exp(b * IV) \quad (3.9)$$

1286 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-
 1287 gure 3.16), il explique 78 % de la variabilité du CH₄ avec une erreur standard de 32 %.
 1288 Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équation et les facteurs
 1289 contrôlant mesurés. L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer
 1290 les flux de CH₄ et une erreur standard qui double par rapport à la phase de calibration
 1291 en atteignant 68 %. Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.9 est
 1292 visible dans le tableau 3.1 sous le nom FCH4.

3.3. Résultats

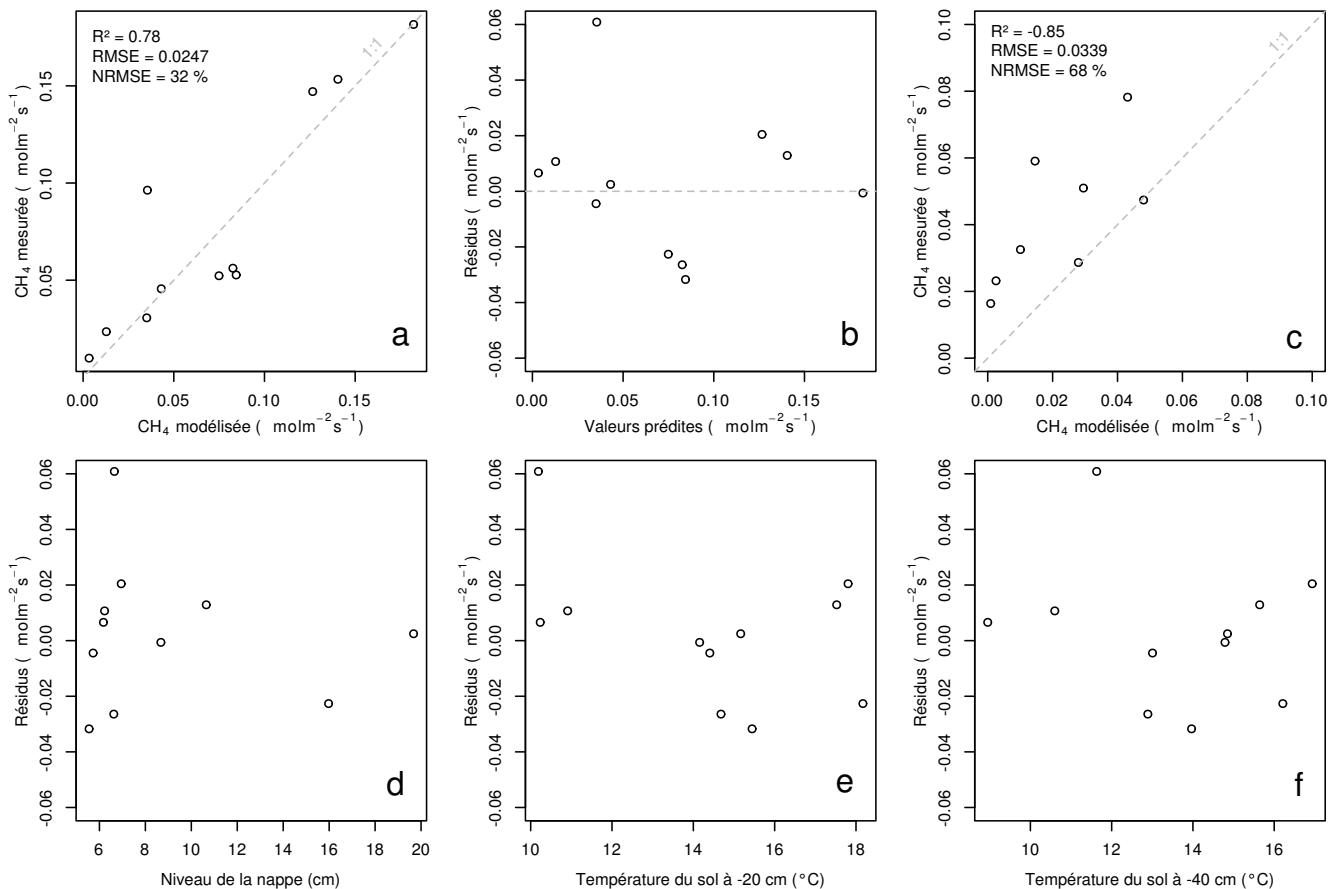


FIGURE 3.16 – CH₄ modèle H

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

par	valeur	se	pval	-10 %	+10 %
PPB-1 – équations 3.3 et 3.4					
a	26.23	62.07	0.68	-9.7	+9.6
b	53.68	61.27	0.39	+43.7	-35.1
c	27.21	28.56	0.35	-22.5	+21.9
i	1.84	21.6	0.93	-0.4	+0.4
PPB-2 – équations 3.5 et 3.4					
a	39.44	18.89	0.05	-11.8	+11.5
b	40.27	19.11	0.05	+15.8	-17.2
c	25.23	14.35	0.1	-8.1	+6.7
d	-3.73	3.49	0.3	+2.8	-2.8
i	0.26	0.25	0.31	-1.3	+1.1
RE-1 – équation 3.6					
a	0.34	0.08	0	-10	+10
b	0.10	0.01	0	-22.6	+29.9
RE-2 – équation 3.7					
a	0.92	0.34	0.02	-7.3	+7.3
b	0.09	0.01	0.00	-19.5	24.7
c	0.14	0.09	0.14	+2.7	-2.7
RE-3 – équation 3.8					
a	0	0	0.01	-3.9	+3.9
b	0.08	0.01	0	-18.8	+23.6
c	0.33	0.06	0	-6.1	+6.1
FCH4 – équation 3.9					
a	0	0	0.48	-10	+10
b	13.01	2.82	0	-43.9	+79.2

3.3. Résultats

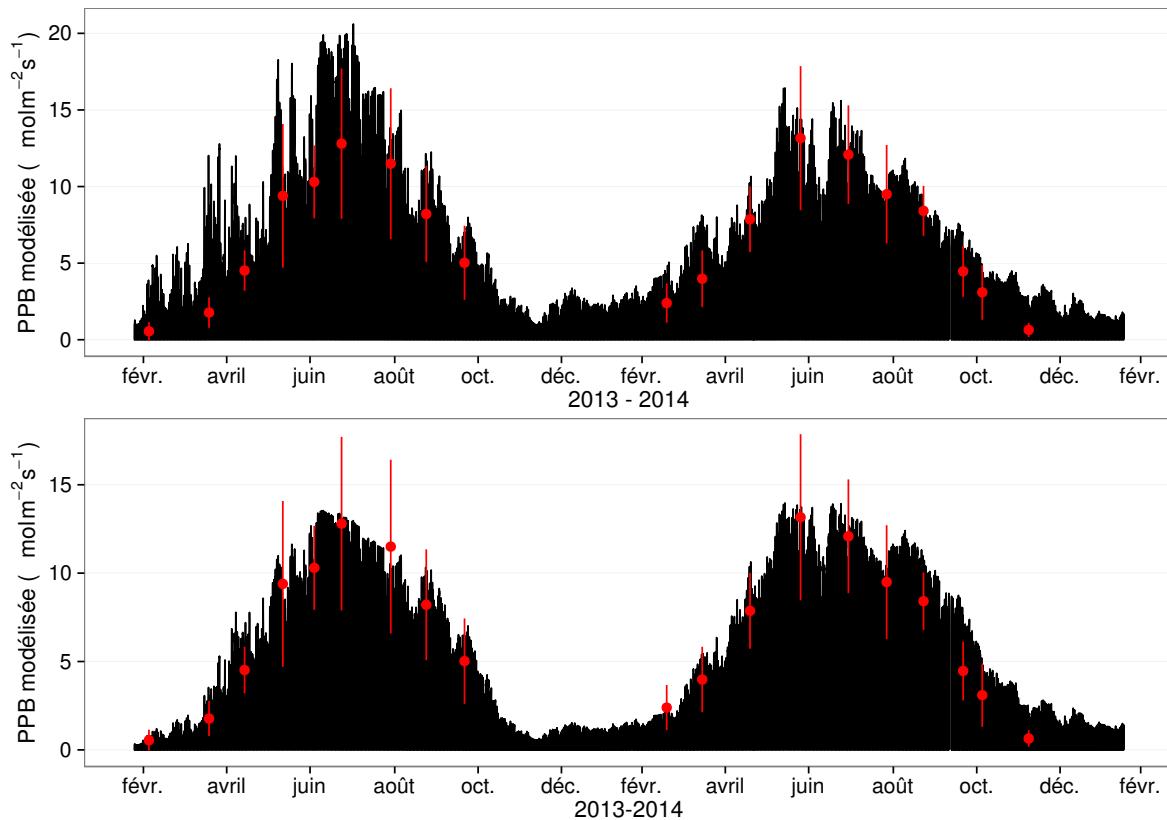


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2

¹²⁹³ Le COD

¹²⁹⁴ 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle ¹²⁹⁵ de l'écosystème

¹²⁹⁶ L'interpolation des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de
¹²⁹⁷ celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie
¹²⁹⁸ supérieure de la barre rouge sur la figure 3.17) ne semblent pas atteinte par le modèle
¹²⁹⁹ PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.17). Dans les deux
¹³⁰⁰ cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014.

¹³⁰¹ Pour la RE, l'interpolation suit également les variations saisonnières mesurées men-
¹³⁰² suellement (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proche des gammes
¹³⁰³ interpolées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'in-
¹³⁰⁴ terpolation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).
¹³⁰⁵ L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue la RE maximum

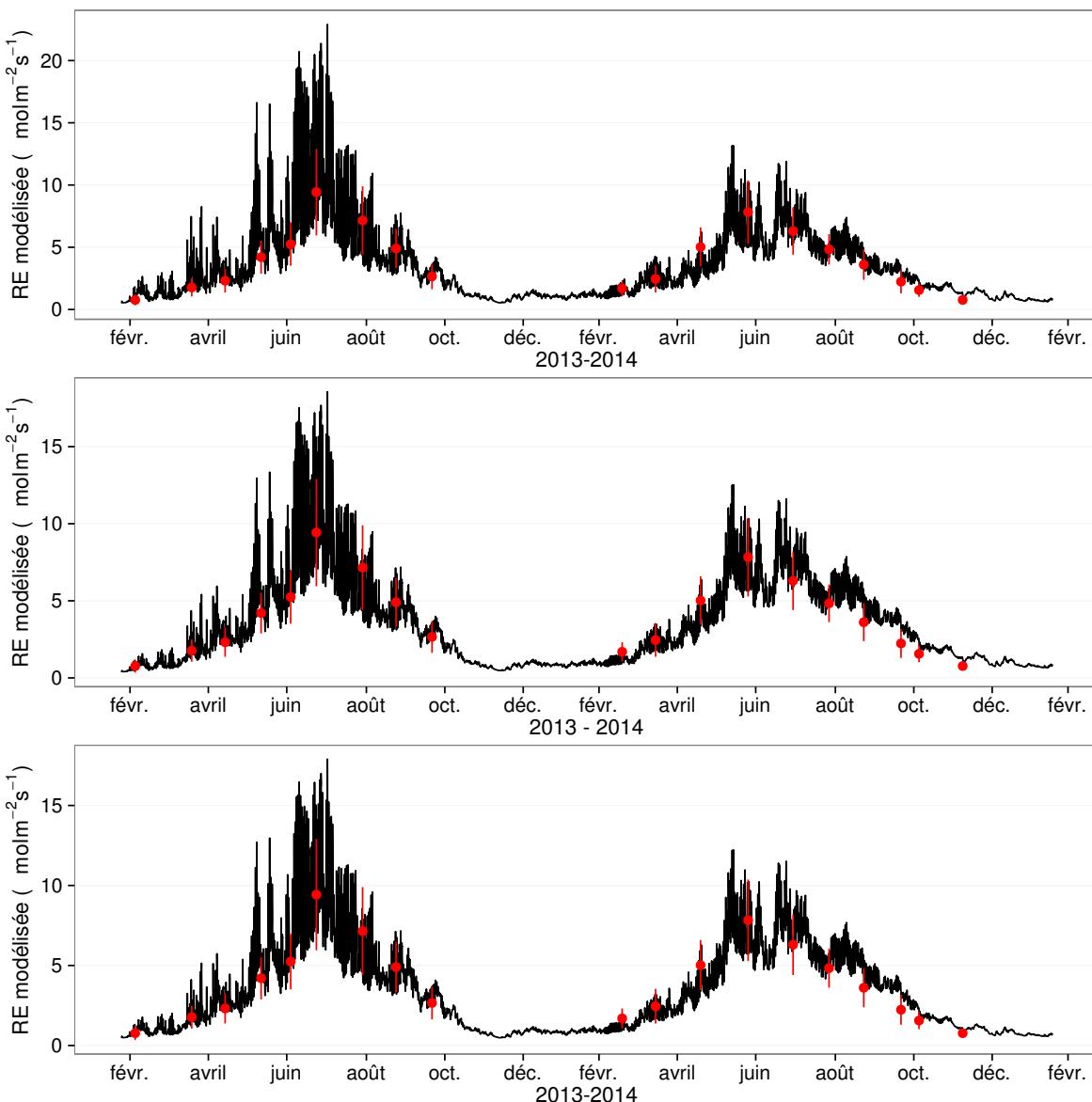


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

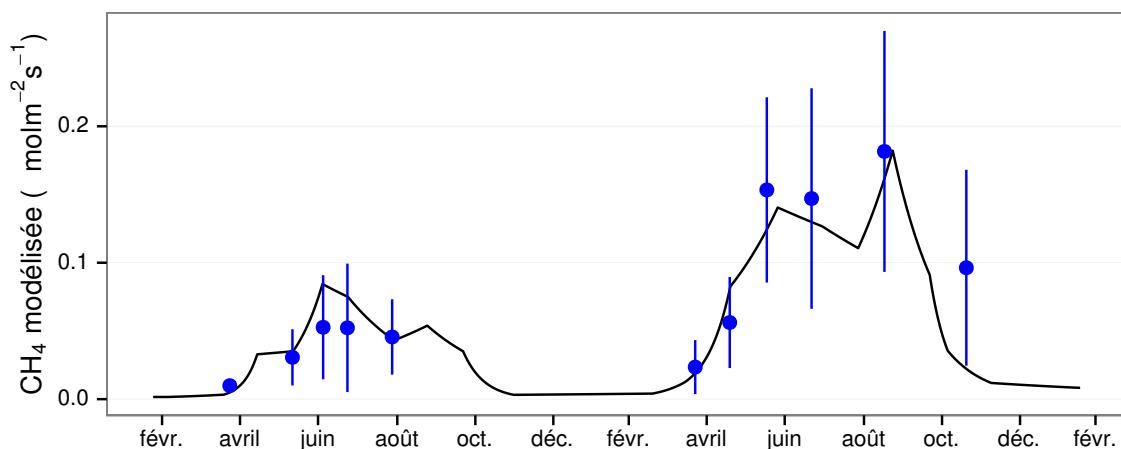


FIGURE 3.19 – Flux de CO₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

3.3. Résultats

1306 modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

1307 Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

1308 L'estimation du CH₄ semble rendre compte dans les grandes lignes de la différence de
1309 flux mesurée entre 2013 et 2014.

1310 Les flux interpolés à l'heure puis sommés par années sont présentés dans le ta-
1311 bleau 3.2 pour les différents modèles. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le
1312 flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour PPB-2 et
1313 PPB-1 respectivement. Dans le détail on observe une différence entre les deux modèles :
1314 Celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus
1315 important en 2013 qu'en 2014. Tandis que le modèle prenant en compte la végétation
1316 (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation
1317 minimise également l'erreur standard de l'estimation, la divisant approximativement
1318 par deux.

1319 La différence de comportement, entre les années de mesures, liée à l'intégration de
1320 la végétation est également visible sur l'estimation de la RE. La prise en compte de la
1321 végétation (modèles RE-2 et RE-3) conduit à une respiration plus forte en 2014 qu'en
1322 2013 à l'inverse de RE-1. La différence entre l'estimation de la RE en 2013 et en 2014
1323 diminue avec l'intégration de la végétation. Elle passe de 102 pour RE-1 à 78 puis
1324 41 pour RE-2 et RE-3. Malgré ces différences, on observe une grande proximité dans
1325 les valeurs des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart
1326 maximum de 25 gC m⁻² an⁻¹.

1327 Les flux de CH₄ estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faible que
1328 les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH₄ est au moins deux fois plus important
1329 en 2014 qu'en 2013.

1330 Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-3, non
1331 présenté car très proche de RE-2) varient de -233 gC m⁻² an⁻¹ à +12 gC m⁻² an⁻¹
1332 stocké dans la tourbière (tableau 3.3). L'intégration de la végétation dans la modélisa-
1333 tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà
1334 de -200 gC m⁻² an⁻¹, avec une différence entre les bilans de 220 gC m⁻² an⁻¹ environ.

Tableau 3.2 – Bilan annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.

ID	Flux	équation	2013	2014	moyen
PPB-1	PPB	3.3 et 3.4	1322 ± 410	1258 ± 390	1290 ± 400
PPB-2		3.5 et 3.4	957 ± 182	1184 ± 225	1070 ± 203
RE-1	RE	3.6	1337 ± 241	1235 ± 222	1286 ± 231
RE-2		3.7	1232 ± 160	1310 ± 170	1271 ± 165
RE-3		3.8	1240 ± 161	1281 ± 167	1261 ± 164
FCH4	CH4	3.9	10 ± 3	24 ± 8	17 ± 5

Tableau 3.3 – Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan

combinaison de modèles	2013	2014	moyen
PPB-1, RE-1, FCH4	-25 ± 6	-2 ± 0	-14 ± 4
PPB-1, RE-3, FCH4	$+72 \pm 16$	-48 ± 11	$+12 \pm 3$
PPB-2, RE-1, FCH4	-390 ± 70	-75 ± 14	-233 ± 44
PPB-2, RE-3, FCH4	-293 ± 47	-122 ± 20	-208 ± 33

¹³³⁵ La différence sur les bilans quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation est
¹³³⁶ moindre : environ $26 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (tableau 3.3).

¹³³⁷ Évaluation du bilan

¹³³⁸ L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles
¹³³⁹ de $\pm 10\%$, les combinaisons de modèles PPB-1, PPB-2, RE-1 et RE-3 ont été testé
¹³⁴⁰ (Tableau 3.4). Le modèle RE-2, très proche du modèle RE-3 n'a pas été testé. **Attente**
¹³⁴¹ **du COD, les valeurs du tableau sont fausse pour le moment**

¹³⁴² 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan

¹³⁴³ Calibration par groupe de placette

¹³⁴⁴ La classification hiérarchique a permis de distinguer 4 groupes de végétation (Fi-
¹³⁴⁵ gure 3.3). Dans le groupe Mousse, la strate muscinale est majoritaire avec un recou-
¹³⁴⁶ vrement moyen de 91 %, moins de 35 et 15 % de recouvrement pour les herbacées et les
¹³⁴⁷ arbustes respectivement. Le groupe Mix est le plus homogène avec un recouvrement

3.3. Résultats

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

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

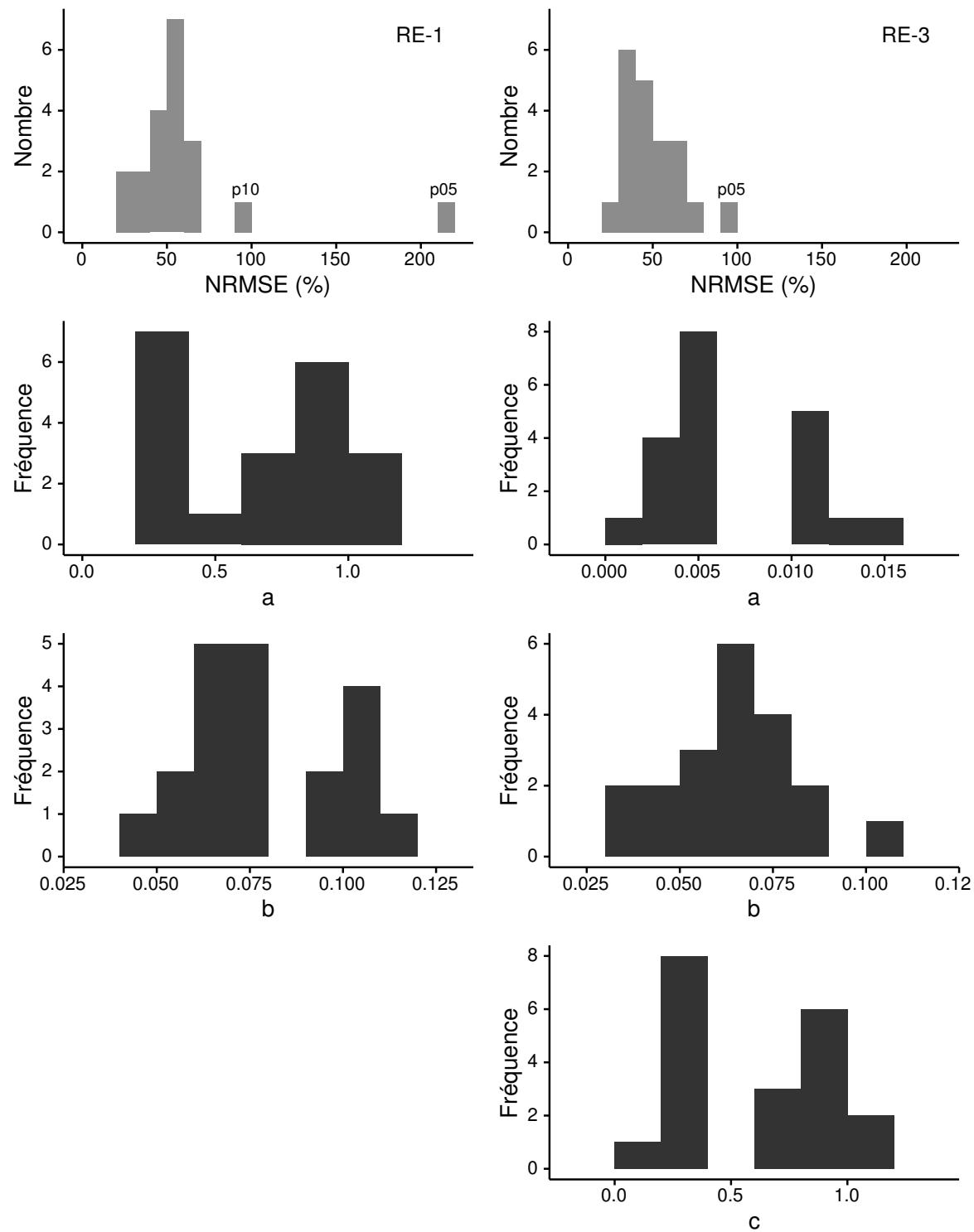


FIGURE 3.20 – Distribution de l'erreur standard (en gris) par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3 (en noir)

3.3. Résultats

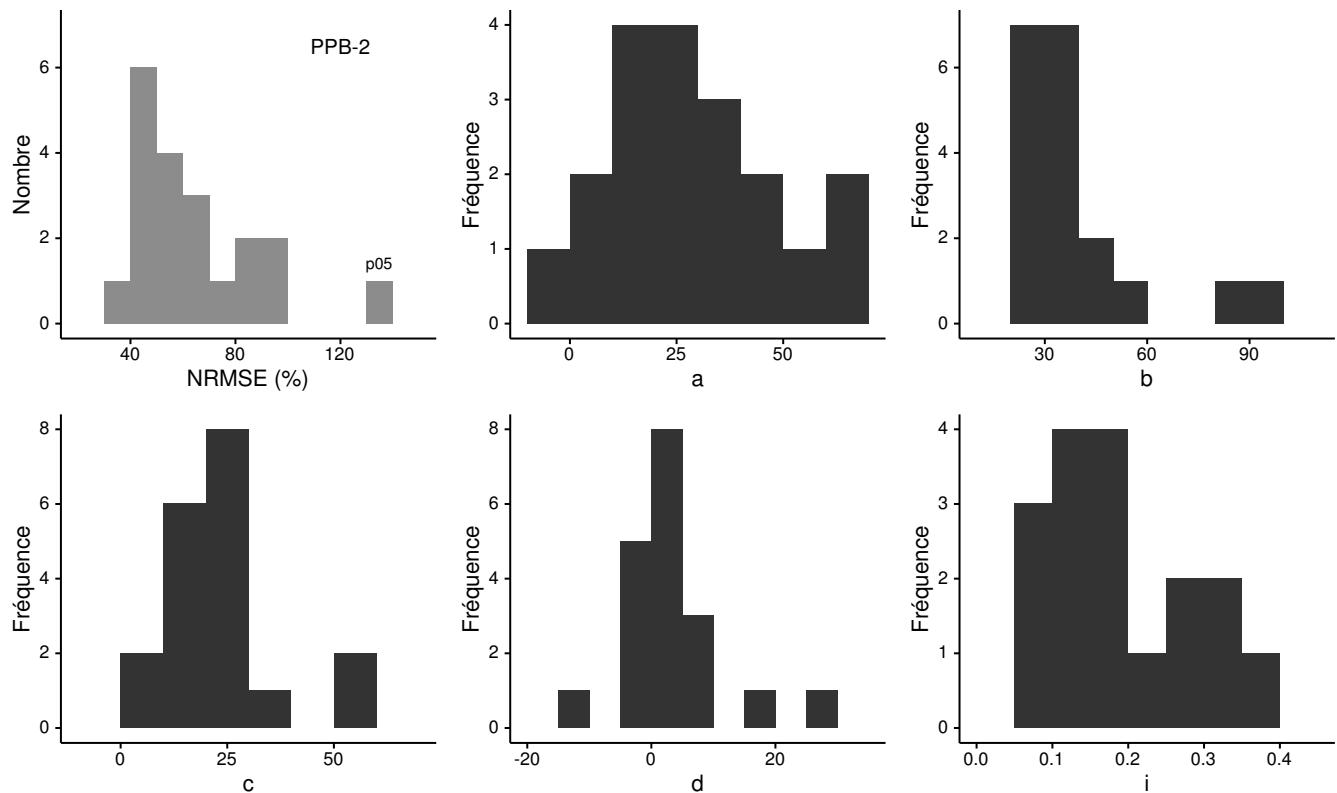


FIGURE 3.21 – Distribution de l’erreur standard par placette (en gris) et des paramètres du modèle PPB-2 (en noir)

1348 moyen des strates muscinale et arbustives de 63 et 58 % chacune. C'est également le
 1349 groupe où il y a de moins d'herbacées avec un recouvrement de 24 %. La strate herbacée
 1350 est majoritaire dans le Herbe avec un recouvrement moyen de 63 %, la strate arbus-
 1351 tive y est peu présente (19 % en moyenne) et la strate muscinale y est pour ainsi dire
 1352 absente (1 %). La strate muscinale est également absente, ou presque, dans le groupe
 1353 Arbuste (1 %). Groupe dans lequel la strate arbustive est majoritaire avec de 65 % de
 1354 recouvrement moyen, et la strate herbacée avec 33 % (Figure 3.22).

1355 Les bilans de CO₂ calculés par groupe de végétations sont présentés dans le ta-
 1356 bleau 3.5. On constate que du point de vue de l'ENE les groupes Mousse et Mix sont
 1357 relativement proche, et que le groupe Arbuste est du même ordre de grandeur bien
 1358 qu'avec une ENE un peu plus élevée. Le groupe Herbe est le seul groupe présentant
 1359 une ENE positive, du même ordre de grandeur que les précédentes en valeur abso-
 1360 lue. Dans le détail, la RE est la plus forte, supérieure à 1200 gC m⁻² an⁻¹, dans les
 1361 groupes Mix et Arbuste. Elle est plus faible dans les groupes Mousse et Herbe (environ

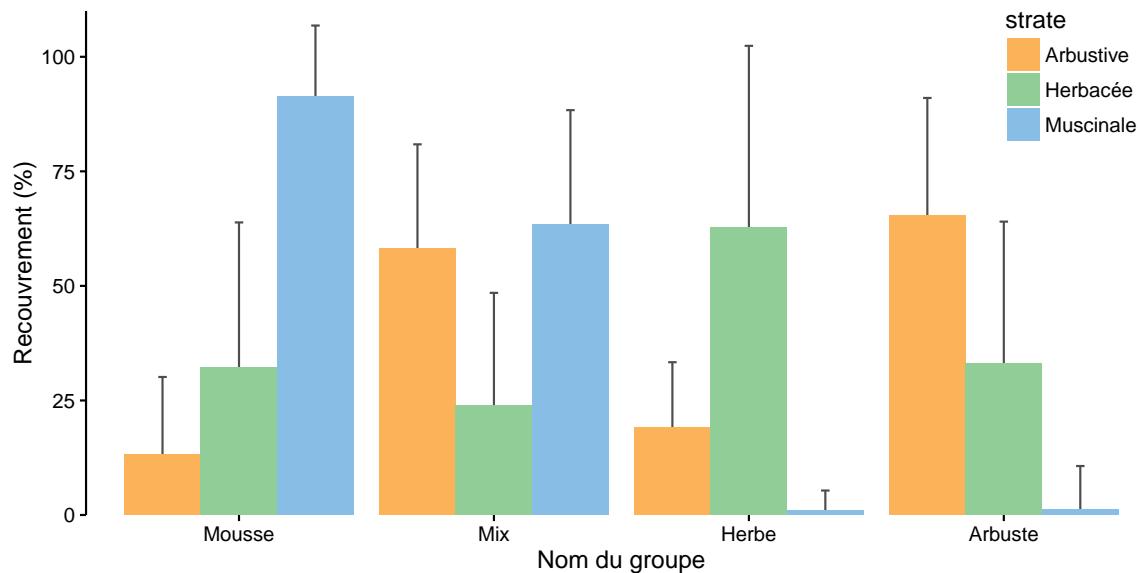


FIGURE 3.22 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représentent la déviation standard.

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

groupe	PPB-2	RE-3	ENE
Mousse	714	1023	-308
Mix	1045	1385	-340
Herbe	1323	1057	266
Arbuste	1002	1262	-260

1362 1000 gC m⁻² an⁻¹). Pour la PPB, la valeur la plus faible est dans le groupe Mousse et
 1363 la plus forte dans le groupe Herbe avec plus de 1300 gC m⁻² an⁻¹, soit une différence
 1364 de plus de 600 gC m⁻² an⁻¹. Les groupes Mix et Arbuste sont relativement proches
 1365 avec des valeurs intermédiaires avoisinant 1000 gC m⁻² an⁻¹.

1366 Calibration par placette

1367 Les modèles RE-1, RE-3 et PPB-2 ont pu être calibré par placette. Pour l'ensemble
 1368 de ces modèles on constate une forte hausse de la NRMSE (Figure 3.20 et 3.21).
 1369 Concernant la RE, les modèles RE-1 et RE-3 ont des valeurs de NRMSE relativement
 1370 proche d'environ 50 %, avec deux outliers pour RE-1 et un pour RE-3 (Figure 3.20). Les
 1371 paramètres varient dans des gammes similaires pour les deux modèles. Ces gammes sont
 1372 larges et bien supérieure à 10 %. Concernant la PPB, le modèle PPB-2 a également

1373 une NRMSE importante, variant entre 40 et 100 % avec un outlier. Les valeurs des
1374 paramètres varient également de façon importante (Figure 3.21).

1375 3.4 Discussion

1376 3.4.1 Estimations des flux

1377 PPB

1378 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m⁻² an⁻¹ selon
1379 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont très élevées comparées à des tourbières
1380 boréales comme celles étudiées par (Trudeau *et al.*, 2014) ou encore (Peichl *et al.*, 2014)
1381 dont les valeurs de PPB sont respectivement comprise entre 123 et 131 gC m⁻² an⁻¹
1382 et entre 203 et 503 gC m⁻² an⁻¹. Une première hypothèse permettant d'expliquer une
1383 telle différence, est la différence entre les températures moyennes sur les sites. -4,3 °C
1384 et 1,2 °C respectivement pour Trudeau *et al.* (2014) et Peichl *et al.* (2014). Ces tem-
1385 pératures sont bien plus faible pour les sites des études pré-citées que sur la tourbière
1386 de La Guette. Une seconde hypothèse, qui n'exclue par la première, est la componi-
1387 tion végétale de ces sites. La tourbière de La Guette est envahie par une végétation
1388 vasculaire, notamment herbacée. Elle est, par conséquent, plus proche d'une prairie
1389 tourbeuse que d'une tourbière boréale. En effet les valeurs observées à La Guette sont
1390 comparables à ce type d'écosystèmes. Jacobs *et al.* (2007) estiment des valeurs de PPB
1391 comprises entre 400 et 2000 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 1300 gC m⁻² an⁻¹ dans
1392 des prairies tourbeuses hollandaises. Sur des écosystèmes similiaires, au Danemark,
1393 (Görres *et al.*, 2014) trouve des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et
1394 2590 gC m⁻² an⁻¹, mais avec des niveaux de nappe plus faible (< -30 cm). Il semble
1395 cohérent que les valeurs de la PPB de la tourbières de La Guette soit plus forte que
1396 celle mesurées dans des tourbières boréales, et moins importantes que celle mesurées
1397 dans des tourbières utilisées comme prairie permanente. En effet par sa position géo-

graphique, elle subit un climat moins dur que les tourbières boréales, notamment avec des hivers moins longs et froids. De plus la végétation vasculaire qui l'envahie doit favoriser une PPB plus élevée.

Le modèle PPB-1 a une incertitude importante sur l'estimation de ses paramètres. L'apport de l'indice de végétation dans l'estimation de la PPB est important lors de la phase de calibration. Il permet de diminuer l'incertitude sur les paramètres du modèles, d'augmenter leur significativité et d'améliorer la représentativité des données mesurées. L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisé ([Bortoluzzi et al., 2006](#); [Görres et al., 2014](#)), probablement à cause de la difficulté à prendre en compte ce signal. La diversité des espèces végétales rend difficile la mise en place de protocole de suivi non-destructif généralisable à un grand nombre d'espèces. Malgré cette amélioration lors de la calibration, lorsqu'il est évalué sur un jeu de données indépendant, le modèle PPB-2 à une erreur standard plus importante que celle du modèle PPB-1. L'apport de cet indice dans l'estimation de la PPB n'est donc pas généralisable. Bien que rarement faite à cause de la rareté des données, l'évaluation des modèles est cependant d'un intérêt fort afin de confirmer ou d'inflammer l'apport de l'ajout d'un prédicteur à un modèle, particulièrement si l'on souhaite l'extrapoler.

Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître importante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celle rencontré par [Worrall et al. \(2009\)](#) qui compare différentes façons de modéliser des flux de gaz avec des équations différentes (et non pas juste des variations sur un type de modèle). Ces différences sont également liées à la valeur élevée des flux qui font que, surtout dans le cas de modèles exponentiels, de faibles variations peuvent avoir des effets importants comme en témoigne l'analyse de sensibilité des paramètres du modèle (Tableau [3.4](#)).

L'intégration de l'indice de végétation à un effet beaucoup plus important en 2013, avec un flux qui diminue de $365 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, qu'en 2014 où la baisse n'est que de $74 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. La prise en compte de la végétation, si elle améliore les incertitudes statistiques du modèles, semblent sous-estimer la PPB. En effet le modèle PPB-2 ne rend pas compte des valeurs les plus élevées qui ont été mesurées (Figure [3.17-B](#)). Par

3.4. Discussion

¹⁴²⁷ ailleurs l'évaluation du modèle PPB-1 renvoie un erreur plus faible que celle du modèle
¹⁴²⁸ PPB-2.

¹⁴²⁹ L'ordre de grandeur des flux semble cohérent pour la PPB. La différence nette
¹⁴³⁰ observée entre les modèles PPB-1 et PPB-2 est probablement liée à une sous-estimation
¹⁴³¹ des flux par ce dernier.

¹⁴³² RE

¹⁴³³ De la même façon que pour la PPB, les flux de la RE sont important si on les
¹⁴³⁴ compare à des tourbières boréales et s'approchent davantage des flux mesurés dans
¹⁴³⁵ les prairies sur sols tourbeux. La RE sur la tourbière de La Guette, comprise entre
¹⁴³⁶ 1232 et 1337 gC m⁻² an⁻¹ est plus importante que celle observée par [Peichl et al.](#)
¹⁴³⁷ ([2014](#)); [Trudeau et al.](#) ([2014](#)) (pour reprendre les études citées précédemment) qui
¹⁴³⁸ s'établissent respectivement entre 137 et 443 gC m⁻² an⁻¹ et 206 et 234 gC m⁻² an⁻¹.
¹⁴³⁹ Elles sont en revanche plus faible que celle mesurées par ([Jacobs et al., 2007](#)), entre 500
¹⁴⁴⁰ et 2000 gC m⁻² an⁻¹, ou par ([Görres et al., 2014](#)) : entre 2070 et 3500 gC m⁻² an⁻¹.

¹⁴⁴¹ À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'amé-
¹⁴⁴² liore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre
¹⁴⁴³ les valeurs d'erreur standard est de 5 %. En revanche lors de la phase d'évaluation,
¹⁴⁴⁴ l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus
¹⁴⁴⁵ importante avec une différence de 11 % entre les valeurs d'erreur standard. Contraî-
¹⁴⁴⁶ rement à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou
¹⁴⁴⁷ RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet
¹⁴⁴⁸ de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de 25 gC m⁻² an⁻¹ au
¹⁴⁴⁹ maximum (entre ER-1 et ER-3), soit moins de 2 % du flux. Encore une fois l'intérêt
¹⁴⁵⁰ de l'évaluation est mis en avant puisqu'il permet de distinguer des modèles très proche
¹⁴⁵¹ lors de la calibration.

¹⁴⁵² Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
¹⁴⁵³ tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du
¹⁴⁵⁴ paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05 (Tableau [3.1](#)). L'erreur

1455 calculée lors de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la cali-
1456 bration, reste faible particulièrement pour le modèle RE-3 ou elle vaut moins de 25 %
1457 (Figure 3.15–f). La RE semble donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation
1458 des paramètres plus fiable et une différence entre les estimations issues des modèles
1459 plus limitée.

1460 **CH₄**

1461 Les flux de CH₄ sont faibles comparés aux flux de CO₂. Les valeurs mesurées sont
1462 plus forte que celles comprises entre 0 et 0,03 µmol m⁻² s⁻¹ et mesurée par [Bortoluzzi
et al. \(2006\)](#). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celle mesurée par [Long
et al. \(2010\)](#). L'absence d'étiage en 2014 explique peut-être le doublement des flux en
1465 minimisant la zone aérobie et les possibilités d'oxydation du CH₄ ([Lai, 2009](#)).

1466 Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l'origine de l'absence
1467 de relation entre ce dernier et les flux de CH₄. Ces observation vont dans le même
1468 sens que les observations faites par [Trudeau et al. \(2012\)](#) et (à développer, de ref ds
1469 trudeau2012)

1470 **COD**

1471 **3.4.2 Estimations du bilan net de l'écosystème**

1472 D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de
1473 CO₂, le CH₄ ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces ob-
1474 servations sont cohérentes avec d'autres études comme [Bortoluzzi et al. \(2006\); Worrall
et al. \(2009\)](#). La forte variabilité entre les différents bilans est à attribuer en grande
1476 majorité à l'erreur sur l'estimation du flux de PPB.

1477 Les bilans annuels ont des comportements différents en 2013 et en 2014. En 2013
1478 l'écart entre les deux estimations les plus extrêmes est de 462 gC m⁻². Cet écart est
1479 lié principalement à la prise en compte de la végétation (utilisation de PPB-2 au lieu
1480 de PPB-1). En comparaison l'écart observé entre estimations extrêmes est quatre fois
1481 plus faible en 2014 (120 gC m⁻²).

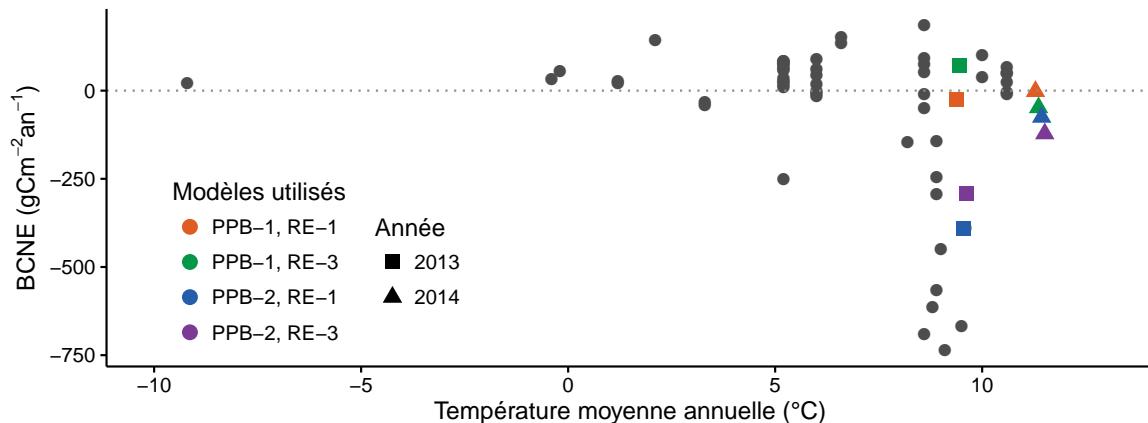


FIGURE 3.23 – Relation entre le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (en gris) et pour ces travaux. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

¹⁴⁸² Selon le bilan considéré, la tourbière de La Guette stocke de faible quantité de
¹⁴⁸³ C de l’ordre d’une dizaine de grammes par mètre carré, ou émet du carbone dans
¹⁴⁸⁴ l’atmosphère de l’ordre de 14 à de 233 gC m⁻² an⁻¹. Ces valeurs, si on les compare à
¹⁴⁸⁵ celle mesurées dans des prairies tourbeuses, ne sont pas aberrante en valeur absolue
¹⁴⁸⁶ (Figure 3.23). Elle reste cependant sujette à caution. En effet il est probable que le
¹⁴⁸⁷ modèle PPB-2 sous-estime la PPB et donc sur-estime les pertes de carbone par la
¹⁴⁸⁸ tourbière. Les modèles utilisant PPB-1 sont plus proches les uns des autres et semble
¹⁴⁸⁹ indiquer que, si la tourbière semble fonctionner plutôt comme une source de carbone,
¹⁴⁹⁰ c’est de façon plus légère. Ce constat est également cohérent avec les observations de
¹⁴⁹¹ terrain, qui montre un niveau de nappe particulièrement élevé pendant les deux années
¹⁴⁹² de mesure en comparaison avec les précédentes.

¹⁴⁹³ Pour résumer, il est probable que la tourbière de La Guette fonctionne actuellement
¹⁴⁹⁴ plutôt comme une légère source de carbone.

¹⁴⁹⁵ 3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan

¹⁴⁹⁶ Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH₄ avec une erreur
¹⁴⁹⁷ standard de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence
¹⁴⁹⁸ importante montre que l'estimation des flux de CH₄ à l'aide de l'indice de végétation

1499 à permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les
1500 années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche,
1501 haute MAT) est fortement limitée. L'importance faible du CH₄ dans le bilan de carbone
1502 de la tourbière rend ces erreurs moins critiques que celles faite sur l'estimation de la
1503 PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes
1504 variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations
1505 observées en termes de bilan. L'ajout d'un indice de végétation diminue d'incertitude
1506 des paramètres du modèle, mais cet apport n'est pas reflété par l'évaluation, malgré la
1507 similarité de la végétation. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la
1508 différence entre les différentes équations utilisées ne dépassent pas 25 gC m⁻² an⁻¹.

1509 **sensibilité du bilan au variation des paramètres**

1510 Outre ces aspects ce bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Ainsi
1511 la strate arborée fortement présente dans certaines zones n'est pas directement prise
1512 en compte. De la même manière une partie restreinte de la tourbière mais néanmoins
1513 présente est constitué de touradons dont l'effet n'a pas été pris en compte.

1514 **3.4.4 Bilan de CO₂ et végétation**

1515 **3.4.5 Variabilité du recouvrement végétal**

1516 Si quelques placettes proche géographiquement ont des recouvrement végétaux voi-
1517 sins (les placettes p18 et p19 ; p02, p03 et p04 ; p12, p14 et p16) les autres ne présentent
1518 pas un tel lien. Par ailleurs, au sein d'une même classe peuvent être rassemblées des
1519 placettes très éloignées spatialement, les placette p01 et p15 par exemple ou les pla-
1520 cettes p02 et p17 ou p09 et p20. Ceci montre une variabilité spatiale importante du
1521 recouvrement végétal mais également que cette variabilité ne semble pas zonée géogra-
1522 phiquement, selon un gradient quelconque.

1523 Effet du type de végétation majoritaire sur les flux de CO₂ et le bilan de 1524 CO₂

1525 Le calcul des bilans avec les différents groupes de végétation permet de mettre en
1526 évidence des comportements différents des flux selon la végétation majoritaire. Ainsi
1527 le groupe 3 dans lequel la strate herbacée est la plus importante est celui où la PPB
1528 est la plus forte. Ce point semble en cohérence avec la croissance annuelle importante
1529 des herbacées visible sur le terrain. Mais également car la présence d'un Aérenchyme
1530 permet à la molinie et à la linaigrette d'alimenter leurs racines en oxygène malgré un
1531 niveau de nappe très élevé ([Taylor et al., 2001](#); ?)). À l'inverse le groupe 1 dans lequel
1532 la strate muscinale est la plus importante est également le groupe pour lequel la PPB
1533 est la plus faible. (**Réf needed**)

1534 Pour la RE, ce sont les groupes 3 et 4 qui ont les flux estimés les plus importants
1535 avec une différence d'environ 200 gC m⁻² an⁻¹ avec les deux autres groupes. Malgré
1536 leurs différences, le groupe 2 possède une strate muscinale importante alors qu'elle est
1537 absente dans le groupe 3, ils ont en commun d'avoir une strate arbustive importante.

1538 3.4.6 Représentativité locale du modèle

1539 Distribution des paramètres

1540 Pourquoi certaines placette mieux que d'autres

1541 Concernant la respiration la représentativité locale des modèles calibrés à l'échelle
1542 de l'écosystème semble plus homogène pour le modèle RE-3 que pour le modèle RE-1.

1543 Une telle comparaison entre PPB-1 et PPB-2 n'a pas été possible car vu le faible
1544 nombre de données et la qualité relative des modèles PPB par rapport aux modèles
1545 RE, peu de modèles sont parvenus à converger pour PPB-1 (11 sur 20 placettes) et
1546 pour PPB-2 (17 sur 20 placettes).

1547 3.4.7 perspectives

1548 cartographie ?

1549 4 Effets de l'hydrologie sur les flux de GES

1550

1551	4.1 Introduction	96
1552	4.2 Procédure expérimentale	98
1553	4.2.1 Expérimentation A	98
1554	4.2.2 Expérimentation B	99
1555	4.2.3 traitement	99
1556	4.3 Résultats	101
1557	4.3.1 Expérimentation A	101
1558	4.3.2 Expérimentation B	104
1559	4.3.3 tendances générales	107
1560	4.4 Discussion	107
1561	4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	107
1562	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	109
1563	4.4.3 Effet cycles multiples	110
1564		
1565		
1566		

1567 4.1 Introduction

1568 Au cours des deux années de suivis des flux de CO₂ et de CH₄ sur la tourbière de La
1569 Guette, le niveau de la nappe a très faiblement varié comparé aux années précédentes
1570 bien plus sèches. En conséquence l'effet des variations de nappe sur les flux n'a pu être
1571 investigué. Néanmoins l'hydrologie est un facteur contrôlant des flux (**Réf needed**).
1572 Ainsi de nombreuses études ont reliées les émissions de CO₂ au niveau de la nappe (**Réf
1573 needed**). Cependant, aucun consensus n'a encore été atteint : La majorité des études
1574 montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage,
1575 soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible. Par exemple, [Strack
1576 et Zuback \(2013\)](#) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des me-
1577 sures faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite
1578 par [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une
1579 tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE à une
1580 augmentation de la RE et à une baisse de la PPB, dans des conditions plus chaudes
1581 et plus sèches. [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une baisse de l'ENE lors d'une
1582 année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils ex-
1583 pliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même sens
1584 que [Lund et al. \(2012\)](#) qui observent en 2008 une baisse de l'ENE sur une tourbière
1585 à sphaignes située au sud de la suède. Les mesures de RE faites cette année là étant
1586 similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution de
1587 la PPB. En 2006, sur la même tourbière, [Lund et al. \(2012\)](#) observent une autre baisse
1588 de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle des autres
1589 années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est expliquée par
1590 une augmentation de la RE. Ces inconsistances apparentes peuvent avoir pour origine
1591 des types de sécheresse différente : courte et intense pendant la saison de végétation
1592 de 2006 et d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. À l'inverse des
1593 résultats précédemment cités, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) dans une étude des effets à long

1594 terme d'une baisse du niveau de la nappe, observent pas d'effets significatifs sur l'ENE
1595 tandis que les flux de RE et de PPB augmentent tous les deux. Ces études montrent
1596 que si le niveau de la nappe est reconnu comme un facteur de contrôle des flux de CO₂,
1597 il est difficile d'en dégager des liens de cause à effet répétables.

1598 Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à
1599 une baisse des émissions de CH₄, et inversement, le niveau de la nappe contrôlant la
1600 proportion des zones où le CH₄ est produit/oxydé (Pelletier *et al.*, 2007). Turetsky
1601 *et al.* (2008) montrent par ailleurs que selon leur sens, l'effet des variations du niveau
1602 de nappe sur les flux de CH₄ n'est pas identique. Ils observent ainsi que l'effet est
1603 plus important lorsque le niveau de la nappe est augmenté que lorsqu'il est diminué (\pm
1604 10 cm). Ils font l'hypothèse que le niveau de la nappe, en plus de jouer sur la proportion
1605 production/oxydation, a un effet sur le transfert de chaleur dans le sol. Cette hypothèse
1606 s'appuie sur l'observation de températures plus élevées, que ce soit celles de l'air ou de
1607 la tourbe, dans les zones où le niveau de la nappe a été rehaussé. Cependant d'autres
1608 études, principalement dans des sites où le niveau de la nappe est proche de la surface
1609 du sol, montrent une absence de relation entre le niveau de la nappe et les émissions
1610 de méthane, voire une relation inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de
1611 nappe plus élevés (Kettunen *et al.*, 1996; Bellisario *et al.*, 1999; Treat *et al.*, 2007). Là
1612 encore selon les conditions environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le
1613 niveau de la nappe n'est pas aisément généralisable.

1614 La vitesse de l'augmentation du niveau de nappe semble également jouer sur les
1615 flux, des pics de RE ont été observés après la réhumectation rapide. La façon dont
1616 le niveau de la nappe augmente semble également jouer sur les flux. Strack et Price
1617 (2009) ont observé qu'une hausse graduelle par le bas de la colonne de sol conduit
1618 à une baisse de la RE, tandis qu'une hausse rapide simulant un événement pluvieux
1619 (par le haut) conduisait à un pic de RE. Ce pic de RE après une réhumectation a
1620 également été observé par McNeil et Waddington (2003). L'objectif de ce chapitre est
1621 donc d'explorer plus en avant l'effet du niveau de la nappe d'eau sur les émissions de
1622 GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il s'agit de déterminer l'effet de

4.2. Procédure expérimentale

cycles de dessication/ré-humectation sur les émissions de CO₂ et de CH₄. On attend donc qu'une baisse du niveau de la nappe une augmentation des flux de RE, avec possiblement un pic d'émission au moment de la réhumectation, et une diminution des flux de méthane. ((Réf needed)cycle multiples effet)

4.2 Procédure expérimentale

L'étude des cycles de dessication/ré-humectation est effectuée sur des mésocosmes, prélevés à la tourbière de La Guette. L'expérimentation a été réalisée durant l'été 2013 avec un seul cycle relativement long, on s'y référera par la suite comme l'expérimentation A. L'expérimentation a été renouvelée l'été 2014 avec trois cycles, plus courts. On appellera cette seconde expérimentation, l'expérimentation B (Tableau ??).

4.2.1 Expérimentation A

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

1647 4.2.2 Expérimentation B

1648 Le 17 avril 2014, six nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de
1649 La Guette et installés près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour
1650 l'expérimentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de
1651 mesurer la température de l'air, l'humidité relative, le rayonnement solaire, la vitesse et
1652 la direction du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. Cette station permettait
1653 également l'enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées
1654 à -5, -10, et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu'en 2013
1655 et l'objectif de suivre plusieurs cycles de dessiccation/réhumectation ont nécessité la
1656 mise en place d'un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases
1657 d'assèchement les niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en
1658 moyenne de 2,5 cm par jour. Le premier cycle de dessiccation/réhumectation dura du
1659 30 juin au 6 juillet pour la phase de dessiccation et du 7 au 16 juillet pour la phase de
1660 réhumectation. Le deuxième cycle dura du 17 au 28 juillet et du 29 juillet au 3 aout,
1661 Enfin le dernier cycle fut mesuré du 4 au 11 aout pour la dessiccation et du 12 au 14
1662 aout pour la réhumectation.

1663 4.2.3 traitement

1664 Pour les deux expérimentations les variables explicatives sont la température de
1665 l'air, du sol à -5 cm, le niveau de nappe, et l'humidité du sol. La végétation n'a été
1666 suivie que lors de l'expérimentation B. Les placettes subissant les cycles de dessiccation
1667 seront nommées groupe « Dessiccation » et les placettes ne subissant pas les cycles,
1668 groupe « Contrôle ». Ces deux groupes correspondent aux deux traitements utilisés
1669 pour l'analyse statistique. Pour le CO₂, l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur
1670 une journée, les flux ayant été généralement mesuré deux fois par jour. Pour le CH₄,
1671 les flux bruts ont été utilisés.

4.2. Procédure expérimentale



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes (en haut). Mésocosmes installés et protégés de la pluie (en bas).

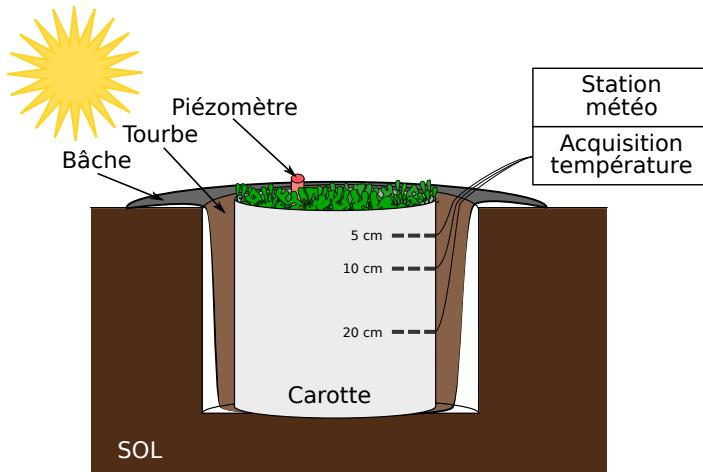


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

4.3 Résultats

4.3.1 Expérimentation A

Niveau de la nappe

Pendant la phase de dessiccation de l'expérimentation A, on observe une baisse du niveau de la nappe pour les placettes contrôles comme pour les placettes traitements (Figure 4.3–A). Cependant les placettes du groupe Contrôle ont un niveau de nappe relativement élevé jusqu'au 24 juin puis ce niveau baisse fortement alors que les placettes du groupe Dessiccation ont un niveau de nappe qui diminue de façon plus continue sur l'ensemble de la phase. La remontée du niveau de la nappe s'effectue de façon similaire pour les deux groupes. Enfin après la phase de ré-humectation, le niveau de la nappe baisse à nouveau, plus rapidement pour le groupe Dessiccation que pour le groupe Contrôle.

Flux de CH₄

Les émissions de CH₄, varient de 0 et 0,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Elles sont similaires entre les deux groupes jusqu'au 24 juin 2013, date à partir de laquelle elles divergent (Figure 4.3–B). À cette date les émissions du groupe contrôle augmentent rapidement pour atteindre $0,55 \pm 0,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tandis que celles du groupe traité restent stable. À la fin de

4.3. Résultats

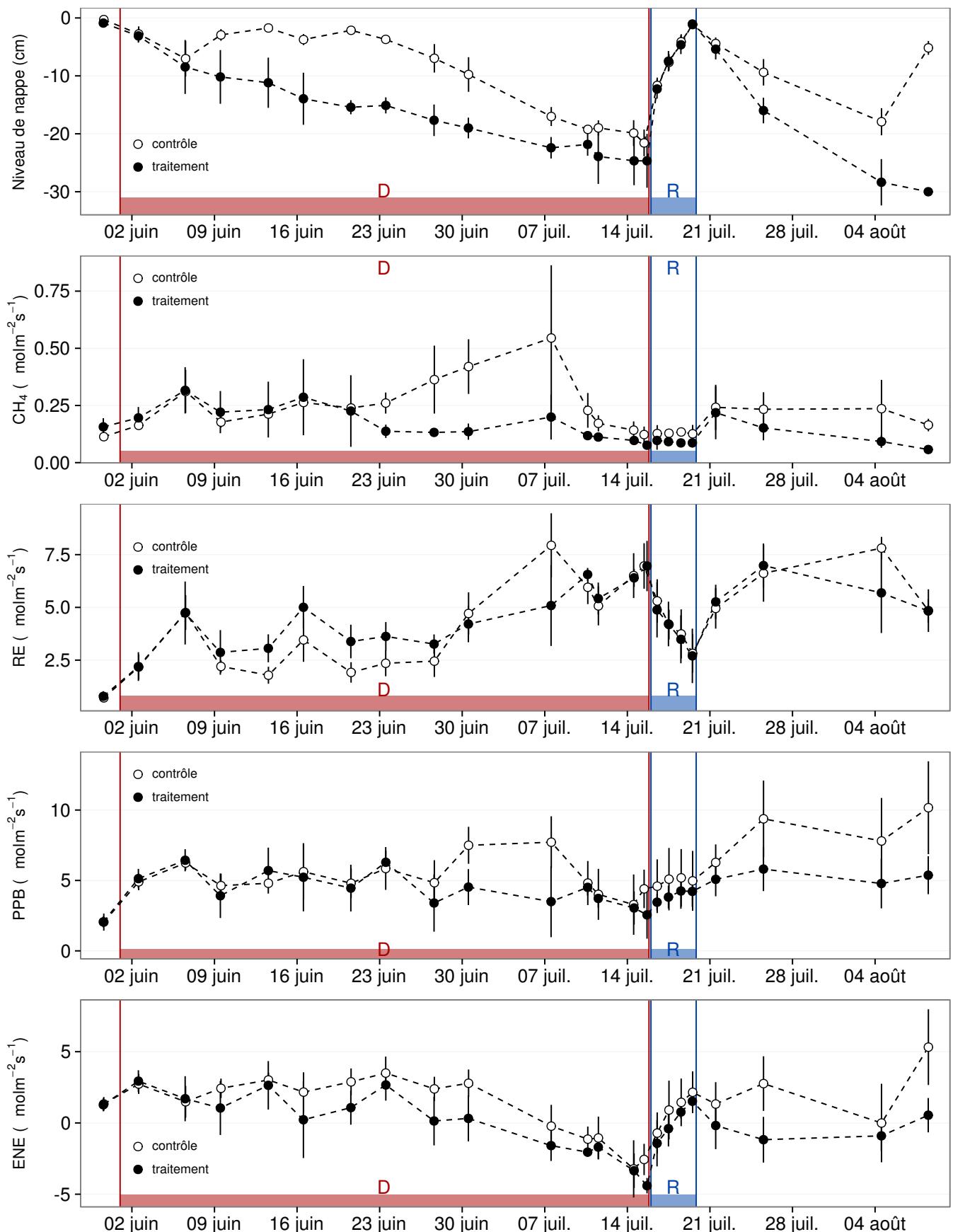


FIGURE 4.3 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu.

la phase de dessiccation, mi-juillet, les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre $0,1$ et $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ces niveaux restent constant pendant toute la phase de réhumectation, avant d'augmenter légèrement par la suite pour se situer entre $0,25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Flux de CO₂

Pendant la phase de dessiccation, les valeurs de la RE tendent à augmenter quel que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.3–C). Ces valeurs inférieures à $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes mi-juillet, avant la réhumectation. Cependant la RE du groupe Dessiccation augmente régulièrement pendant l'ensemble de cette phase jusqu'à $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tandis que les valeurs du groupe Contrôle restent, dans un premier temps, stable jusque fin juin ($2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). À partir de début juillet, les valeurs de RE du groupe Contrôle augmentent fortement dépassant les valeurs du groupe Dessiccation. La RE de ce groupe atteint un maximum à $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles observées dans le groupe Dessiccation. Cette augmentation brusque correspond temporellement à celle observé, pour le même groupe, dans les flux de CH₄. Lors de la phase de réhumectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes pour atteindre $2,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en juin. Ce minimum reste cependant plus élevé que les valeurs mesurées initialement. Après la phase de réhumectation, les flux des deux groupe restent relativement proches pendant le reste des mesures, où ils remontent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau.

Pour les deux groupes, les flux de PPB restent stables pendant la phase de dessiccation (Figure 4.3–D) : entre 5 et $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de moyenne pour les deux groupes) jusqu'au 24 juin. Ensuite comme pour le CH₄ et la RE, les valeurs de la PPB du groupe Contrôle augmentent et s'écartent de celles mesurées dans le groupe Dessiccation. À la fin de cette phase de dessiccation les flux redéviennent identiques entre les traitements. Par ailleurs, à la fin de cette phase, les flux diminuent légèrement atteignant un minimum proche de $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente légèrement pour les deux groupes. La PPB

4.3. Résultats

₁₇₁₈ dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à celles du groupe Dessiccation.
₁₇₁₉ Après la réhumectation, la PPB augmente pour les deux groupes, avec un maximum de
₁₇₂₀ $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Dessiccation et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
₁₇₂₁ pour le groupe Contrôle.

₁₇₂₂ L'ENE est systématiquement supérieure pour le groupe Contrôle, avec une cinétique
₁₇₂₃ parallèle des flux pour les deux groupes (Figure 4.3–E). Pendant la phase de dessicca-
₁₇₂₄ tion, l'ENE reste relativement constante jusque fin juin avec une valeur moyenne pour
₁₇₂₅ les deux groupes de $1,18 \pm 0,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. L'écart entre le groupe Contrôle et le
₁₇₂₆ groupe Dessiccation tend à augmenter du 10 au 30 juin environ, avant que les valeurs
₁₇₂₇ du groupe de Contrôle ne rejoignent celles du groupe Dessiccation. Au delà du 24 juin,
₁₇₂₈ l'ENE baisse fortement pour les deux groupes pour atteindre un minimum proche de
₁₇₂₉ $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation l'ENE monte rapidement pour
₁₇₃₀ atteindre $1,52 \pm 0,36$ et $2,15 \pm 1,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Contrôle et de groupe
₁₇₃₁ Dessiccation respectivement. Après la réhumectation, l'ENE du groupe Contrôle va-
₁₇₃₂ rie en suivant généralement les variations du niveau de nappe. Pour le groupe traité,
₁₇₃₃ l'ENE baisse par rapport au maximum atteint lors de la réhumectation puis se stabilise
₁₇₃₄ autour de 0.

₁₇₃₅ L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Fi-
₁₇₃₆ gure 4.5–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Les va-
₁₇₃₇ riations de la RE sont principalement liée au niveau de la nappe (Figure 4.5–C) Par
₁₇₃₈ conséquent, les variation de RE se répercutent sur l'ENE (Figure 4.5–G). Pour le CH₄ il
₁₇₃₉ est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux
₁₇₄₀ de nappe (Figure 4.5–A).

₁₇₄₁ 4.3.2 Expérimentation B

₁₇₄₂ Contrairement à l'expérimentation A, le niveau de nappe du groupe Contrôle de
₁₇₄₃ l'expérimentation B reste relativement constant pendant l'ensemble de la période de
₁₇₄₄ mesure. Le drainage artificiel du groupe Dessiccation permet d'abaisser le niveau de la
₁₇₄₅ nappe d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle (Figure 4.4–A).

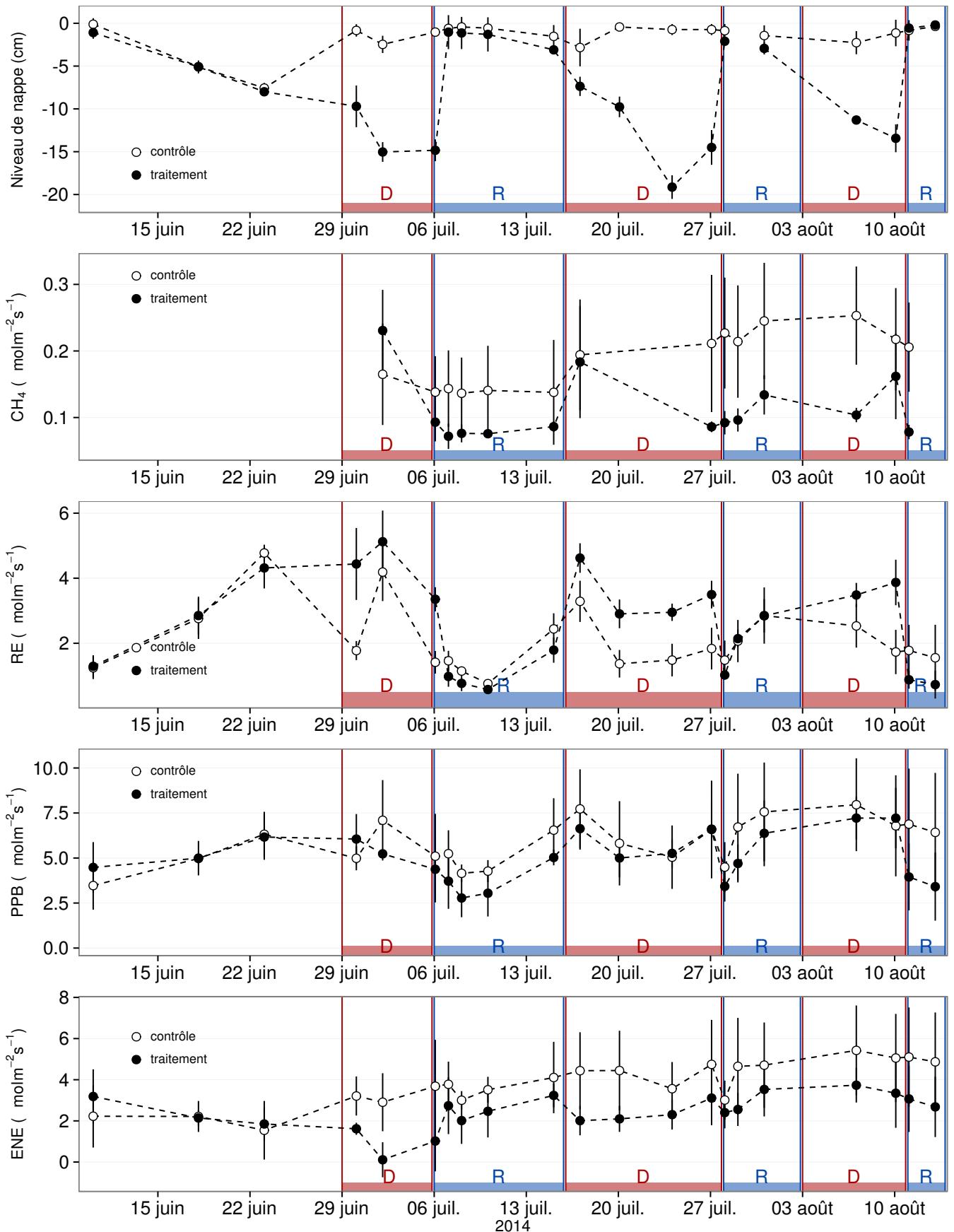


FIGURE 4.4 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.

4.3. Résultats

1746 Les flux de CH₄ moyen varient entre 0,07 à 0,34 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux du groupe
1747 Contrôle, à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe Des-
1748 siccation, (moyennes globales de 0,20 ± 0,06 et 0,11 ± 0,05 µmol m⁻² s⁻¹, respective-
1749 ment. Les émissions du groupe Contrôle tendent à augmenter sur la période de mesure.
1750 Une tendance similaire, est également visible pour le groupe Dessiccation. Concernant
1751 les cycles de dessiccation/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements
1752 communs entre eux, même si l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Fi-
1753 gure 4.4-B) Cette relation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'ap-
1754 paraît cependant pas sur l'ensemble des données (Figure 4.5-B). Un pic d'émission de
1755 CH₄ est également à noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

1756 La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.4–
1757 C)). Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des
1758 deux groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue.
1759 Pendant les phases de dessication, les valeurs du groupe Dessiccation sont systéma-
1760 tiquement supérieures, de 1,5 à 1,8 µmol m⁻² s⁻¹en moyenne par phase, par rapport
1761 à celle du groupe Contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux
1762 entre les deux groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du
1763 groupe Contrôle à être supérieure à celle du groupe Dessiccation. La RE du groupe
1764 traité est systématiquement plus faible pendant les phases de réhumectations que pen-
1765 dant les phases de dessications. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et
1766 3,86 ± 0,80 µmol m⁻² s⁻¹ pour les groupes Contrôle et Dessiccation pendant les phases
1767 de dessiccation et 1,70 ± 0,62 et 1,51 ± 0,98 µmol m⁻² s⁻¹ pendant les phases de réhu-
1768 mectation.

1769 Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m⁻² s⁻¹.
1770 Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.4-D).
1771 À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe Contrôle supérieure
1772 à celle du groupe Dessiccation. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors
1773 des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes
1774 respectives de 6,35 ± 2,19 contre 5,80 ± 2,20 pour le groupe Contrôle et de 5,95 ± 1,46

1775 contre $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Dessiccation.

1776 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, elles ont
 1777 tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant la-
 1778 quelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe Contrôle
 1779 est systématiquement supérieure à celle du groupe Dessiccation (Figure 4.4–E). L'évo-
 1780 lution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la période de
 1781 mesure avec pour le groupe Dessiccation une diminution récurrente de l'ENE au début
 1782 de chaque phase de dessiccation.

1783 4.3.3 tendances générales

1784 Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la
 1785 nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.5–G,H).
 1786 La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau
 1787 de la nappe (Figure 4.5–C,D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit
 1788 l'expérimentation. On peut noter que les valeurs de PPB les plus faibles correspondent
 1789 aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.5–E,F). Pour le méthane, que ce soit
 1790 pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se dégager vis à vis du
 1791 niveau de la nappe (Figure 4.5–A,B).

1792 4.4 Discussion

1793 4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ*

1794 Les flux moyen de CH_4 mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations
 1795 font partie des valeurs hautes mesurées sur le terrain. Certaines campagnes dépassent
 1796 nettement, en faisant plus que doubler, le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesuré en
 1797 2014 sur la tourbière de La Guette.

1798 Pour le CO_2 les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées sur

4.4. Discussion

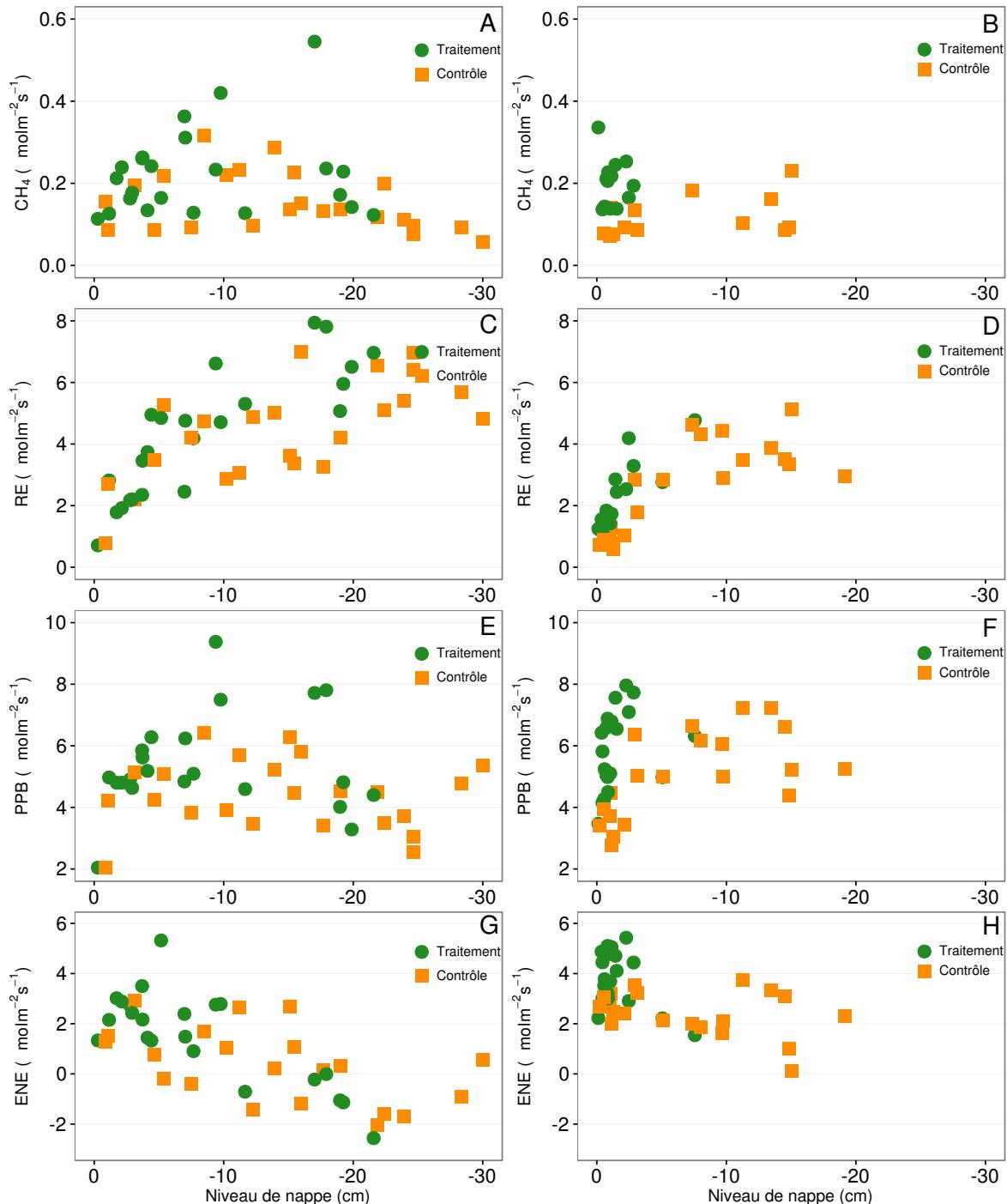


FIGURE 4.5 – Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe

1799 la tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation A, l'ENE moyen est plus faible que
1800 celui mesuré sur le terrain la même année : $0,81$ contre $2,85 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pour l'expé-
1801 rimentation B en revanche l'ENE moyen vaut $0,71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ce qui est relativement
1802 proche de celui mesuré sur le terrain : $2,93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les flux de RE et de PPB
1803 sont moins fort que les flux mesurés sur le terrain mais restent dans leur gamme de
1804 valeurs. Ces comparaisons sont par ailleurs à relativiser puisque les mesures de flux
1805 n'ont pas nécessairement lieu aux mêmes moment de la journée.

1806 Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux
1807 mesurés sur le terrain, mais dans la gamme basse : les maxima moyens mesurés dans les
1808 mésocosmes sont d'environ $7,5$ pour des valeurs de $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesuré directement
1809 sur la tourbière.

1810 4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de 1811 gaz

1812 Les résultats de ces deux expérimentations montrent une augmentation de la RE
1813 quand le niveau de la nappe diminue. Ceci est en accord avec les résultats d'autres
1814 études que ce soit in-situ ([Ballantyne et al., 2014](#)) ou en mésocosmes ([Blodau et al.,
1815 2004; Dinsmore et al., 2009](#)). Dans ces deux dernières publications, la baisse du niveau
1816 de la nappe diminue la PPB. Pas de variations significatives de la PPB avec le niveau de
1817 la nappe n'est visible dans les données présentées, même si une légère tendance semble
1818 émergée aux plus fortes profondeur de nappe pour l'expérimentation A. Cette absence
1819 d'effet du niveau de la nappe sur la PPB peut, être liée à la profondeur des mésocosmes
1820 (30 cm). En effet dans [Blodau et al. \(2004\)](#) et [Dinsmore et al. \(2009\)](#), les mésocosmes
1821 utilisés sont plus grands, 75 et 41 cm respectivement, ont permis d'abaisser le niveau
1822 de l'eau au delà de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois comme étant
1823 un seuil au delà duquel son observés des changements importants ([Blodau et al., 2004;](#)
1824 [Peichl et al., 2014](#)). Ce seuil est expliqué comme étant la limite au delà de laquelle
1825 les forces de capillarités ne permettent plus d'alimenter en eau les sphaignes ([Rydin
1826 et Jeglum, 2013b; Ketcheson et Price, 2014](#)). Il résulte des constats précédents qu'une

4.4. Discussion

1827 baisse du niveau de nappe, faisant augmenter la RE et ne changeant pas ou peu la
1828 PPB, conduit à une baisse de l'ENE. Cette diminution de l'ENE est cohérente avec la
1829 littérature, que ce soit des expérimentations en mésocosmes ([Aerts et Ludwig, 1997](#);
1830 [Blodau *et al.*, 2004](#)), ou in-situ ([Bubier *et al.*, 2003](#); [Sonnentag *et al.*, 2010](#)). Malgré
1831 tout l'extrapolation de ses résultats à d'autres situations n'est pas aisée car fortement
1832 fonction du contexte. D'autre études n'ont, par exemple, pas observé d'influence du
1833 niveau de la nappe sur la RE ([Updegraff *et al.*, 2001](#)). Par ailleurs [Laiho \(2006\)](#) a
1834 montré l'importance du contexte et notamment celui de l'échelle de temps considéré
1835 qui peut impliquer des phénomènes différents et donc avoir des conséquences différentes.

1836 La dépendance entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe, devant conduire à une
1837 baisse des émissions quand le niveau de la nappe diminue, comme décrite dans [Aerts et](#)
1838 [Ludwig \(1997\)](#), [Pelletier *et al.* \(2007\)](#) ou [Turetsky *et al.* \(2008\)](#), n'a pas été clairement
1839 observée. Ce constat rejoins d'autres études dans lesquelles une relation inverse ou un
1840 absence de relation a été trouvé entre le CH₄ et le niveau de la nappe [Kettunen *et al.*](#)
1841 ([1996](#)); [Bellisario *et al.* \(1999\)](#); [Treat *et al.* \(2007\)](#). L'observation d'un pic de méthane
1842 suivant de quelques jours une phase de hausse du niveau de la nappe, est également
1843 rapportée par [Kettunen *et al.* \(1996\)](#). (**And so what ?**)

1844 4.4.3 Effet cycles multiples

₁₈₄₅ 5 Variation journalière de la respiration de
₁₈₄₆ l'écosystème (article)

₁₈₄₇		
₁₈₄₈	5.1 Introduction	112
₁₈₄₉	5.1.1 Study sites	114
₁₈₅₀	5.1.2 Data acquisition	114
₁₈₅₁	5.1.3 Data synchronisation	115
₁₈₅₂	5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	115
₁₈₅₃	5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	116
₁₈₅₄	5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	116
₁₈₅₅	5.2 Results	117
₁₈₅₆	5.2.1 Air temperature and ER variability	117
₁₈₅₇	5.2.2 ER and soil temperature synchronisation	119
₁₈₅₈	5.2.3 Model implementation	120
₁₈₅₉	5.2.4 ER and temperature relationship	120
₁₈₆₀	5.2.5 Q_{10} evolution	122
₁₈₆₁	5.2.6 Daytime and nighttime differences	122
₁₈₆₂	5.2.7 Peat characterisation	125
₁₈₆₃	5.3 Discussion	125
₁₈₆₄	5.3.1 ER differences between sites	125
₁₈₆₅	5.3.2 Time-delay between temperature and ER	128
₁₈₆₆	5.3.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	129
₁₈₆₇	5.3.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements	129
₁₈₆₈	5.3.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation	130
₁₈₆₉	5.4 Conclusions	130
₁₈₇₀		
₁₈₇₁		
₁₈₇₂		
₁₈₇₃		
₁₈₇₄		

1875 5.1 Introduction

1876 At a global scale, Ecosystem Respiration (ER) and photosynthesis are the most
1877 important fluxes between the atmosphere and the biosphere, accounting for 98 and
1878 123 PgC yr⁻¹, respectively (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer et al., 2010). By
1879 contrast the fossil fuel and cement production flux is one order of magnitude lower, at
1880 7.8 PgC yr⁻¹ (Ciais et al., 2014). Consequently, even small variations in the ecosystem
1881 fluxes may result in substantial changes in carbon (C) storage dynamics. This can have
1882 a significant effect on the global C budget, in particular on atmospheric C concentration.
1883 The C stock in natural ecosystems is divided into two pools : vegetation, which contains
1884 450 to 650 Pg C, and the soil which contains 1500 to 2400 Pg C (Prentice et al., 2001;
1885 Eswaran et al., 1993; Batjes, 1996). Across the world, the soil organic C (SOC) pool is
1886 spatially heterogeneous in terms of source and physical conditions, leading to variable
1887 storage rates between ecosystem types. Peatlands are efficient C storage ecosystems.
1888 They cover only 3 % of the global terrestrial area, but contain from 270 to 455 Pg C as
1889 SOC, i.e. from 10 to 30 % of the world's soil C (Gorham, 1991; Turunen et al., 2002).
1890 Thus, peatlands are considered as a "hot spots" for SOC storage, and their evolution
1891 under current environmental changes deserves attention.

1892 As in many other terrestrial ecosystems, many factors affect ER variability in peat-
1893 lands : temperature, soil water content, vegetation, and substrate supply (Luo et Zhou,
1894 2006b). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown
1895 consequences on the C balance (Limpens et al., 2008). ER is often related to tempe-
1896 rature : either to air temperature (e.g., ?), or soil temperature. The most commonly
1897 used soil temperatures are those at -5 cm (Ballantyne et al., 2014; Görres et al., 2014)
1898 and -10 cm (Kim et Verma, 1992; Zhu et al., 2015). In some studies, different depths
1899 are used and the selected one depends on the goodness-of-fit (Günther et al., 2014;
1900 Zhu et al., 2015). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes.
1901 Even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists. In

addition Pavelka *et al.* (2007) and Graf *et al.* (2008) showed that the relationship between ER and temperature is depth dependent since heat transfer in the soil profile is not instantaneous and leads to a time-delay between the temperature and the ER signals. The relationship between ER and temperature is often described using the Q_{10} indicator, which represents the proportional increase of a reaction rate due to a 10°C rise in temperature. However, even if the Q_{10} seems coherent at a global scale (Mahecha *et al.*, 2010), reported values show a significant variability at the ecosystem level (Graf *et al.*, 2008). Because the measured Q_{10} are not linked to a single reaction but to multiple processes, numerous issues arise (Davidson *et al.*, 2006). Among them are the time-scale considered (Curiel Yuste *et al.*, 2004), the depth (Graf *et al.*, 2008) and the time-delays between ER and soil temperatures (Phillips *et al.*, 2011). One way to deal with the time-delays might be data synchronisation according to Pavelka *et al.* (2007). Another issue is the difference between the daytime and nighttime ER relationship with temperature. Juszczak *et al.* (2012), for example, showed that there are significant differences between ER modelled with daytime and nighttime data. Assessing these differences may be important when working at a daily timescale and when treating data from eddy-covariance measurements.

Based on these previous studies, we expected that time-delays in *Sphagnum*-dominated peatlands would be significant, even in the first 10 centimetres depth and that they would lead to a better description of observed data once taken into account, especially through data synchronisation. To our knowledge no studies have explored the time-delay between ER and soil temperature in peatlands yet. Differences in the ER–temperature relationship between daytime and nighttime datasets were also expected. To test these predictions, ER fluxes, during the growing season in 4 *Sphagnum*-dominated peatlands were measured in 2013. Continuous measurements over 72 hours were carried out in each site using static dark chambers. Air and soil temperature were also monitored. Specifically, the relationship between ER and temperature, measured at different depths in peat was studied and the difference between daytime and nighttime measurements was assessed.

5.1. Introduction

1931 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
1932 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
1933 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
1934 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
1935 between nighttime and daytime ER.

1936 5.1.1 Study sites

1937 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
1938 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
1939 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
1940 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
1941 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
1942 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
1943 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
1944 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

1945 5.1.2 Data acquisition

1946 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
1947 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
1948 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
1949 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
1950 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
1951 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was
1952 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of
1953 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan
1954 in order to minimize concentration gradients ([Pumpenan et al., 2004](#)). Measurement
1955 lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well
1956 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

1957 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide

¹⁹⁵⁸ meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air
¹⁹⁵⁹ temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,
¹⁹⁶⁰ -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

¹⁹⁶¹ After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm
¹⁹⁶² diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical cha-
¹⁹⁶³ racterisation.

¹⁹⁶⁴ 5.1.3 Data synchronisation

¹⁹⁶⁵ The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each
¹⁹⁶⁶ depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were
¹⁹⁶⁷ different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement
¹⁹⁶⁸ time was calculated for all depths at the corresponding CO₂ flux measurement time.

¹⁹⁶⁹ Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until
¹⁹⁷⁰ a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation
¹⁹⁷¹ time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature
¹⁹⁷² measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by
¹⁹⁷³ selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative
¹⁹⁷⁴ correlations caused by the phase shift were discarded.

¹⁹⁷⁵ 5.1.4 Sensitivity of ER to temperature

Three widely used models Fang et Moncrieff (2001) were implemented to study the relationship between ER and temperature : Linear regression (5.1), exponential models : Q₁₀ (5.2) and Arrhenius (5.3)

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

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

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

¹⁹⁷⁶ ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30

1977 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
1978 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
1979 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
1980 coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

1981 5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER 1982 sensitivity to temperature

1983 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
1984 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
1985 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
1986 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
1987 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
1988 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
1989 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
1990 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
1991 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
1992 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
1993 assess the significance of the differences between day and night measurements.

1994 5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat

1995 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
1996 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
1997 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
1998 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
1999 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
2000 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
2001 were calculated as follows :

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

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

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

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

2002 Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
2003 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
2004 analyser (Thermo Flash analyser).

2005 5.2 Results

2006 5.2.1 Air temperature and ER variability

2007 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
2008 which was 20.8 ± 7.4 °C, (Figure 5.1 – H). The lowest mean temperature and amplitude
2009 were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C (Figure 5.1 – E). In LDM and FRN, the mean surface
2010 air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C (Figure 5.1 – F,
2011 G) Surface air temperature was the highest in FRN.

2012 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
2013 14.1 ± 1.5 °C and 20.3 ± 1.7 °C respectively, whereas the opposite was observed in FRN
2014 and LDM with 16.3 ± 2.4 °C and 15.9 ± 1.0 °C respectively. Mean soil temperatures
2015 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
2016 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
2017 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
2018 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
2019 amplitude.

5.2. Results

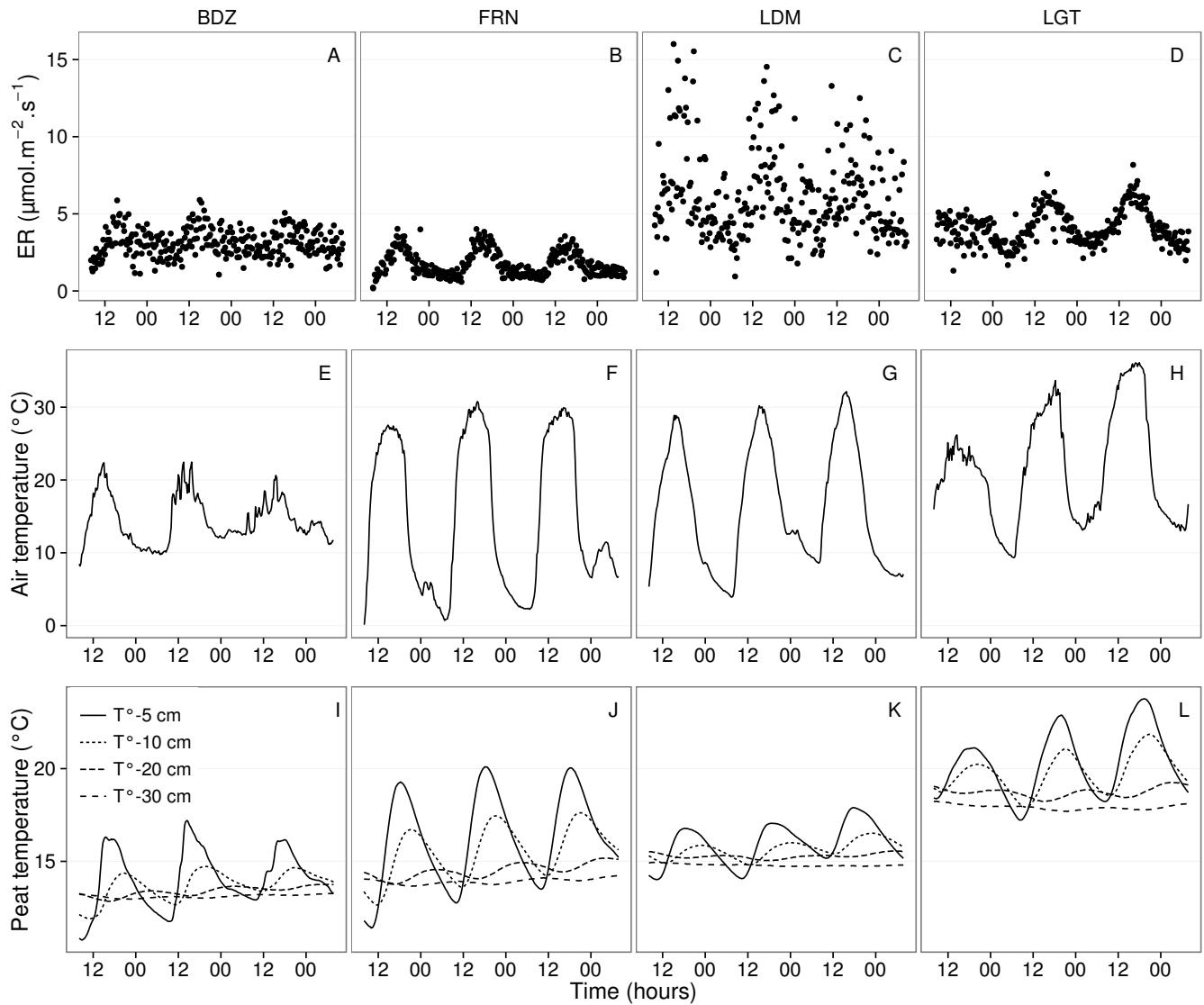


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

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

2026 5.2.2 ER and soil temperature synchronisation

2027 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
 2028 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
 2029 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature
 2030 measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled, $R^2=0.94$,
 2031 $p<0.001$; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to
 2032 -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily
 2033 timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and mea-
 2034 surement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and
 2035 LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper
 2036 slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always
 2037 had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites.
 2038 BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of
 2039 the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

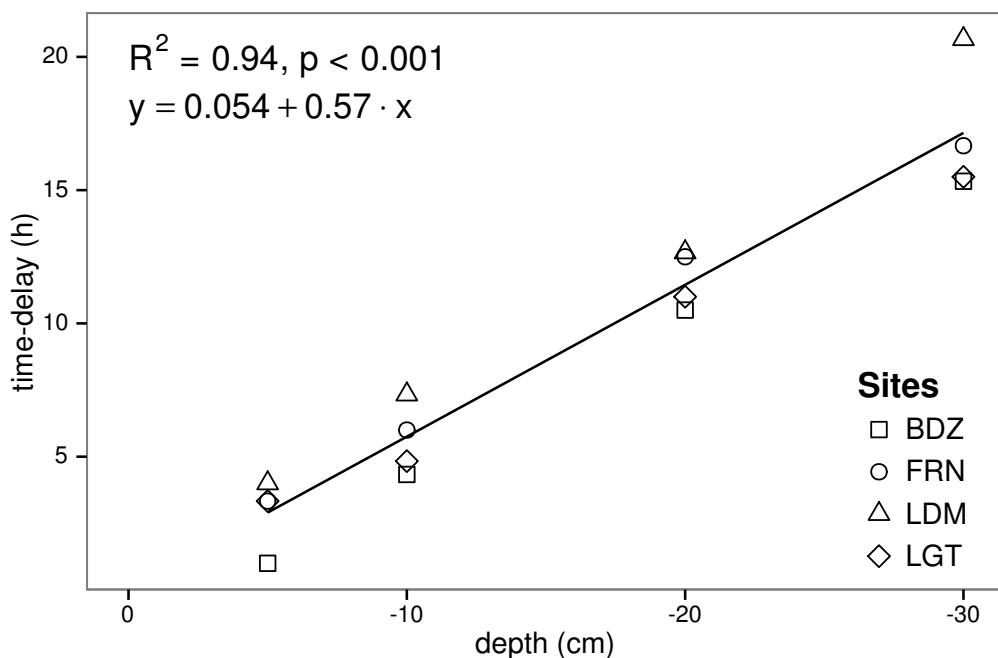


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

2040 5.2.3 Model implementation

2041 For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the dif-
2042 ferences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in R^2
2043 values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,
2044 whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
2045 most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the diffe-
2046 rences between equations were small, however, we will describe the exponential model
2047 in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
2048 ER-temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
2049 This will allow the comparison of the results of our study to others.

2050 5.2.4 ER and temperature relationship

2051 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
2052 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
2053 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
2054 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
2055 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
2056 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement
2057 varied however between sites. For instance, at -5 cm depth R^2 between synchronised
2058 and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47
2059 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and
2060 -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth
2061 (Figure 5.3).

2062 A similar observation can be made for NRMSE. Regardless of some exceptions at
2063 deeper layers especially at -20 cm depth, the NRMSE values show that using syn-
2064 chronised data rather than non-synchronised ones improved the representation of ER
2065 variability at a daily timescale, indicating that depth measurements dependence is
2066 smaller for models using synchronised data than for models using non-synchronised

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

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

5.2. Results

2067 data. However with increasing depth R^2 values still decreased and NRMSE values still
2068 increased. For FRN, LDM and LGT, synchronised data at -5 cm depth gave a better
2069 account of the ER variability than surface air temperature (Figure 5.3). This was not
2070 the case in LDM, where temperature at the surface was the best descriptor of ER. For
2071 both R^2 and NRMSE the values at -20 cm depth were better than those observed at
2072 -10 or -30 cm depth. This pattern was observed with different magnitudes among sites,
2073 and was particularly visible in FRN and LGT. For the most part, the synchronisation
2074 of data led to higher R^2 and NRMSE values for models using one soil temperature, at
2075 a daily scale on *sphagnum*-dominated peatlands.

2076 5.2.5 Q_{10} evolution

2077 The Q_{10} stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at
2078 -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth
2079 respectively (Figure 5.4). Average Q_{10} values at the surface and -10 cm depth were
2080 very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the
2081 values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3
2082 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q_{10} values fell almost to 0, while for non-synchronised
2083 data Q_{10} values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q_{10} values
2084 estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of
2085 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
2086 non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either de-
2087 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
2088 values (Figure 5.4).

2089 5.2.6 Daytime and nighttime differences

2090 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
2091 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
2092 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
2093 differences : $p < 0.001$ with and $p < 0.01$ without synchronisation respectively. The

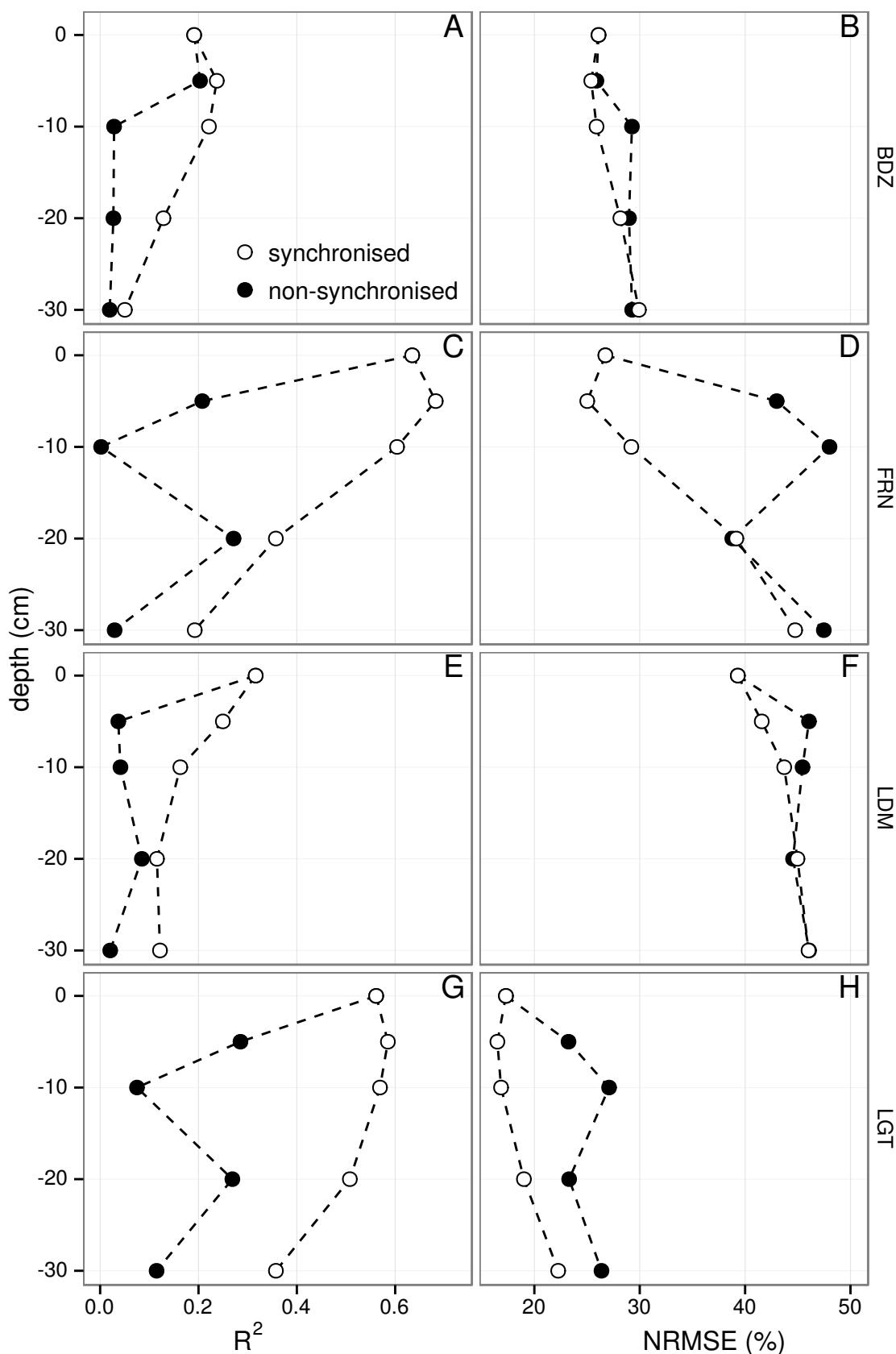


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

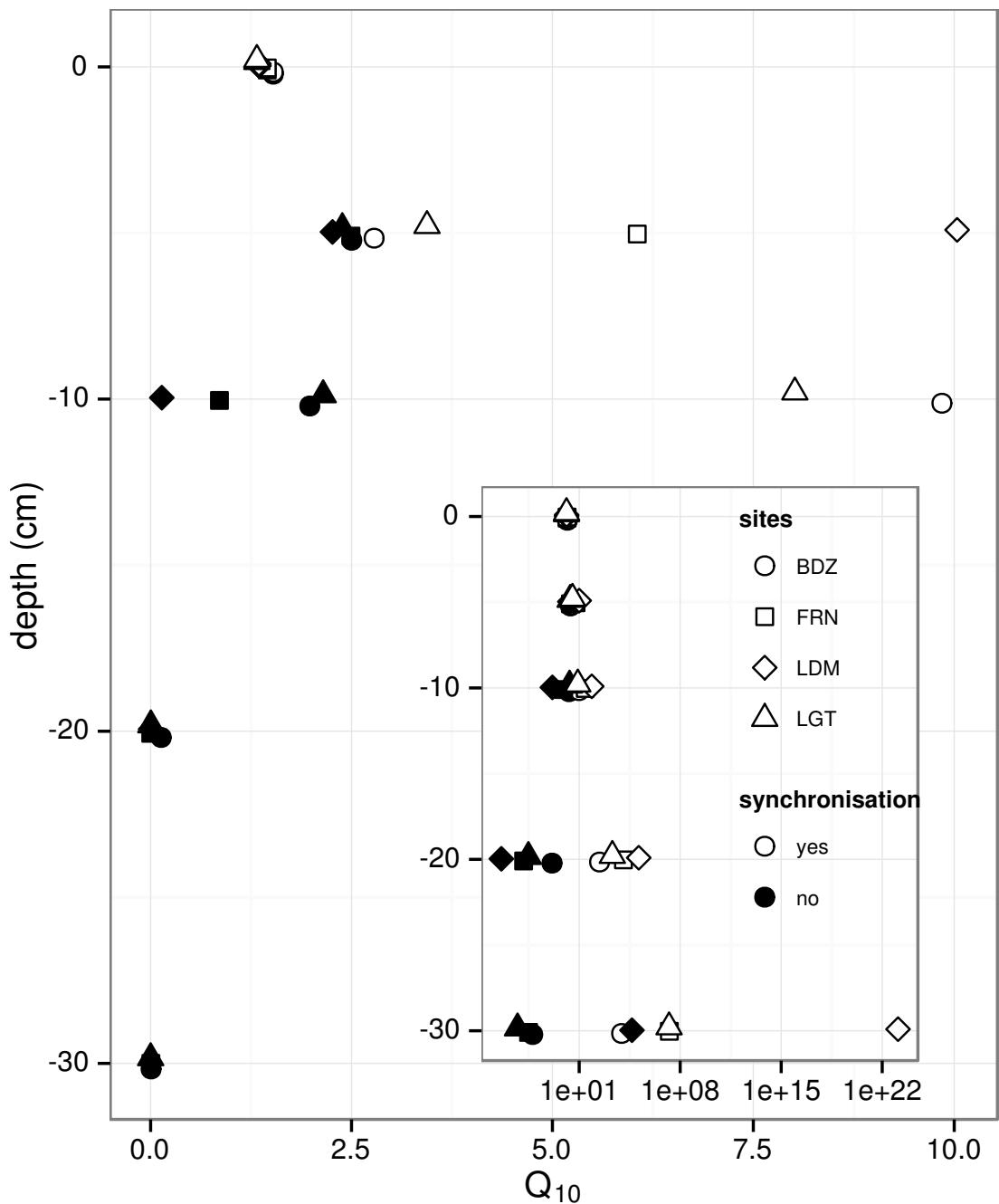


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

2094 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5
2095 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using
2096 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a
2097 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all
2098 the other cases.

2099 **5.2.7 Peat characterisation**

2100 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
2101 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at
2102 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

2103 **5.3 Discussion**

2104 **5.3.1 ER differences between sites**

2105 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2106 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2
2107 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present
2108 study, the models performed poorly in 2 sites, BDZ and LDM. For BDZ, amplitudes of
2109 both ER and temperatures were low (Figure 5.1 – A, E) making the representation of
2110 ER possible only on a short temperature span. With such low ranges of both ER and
2111 temperature, it can be assumed that ER variability was due to the variability between
2112 plots. For LDM, the ER fluxes were measured in plots that were more heterogeneous
2113 than expected, resulting in strong variability (Figure 5.1 – C). This observation is
2114 consistent with the high NRMSE value calculated for this site (39.3 % for BDZ against
2115 26.1 % for LDM) whereas the R^2 values for these two sites were close, 0.19 and 0.32
2116 for BDZ and LDM respectively, using surface air temperature and an exponential
2117 relationship. It is noteworthy that in FRN the NRMSE values were high with respect

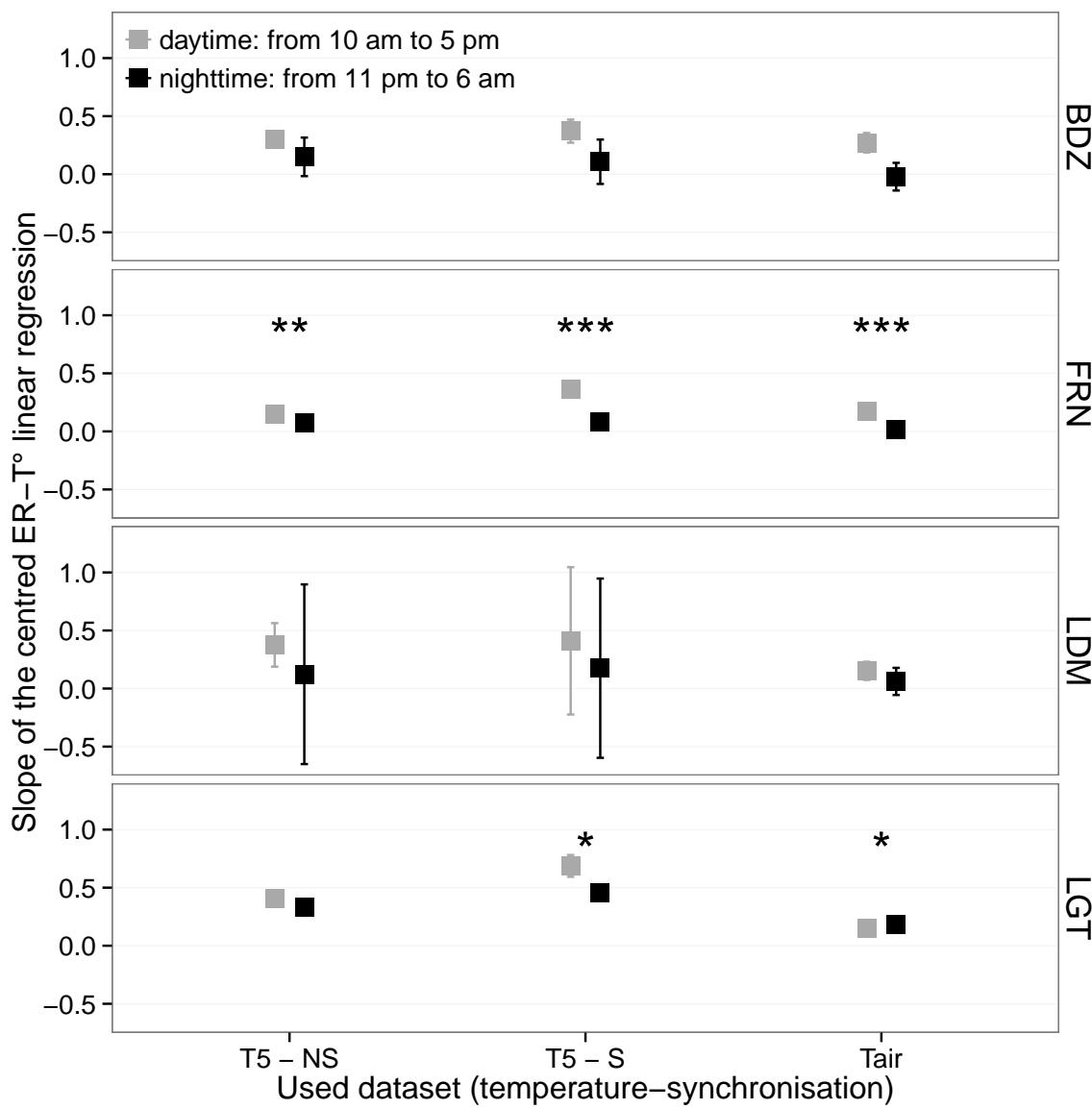


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

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

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

5.3. Discussion

2118 to R^2 values. This result can be explained by the fact that the mean ER flux was
2119 low ($1.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and thus had a strong influence on NRMSE as we used mean
2120 normalization. Finally at -20 cm depth, models using non-synchronised data showed,
2121 an increase in R^2 and a decrease in NRMSE which was more or less observable in
2122 the different sites : clearly in FRN, LGT and to a lesser extent in LDM, but barely
2123 perceivable in BDZ. At this depth the temperature and the ER signal phases are
2124 opposed making the non-synchronised models better at representing ER than at -10
2125 or -30 centimetres but with a reverse relationship. The ER fluxes thus show different
2126 behaviours either in their amplitude or in their homogeneity

2127 5.3.2 Time-delay between temperature and ER

2128 Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-
2129 lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relation-
2130 ship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM
2131 had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours
2132 per centimetre, was higher than those found by [Pavelka et al. \(2007\)](#) in a forest and
2133 in a grassland ecosystem and by [Parkin et Kaspar \(2003\)](#) on two agricultural soils (0.4
2134 and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil
2135 has a lower thermal diffusivity than mineral soils ([Farouki, 1981; Arya, 2001](#)). LDM
2136 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2137 as soil diffusivity increases with wetness ([Hillel, 2003](#)) and LDM was the site with the
2138 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2139 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2140 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2141 fluxes.

2142 5.3.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensit- 2143 vity to temperature representation

2144 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2145 activities ([Vargas et al., 2010](#)), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2146 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2147 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2148 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2149 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2150 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2151 are in agreement with those of [Pavelka et al. \(2007\)](#) who also found a decreasing ef-
2152 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2153 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the
2154 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases
2155 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.
2156 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion
2157 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a
2158 phase inversion was found deeper, at -30 cm by [Pavelka et al. \(2007\)](#), due to a higher
2159 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-
2160 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values
2161 than those using surface air temperature.

2162 5.3.4 Differences between daytime and nighttime ER measure- 2163 ments

2164 The significant differences observed between daytime and nighttime measurements
2165 corroborate other studies in which these differences were found using chamber tech-
2166 niques ([Juszczak et al., 2012](#); [Darenova et al., 2014](#)). The fact that some sites show
2167 significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be
2168 linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature

5.4. Conclusions

2169 amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between
2170 plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day
2171 and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the
2172 greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the syn-
2173 chronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the
2174 model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$).

2175 5.3.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation

2176 In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} values calculated with non-synchronised data
2177 in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 (Raich et Schlesinger,
2178 1992). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship
2179 between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term
2180 evolution. A similar behaviour was found by Pavelka et al. (2007) even if this Q_{10}
2181 decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely
2182 an increase in Q_{10} values with depth (Graf et al., 2008). This apparent contradiction
2183 may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of
2184 the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation
2185 also led to meaningless high Q_{10} values because synchronisation can explain a higher
2186 proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude
2187 decreases with depth because of soil dampening.

2188 5.4 Conclusions

2189 We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different
2190 depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every
2191 centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account
2192 these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10
2193 centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between

daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature amplitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations ([Vargas *et al.*, 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties, or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature profile and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

Acknowledgements

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

²²¹³ Synthèse et perspectives

5.5. Bilan du bilan (de C) ?

2214 L'étude des flux de carbone dans les écosystèmes tourbeux est complexe car assu-
2215 jetti à des facteurs de contrôle dont la prépondérance varie fortement selon l'échelle
2216 considérée et les conditions environnementales. Les effets d'un facteur contrôlant sur
2217 un flux de gaz vont généralement dans le même sens dans la littérature : une hausse
2218 de la température à tendance à augmenter les flux. Une augmentation du niveau de
2219 la nappe à tendance à favoriser la production de CH₄ par rapport à celle du CO₂. La
2220 végétation semble faciliter les échanges de gaz et libère des substrats facilement mo-
2221 bilitables. Outre le fait que ces facteurs co-varient et qu'il donc difficile de distinguer
2222 leurs effets, ces effets sur les différents flux en terme de bilan de carbone est beaucoup
2223 moins nette, d'où la nécessité d'estimer des bilans de carbone sur ces écosystèmes.

2224 5.5 Bilan du bilan (de C) ?

2225 Les observations réalisées sur la tourbière de La Guette ont permis de mettre en
2226 évidence des flux de CO₂ particulièrement fort que ce soit pour la RE ou la PPB. Ces
2227 flux annuels, plus fort que ceux relevés dans les tourbières boréales, sont cependant
2228 moins important que ceux mesurés dans des tourbières utilisées comme pâties per-
2229 manentes. Ces observations sont cohérentes avec les observations de terrain. En effet
2230 la présence d'une végétation vasculaire herbacée largement dominante (*Molinia caeru-*
2231 *lea*) rapproche davantage la tourbière de La Guette d'une prairie tourbeuse que d'une
2232 tourbière boréale où prédomine les sphaignes. Le niveau de la nappe particulièrement
2233 élevé pendant les deux années de mesure a probablement limité en partie les flux de
2234 CO₂ sans pour autant les empêcher. En effet à la fois *Molinia caerulea* et *Eriophorum*
2235 *Augustifolium* (*Vaginatum* oui mais *augustifolium* ?) possèdent un aérenchyme, cette
2236 adaptation aux milieux inondés leur permettant de maintenir des échanges gazeux de
2237 leurs racines à l'atmosphère. Par ailleurs la situation géographique locale et globale du
2238 site : une tourbière de plaine située à basse latitude, joue également sur la saisonna-
2239 lité du climat, plus faible qu'en montagne, et permettant aux flux de rester plus fort

pendant une période de l'année plus importante. Les flux de CH₄ ne semblent quant à eux pas être constraint par le niveau de la nappe pendant les deux années de mesures. Leur relation avec la végétation laisse encore une fois penser un effet possible de l'aérenchyme.

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

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

5.5.1 Modélisation saisonnière et mesures horaires

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

Premier point, on compare un modèle qui prend en compte la variabilité spatiale du site (une partie au moins, à travers les vingt points qui on servi à calibrer le modèle) à des mesures réalisées sur quatre embases dans une zone restreinte de la tourbière (20 x 20 m). Ces quatre points ayant une représentativité spatiale limitée. Cet écart peut donc être en partie le reflet de la variabilité spatiale des flux dans la tourbière. Cet argument est soutenu par les mesures de RE réalisées le 24 et le 25 juillet 2013, soit 5 jours avant les mesures haute fréquence et dont la gamme de valeur est comprise entre 4,8 et 18,9 µmol m⁻² s⁻¹ et sont représentés par le fond gris sur la figure 5.6. Les

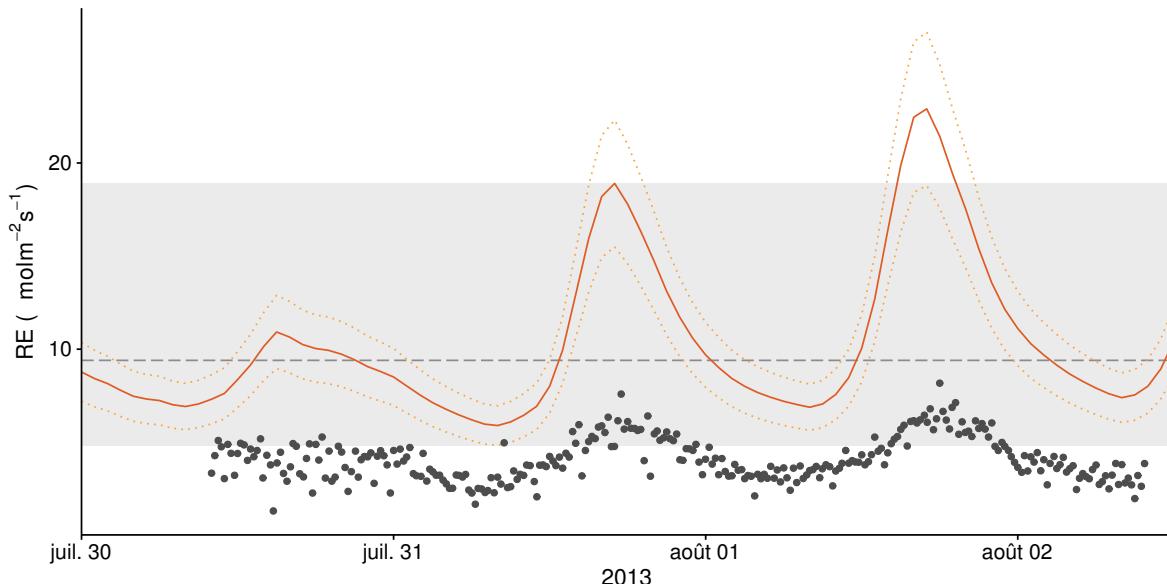


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 (ligne orange) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés orange représentent l'erreur (NRMSE) associée au modèle RE-1. La zone grisée correspond à la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

estimations du modèle RE-1 restent d'ailleurs majoritairement dans cette gamme de valeurs. Par ailleurs, la placette p04 (Figure 3.1) la plus proche des mesures haute fréquences, est dans la gamme basse des flux que ce soit pour la campagne du 24-25 juillet : troisième flux le plus faible mesuré ($6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou en moyenne sur l'ensemble de mesure où elle vaut $2,81 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ par rapport à la moyenne de l'ensemble des placettes valant $3,77 \pm 2,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Second point, le modèle est calibré à partir de moyennes des flux par campagne de mesure (Figure 3.9b). Ces moyennes sont comprises entre $0,69 \pm 0,27$ et $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, par conséquent les estimations des modèles, dont RE-1, en dehors de cette gamme sont du domaine de l'extrapolation et donc à considérer avec précaution.

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

²²⁸³ 5.6 L'hydrologie

²²⁸⁴ L'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette n'a pas pu
²²⁸⁵ être mis en évidence de part une pluviométrie forte et un niveau de nappe toujours
²²⁸⁶ important. Les expérimentations

²²⁸⁷ 5.6.1 Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches ²²⁸⁸ qui précèdent le BdC

²²⁸⁹ (lien chap 3 et 4)

²²⁹⁰ Les prendre en compte améliorerait-il les modèles
²²⁹¹ modèles globaux ? **limitations des équations** : Plus généralement, la majorité
²²⁹² des tourbières sont sous la neige une partie de l'année, ce qui n'arrive que rarement sur
²²⁹³ la tourbière de La Guette et une partie possède également des zones d'eau libre, qui
²²⁹⁴ n'existent pas sur ce site.

²²⁹⁵ modèles globaux et profondeur de tourbe

²²⁹⁶ 5.7 Ouverture vers d'autre méthodes de me-

²²⁹⁷ Sures

- ²²⁹⁸ — chambre automatique (lien chap 5, et chap 3?)
- ²²⁹⁹ — tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3?)

²³⁰⁰ 5.8 perspectives

²³⁰¹ La suite du projet CARBIODIV permettra peut être de mettre en évidence l'effet
²³⁰² de la restauration.

5.9. idées

2303 Un partenariat avec le LSCE commencé pendant ces travaux devra permettre de
2304 valoriser ces données à des échelles plus importante. Des données on d'ors et déjà été
2305 envoyée à Chloé XX qui développe un code "tourbière" dans le modèle ORCHIDEE.

2306 L'installation prochaine d'une tour eddy covariance sur le site permettra de com-
2307 parer ce bilan à des mesures plus haute fréquence.

2308 Modèles : PCARS (frolking2002), MWM (Wu2013), TOPMODEL (Stocker2014)

2309 5.9 idées

2310 L'amélioration du protocole de végétation (RVI ?)

2311 Amélioration des chambres (contrôle de la température ? de la vitesse du ventila-
2312 teur ? plus grande ? aquisition automatisée du PAR sur la chambre)

2313 l'inclusion des arbres

2314 Correction du volume par pondération de la surface

2315 Utilisation de chambres automatiques/EC

2316 Humidité du sol

2317 Propriétés physique de la tourbe (en cours)

₂₃₁₈ Bibliographie

- ₂₃₁₉ AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
₂₃₂₀ trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
₂₃₂₁ *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- ₂₃₂₂ ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
₂₃₂₃ CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
₂₃₂₄ *chemistry*, 44(2):163–186.
- ₂₃₂₅ ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
₂₃₂₆ NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
₂₃₂₇ for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- ₂₃₂₈ ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
₂₃₂₉ for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
₂₃₃₀ *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- ₂₃₃₁ ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
₂₃₃₂ CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
₂₃₃₃ (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
₂₃₃₄ *Sci.*, 37(1):117.
- ₂₃₃₅ ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
₂₃₃₆ *Geophysics Series*. Academic Press.
- ₂₃₃₇ AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITILA,
₂₃₃₈ E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
₂₃₃₉ in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- ₂₃₄₀ BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
₂₃₄₁ Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
₂₃₄₂ thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- ₂₃₄₃ BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil*
₂₃₄₄ *Sci.*, 47(2):151–163.
- ₂₃₄₅ BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMEILLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
₂₃₄₆ RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,
₂₃₄₇ CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGO-
₂₃₄₈ LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
₂₃₄₉ C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
₂₃₅₀ take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- ₂₃₅₁ BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
₂₃₅₂ on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
₂₃₅₃ 91.

- 2354 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2355 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2356 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2357 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2358 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2359 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2360 BORTOLUZZI, E., EPron, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2361 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2362 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2363 BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydroche-
2364 mical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- 2365 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2366 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2367 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2368 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2369 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2370 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2371 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
2372 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
2373 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2374 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
2375 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
2376 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
2377 9(4):455–470.
- 2378 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
2379 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2380 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
2381 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
2382 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell
2383 Environ.*, 33(3):394–407.
- 2384 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
2385 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
2386 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
2387 WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
2388 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
2389 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
2390 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2391 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
2392 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPron, D. et
2393 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
2394 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.

- 2395 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
 2396 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
 2397 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
 2398 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
 2399 pages 847–940.
- 2400 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).
 2401 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2402 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
 2403 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
 2404 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
 2405 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2407 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
 2408 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2409 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
 2410 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
 2411 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2412 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
 2413 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2414 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).
 2415 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive
 2416 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2417 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
 2418 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2419 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
 2420 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
 2421 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2422 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations
 2423 in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*,
 2424 123:263–269.
- 2425 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
 2426 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2427 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect
 2428 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,
 2429 318(1-2):229–242.
- 2430 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
 2431 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2432 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
 2433 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.

- 2434 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
2435 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 2436 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
2437 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2438 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
2439 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 2440 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
2441 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
2442 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2443 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
2444 *Sols et Environnement, (2e édn)*, volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
2445 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2446 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
2447 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
2448 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2449 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
2450 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2451 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
2452 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
2453 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2454 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
2455 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
2456 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2457 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
2458 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
2459 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2460 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
2461 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et
2462 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
2463 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
2464 *nology*, 22(7):1–17.
- 2465 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
2466 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 2467 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
2468 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
2469 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2470 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
2471 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.

- 2472 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
2473 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 2474 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
2475 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2476 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
2477 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
2478 1(11):763–766.
- 2479 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
2480 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
2481 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
2482 4(5):803–816.
- 2483 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
2484 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*
2485 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 2486 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
2487 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2488 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,
2489 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
2490 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
2491 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER,
2492 A., SEGGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
2493 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
2494 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
2495 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2496 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
2497 mire conservation group.
- 2498 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
2499 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
2500 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2501 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
2502 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
2503 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 2504 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance
2505 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using
2506 comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2507 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
2508 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL,
2509 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓT-
2510 TIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN,
2511 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
2512 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et

- 2513 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
2514 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 2515 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-
2516 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2517 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
2518 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohydrology*,
2519 7(2):771–782.
- 2520 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
2521 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
2522 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2523 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
2524 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2525 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
2526 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 2527 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
2528 19(4):409–421.
- 2529 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
2530 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
2531 2011–2024.
- 2532 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
2533 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
2534 820, pages 37–51.
- 2535 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
2536 Jyskä.
- 2537 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
2538 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2539 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss
2540 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- 2541 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
2542 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
2543 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*,
2544 5(2):1475–1491.
- 2545 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
2546 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
2547 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2548 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
2549 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.*
2550 *Emiss. Soil Water*, pages 14–51.

- 2551 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
2552 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
2553 317.
- 2554 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in
2555 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.
2556 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2557 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
2558 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
2559 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis*
2560 and *Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2561 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
2562 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
2563 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2564 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
2565 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
2566 Press, Burlington.
- 2567 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
2568 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
2569 Burlington.
- 2570 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
2571 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
2572 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2573 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
2574 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
2575 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2576 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
2577 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
2578 SENNS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
2579 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
2580 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 2581 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
2582 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
2583 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2584 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
2585 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2586 MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth
2587 and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- 2588 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
2589 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
2590 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.

- 2591 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon
 2592 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming
 2593 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–
 2594 1111.
- 2595 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2597 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
 2598 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2599 PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et
 2600 STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- 2602 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
 2603 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2604 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
 2605 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
 2606 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2607 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
 2608 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
 2609 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
 2610 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2611 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
 2612 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed,
 2613 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2614 PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644).
 2615 In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia
 2616 Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- 2617 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
 2618 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
 2619 527.
- 2620 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
 2621 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2622 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
 2623 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2625 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
 2626 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
 2627 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON,
 2628 J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
 2629 X., MASKELL, K. et JOHNSON, C. A., éditeurs : *Climate Change 2001 : the Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the*

- 2631 *Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 185–237. Cambridge University
2632 Press, Cambridge, UK.
- 2633 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
2634 S., LOHILA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE,
2635 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØS-
2636 TRENG, G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison
2637 of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.
- 2639 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
2640 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- 2641 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
2642 *et collines*. Forêt privée française.
- 2643 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
2644 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
2645 *qu'amendée en 1982 et 1987*.
- 2646 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
2647 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 2648 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
2649 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2650 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
2651 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
2652 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
2653 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2654 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
2655 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2656 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Productivity and peat accumulation. In *The biology*
2657 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2658 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Sphagnum - the builder of boreal peatlands. In *The*
2659 *biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 2660 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
2661 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2662 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO₂ emissions
2663 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,
2664 39B(1-2):140–154.
- 2665 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
2666 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
2667 23(2):126–131.
- 2668 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
2669 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev*, 43(4):449–528.

- 2670 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
2671 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
2672 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
2673 303(5656):353–356.
- 2674 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
2675 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
2676 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 2677 STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G. K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG,
2678 J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, B. et MIDGLEY, B. M. (2013). *IPCC, 2013 : climate
2679 change 2013 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth
2680 assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge
2681 University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 2682 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,
2683 Jyväskylä, Finland.
- 2684 STRACK, M. et PRICE, J. S. (2009). Moisture controls on carbon dioxide dynamics of
2685 peat-Sphagnum monoliths. *Ecohydrology*, 2(1):34–41.
- 2686 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
2687 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
2688 9(2):278–287.
- 2689 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
2690 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 2691 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
2692 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 2693 TAYLOR, K., ROWLAND, A. P. et JONES, H. E. (février 1, 2001). Molinia caerulea (L.)
2694 Moench. *J. Ecol.*, 89(1):126–144.
- 2695 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
2696 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
2697 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2698 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
2699 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
2700 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- 2701 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
2702 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
2703 118(1-3):371–387.
- 2704 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
2705 DEN, J. W. et MCGUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
2706 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
2707 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).

- 2708 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
2709 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
2710 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 2711 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
2712 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
2713 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 2714 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
2715 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
2716 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
2717 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 2718 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Frontiers
2719 and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
2720 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 2721 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
2722 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
2723 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology* (*submitted*).
- 2724 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
2725 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 2726 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
2727 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 2728 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
2729 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
2730 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- 2731 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
2732 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
2733 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
2734 120.
- 2735 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
2736 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
2737 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 2738 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
2739 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
2740 94.
- 2741 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
2742 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
2743 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2744 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
2745 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.

- 2746 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
2747 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
2748 44(5):907–920.
- 2749 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
2750 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
2751 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
2752 ries Washington, DC.
- 2753 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
2754 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2755 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février
2756 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland
2757 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

Index

A

2758 atterrissage 11

C

2761 carbone

2762 stock 12

2763 changements globaux 2, 14

E

2765 échange net de l'écosystème

2766 contrôle 21

P

2768 paludification 11

2769 photosynthèse 17

2770 production primaire brute

2771 contrôle 21

R

2773 respiration 18

2774 de l'écosystème 18

2775 contrôle 20

2776 du sol 18

S

2778 services écologiques 3

T

2780 tourbières 8–16

2781 distribution 11

2782 formation 11

2783 surface 10

2784 utilisation 14

2785 tourbification 10

Z

2786 zone humide 8

₂₇₈₈ Annexes

₂₇₈₉ A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

₂₇₉₀ B protocole végétation

₂₇₉₁ Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
₂₇₉₂ place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
₂₇₉₃ pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
₂₇₉₄ place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
₂₇₉₅ mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

₂₇₉₆ **La strate arbustive**

₂₇₉₇ Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
₂₇₉₈ mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
₂₇₉₉ jusqu'au sommet de l'individu.

₂₈₀₀ **La strate herbacée**

₂₈₀₁ Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
₂₈₀₂ les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
₂₈₀₃ les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
₂₈₀₄ permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
₂₈₀₅ ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

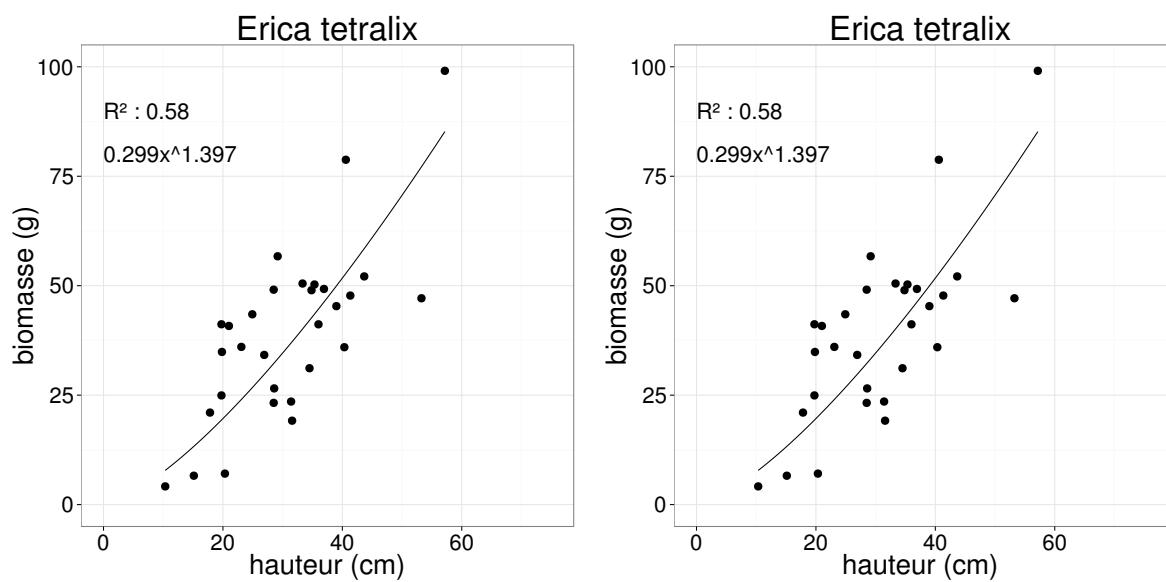


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

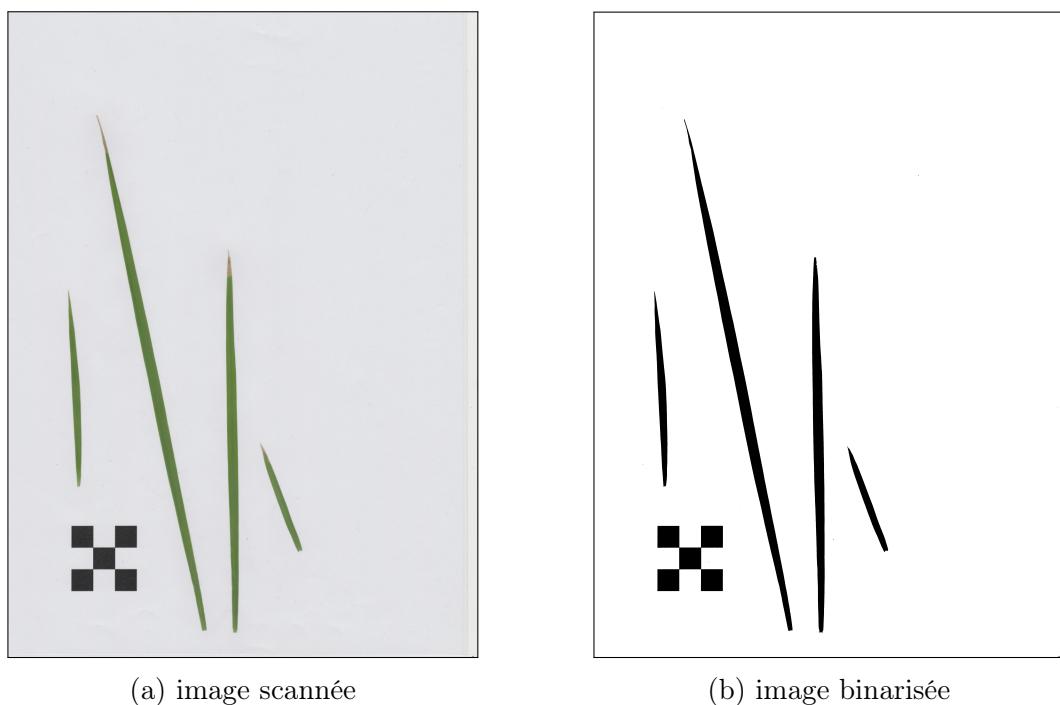


FIGURE 9 – Scanne des feuilles

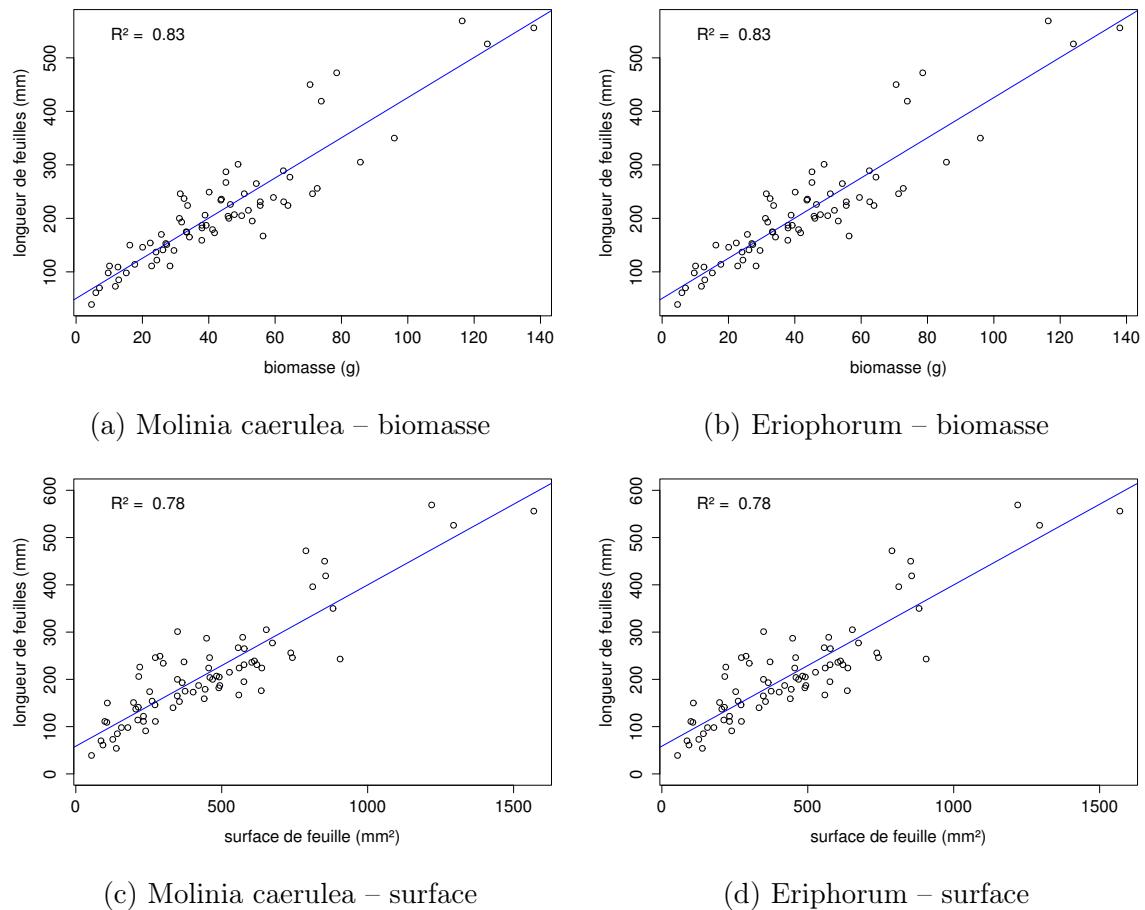


FIGURE 10 – Calibration de la biomasse herbacées pour *Molinia Caerulea* (a), pour *Eriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *Molinia Caerulea* (c), pour *Eriophorum* (d) en fonction de la hauteur

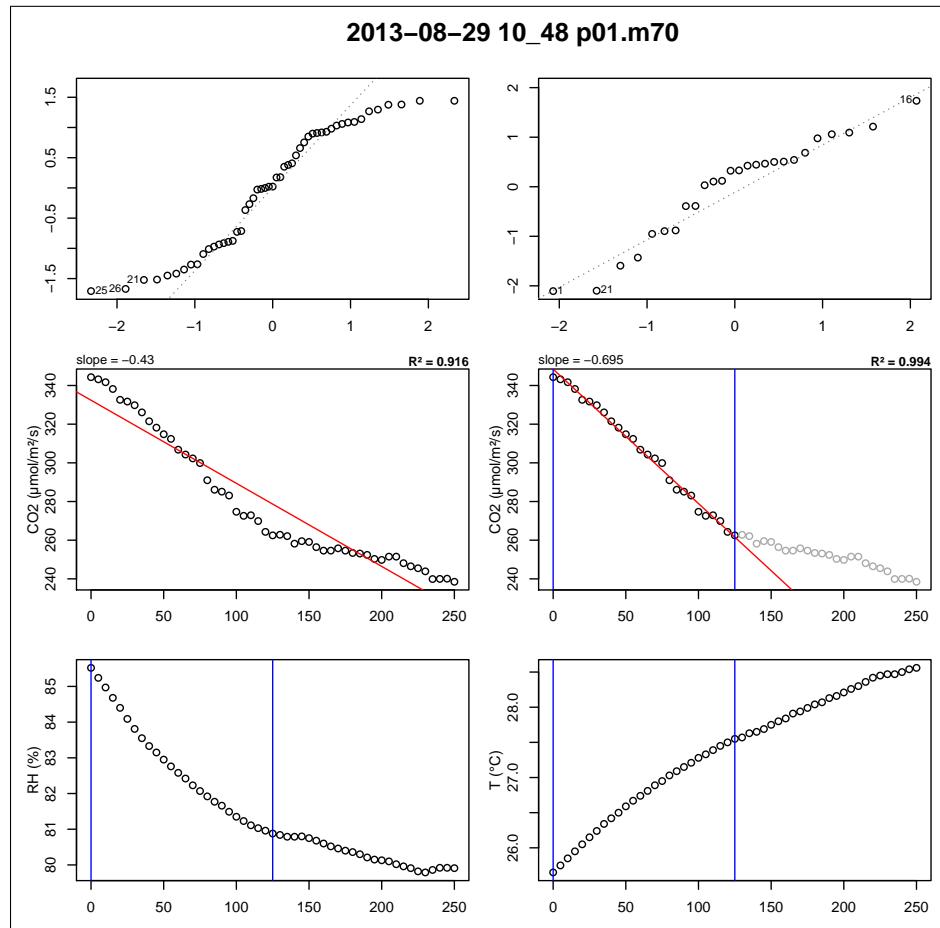


FIGURE 11 – Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO_2

C Le projet CARBIODIV

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

Carte Nécessaire.

D package m70r

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

- Générer des planches de graphes pour diagnostiquer les flux (Figure 11)
- De comparer l'effet du retrait de certains points. La figure 11 montre ainsi une mesure pour laquelle l'assimilation de CO_2 par photosynthèse est tellement forte qu'elle semble être stoppée abruptement au delà d'un certain seuil.

- 2821 — De conserver les changement effectués dans un fichier séparé du fichier source,
- 2822 qui reste donc intact.
- 2823 — De calculer les flux net.

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

Résumé : (1700 caractères max.)

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

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

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

[Titre de la thèse (en anglais)]

Résumé : (1700 caractères max.)

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

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

Mots clés : mot 1, mot 2, ...