

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	viii
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 Variables élaborées utilisées	59
3.2.3 Variabilité saisonnière du bilan de C	60
3.2.4 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	64
3.2.5 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	66
3.3 Résultats	66
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	66
3.3.2 Sélection des modèles	73
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	87
3.4 Discussion	91
3.4.1 Variabilité saisonnière des flux à l'échelle de l'écosystème	91
3.4.2 Variabilité spatiale des flux et du bilan de CO ₂	97
3.4.3 Représentativité locale du modèle	98
4 Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	99
4.1 Introduction	100
4.2 Procédure expérimentale	102
4.2.1 Expérimentation A	102
4.2.2 Expérimentation B	103
4.2.3 traitement	103
4.3 Résultats	105
4.3.1 Expérimentation A	105
4.3.2 Expérimentation B	108
4.3.3 tendances générales	111
4.4 Discussion	111
4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	111
4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	113
4.4.3 Effet cycles multiples	114
5 Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)	115
5.1 Introduction	116
5.1.1 Study sites	118
5.1.2 Data acquisition	118
5.1.3 Data synchronisation	119
5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	119
5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	120
5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	120
5.2 Results	121
5.2.1 Air temperature and ER variability	121
5.2.2 ER and soil temperature synchronisation	123
5.2.3 Model implementation	124

5.2.4	ER and temperature relationship	124
5.2.5	Q_{10} evolution	126
5.2.6	Daytime and nighttime differences	126
5.2.7	Peat characterisation	130
5.3	Discussion	131
5.3.1	ER differences between sites	131
5.3.2	Time-delay between temperature and ER	132
5.3.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	132
5.3.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements .	133
5.3.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation . .	133
5.4	Conclusions	134
Conclusions et perspectives		137
Références bibliographiques		143
Index		155
Annexes		157
A	Photos supplémentaires	158
B	protocole végétation	158
C	Le projet CARBIODIV	161
D	package m70r	161
E	Tableau modélisation par groupe de végétation	162

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 sphagnes en g m ⁻² an ⁻¹ . Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après Gunnarsson (2005)	29
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35

1.11 Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m ⁻² an ⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle 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).	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.	58
3.2 Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/	62
3.3 Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	65
3.4 Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015). Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol.	67
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	68
3.6 Cinétique de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	69
3.7 Cinétique du niveau de la PPB (A), de la RE (B) et de l'ENE (C) pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.	70
3.8 Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	71
3.9 Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant	72
3.10 PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3	74
3.11 PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.5	76
3.12 RE modèles avec Tair	78
3.13 RE modèles avec Tair	78
3.14 Évolution du R ² de l'équation $F_{CH_4} = a * exp(b * Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveaux moyens relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.	79
3.15 CH4 modèle H	80

3.16 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	82
3.17 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	83
3.18 Flux de CO ₂ interpolé à partir de FCH4. Les points violets représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	84
3.19 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.	88
3.20 Distribution de l'erreur standard (en gris) par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3 (en noir)	89
3.21 Distribution de l'erreur standard par placette (en gris) et des paramètres du modèle PPB-2 (en noir)	90
3.22 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).	96
4.1 Prélèvement des mésocosmes (en haut). Mésocosmes installés et protégés de la pluie (en bas).	104
4.2 Schéma d'un mésocosme	105
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.	106
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.	109
4.5 Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe	112
5.1 Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	122
5.2 Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	123
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.	127
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).	128

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).	129
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par les modèle RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.	140
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	158
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	159
9	Scanne des feuilles	159
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	160
11	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO ₂	161

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.	81
3.2	Bilan annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.	85
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	86
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.	86
3.5	Bilan des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)	90
3.6	Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avec différentes combinaison de modèles. La dernière colonne représente de bilan de CO_2 à l'échelle de l'écosystème.	91
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).	125
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}	130
3	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	162
4	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de PPB par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	163



REMERCIEMENTS

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

¹

²

INTRODUCTION

3 Contexte général

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

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

1. Partie par million

31 conséquences importantes. Les écosystèmes naturels, en plus d'en échanger de façon
32 importante avec l'atmosphère, stocke du carbone de façon importante : entre 1500 et
33 2000 PgC pour les sols par rapport aux 750 à 800 PgC stockés dans l'atmosphère.

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

58 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

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

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

71 Le document est structuré de la façon suivante :

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

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

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

90 CHAPITRE 1

91 SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

92

93	1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
94	1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
95	1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
96	1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
97	1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	20
98	1.2.1 GES et tourbières	20
99	1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
100	1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
101	1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
102	1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	36
103	1.3 Objectifs du travail	39
104		
105		
106		

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

113 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

116 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

117 Définitions

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

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

ZONE HUMIDE :

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

(Ramsar, 1987)

Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont des écosystèmes 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 :

142 Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

TOURBE :

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

154 Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
155 organique (histosol) au sens large, dans lesquels sont classés la majorité des sols tour-
156 beux (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre
157 sols organiques et tourbes avec un seuil à 75 % (Andrejko *et al.*, 1983) ou 80 % (Landva
158 *et al.*, 1983). Il est également nécessaire de préciser que, au delà de la classification
159 utilisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement
160 80 % de matières organiques au minimum (Rydin et Jeglum, 2013a). Ce processus de
161 formation est appelé la tourbification ou turfogénèse et les matières organiques accumu-
162 lées proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques
163 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.

164

¹⁶⁵ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁶⁶ Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁶⁷ certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁶⁸ tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par les
¹⁶⁹ tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface correspond à 2
¹⁷⁰ à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont si-
¹⁷¹ tuées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales
¹⁷² ([Strack, 2008](#)) (Figure 1.1). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-
¹⁷³ sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique
¹⁷⁴ (**Réf needed**).

¹⁷⁵ La formation des tourbières

¹⁷⁶ L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant
¹⁷⁷ la formation des tourbières (Figure 1.2). Il s'agit pour le premier du comblement pro-
¹⁷⁸ gressif d'une zone d'eau stagnante (Figure 1.2). Ce comblement est généralement lié à
¹⁷⁹ l'action combiné d'apports exogènes et d'une végétation colonisant les eaux en formant
¹⁸⁰ des tremblants⁵. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol
¹⁸¹ 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

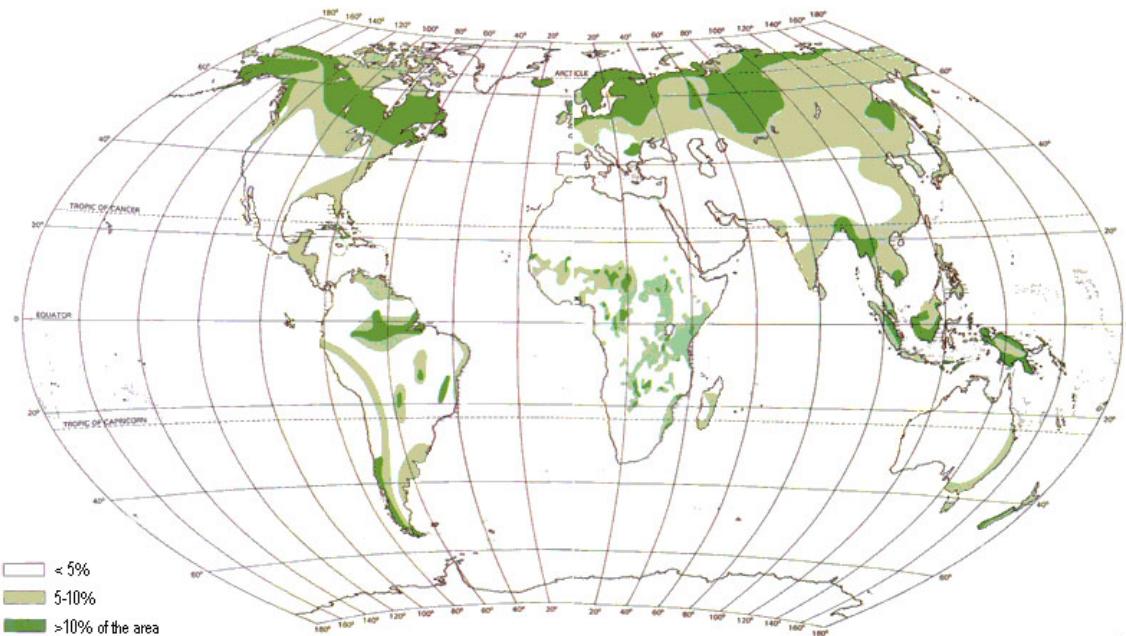


FIGURE 1.1 – Global distribution of peatlands

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

185 Classifications

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

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

197 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 \(2013b\)](#)

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

207 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

208 Puits de carbone

209 Par définition les tourbières stockent ou ont stocké du carbone. Cette fonction puits
 210 de carbone rend ces écosystèmes importants vis-à-vis des changements globaux et ce
 211 malgré la faible surface qu'ils représentent (pour rappel 2 à 3 % des terres émergées).
 212 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	

²¹³ 270 et 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les
²¹⁴ sols et entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage
²¹⁵ datant des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période pendant laquelle se sont
²¹⁶ formées la majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010) (Figure 1.4).

²¹⁷ L'accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé,
²¹⁸ par photosynthèse, qu'émis par l'écosystème. Les tourbières n'assimilent pas le carbone
²¹⁹ à des vitesses supérieures à d'autres écosystèmes. En comparaison avec un sol forestier
²²⁰ la photosynthèse de ces écosystèmes, que l'on appelle généralement la production pri-
²²¹ maire, est même plus faible (**Réf needed**). Ce n'est donc pas en assimilant d'avantage
²²² de carbone que les tourbières l'accumulent. Si les entrées de carbone ne sont pas su-
²²³ périeures à d'autres écosystèmes, il faut donc que les sorties soient plus faibles. C'est
²²⁴ en effet parce que les matières organiques produites par ces écosystèmes sont moins
²²⁵ dégradées que dans d'autres que le carbone s'accumule. Ceci est rendu possible par les
²²⁶ niveaux de nappe élevés de ces écosystèmes, minimisant les processus de dégradation
²²⁷ aérobie en limitant l'accès à l'oxygène. Cet effet est de plus renforcé par la végétation
²²⁸ spécifique de ces écosystèmes, les sphaignes, qui produisent des litières difficilement
²²⁹ dégradables, dite récalcitrantes, par rapport à celles produites par les végétaux vas-
²³⁰ culaires (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000). La vitesse de décomposition relative entre
²³¹ les différentes espèces de sphaignes est mal connue (Cornelissen *et al.*, 2007). Des dif-
²³² férences ont été observées entre espèces pour les parties jeunes de la plante, mais la
²³³ différence est moindre pour les parties plus anciennes (Limpens et Berendse, 2003).

234 Biodiversité dans les tourbières

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

247 Autres fonctions environnementales

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

253 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

258 **Les contraintes anthropiques**

259 Les interactions entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières
260 en particulier remontent probablement à l'aube de l'humanité. Des chemins de rondins
261 néolithique aux crannogs de l'époque romaine ([Buckland, 1993](#)), de grandes décou-
262 vertes archéologiques ont été faites dans les écosystèmes tourbeux témoins d'époques
263 révolues. L'utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt,
264 mais c'est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir
265 en terres agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant
266 une récolte industrialisée de la tourbe a développé son utilisation comme combustible.
267 Enfin depuis le milieu du 20^e une part importante de ces écosystèmes a été drainée
268 pour développer la sylviculture. Aujourd'hui l'exploitation principale de la tourbe est
269 liée à son utilisation comme substrat horticole ([Lappalainen, 1996](#); [Chapman *et al.*, 2003](#)). Ces utilisations les ont fortement perturbés car elles nécessitent généralement
270 de drainer ces écosystèmes, notamment pour pouvoir y faire rouler des engins méca-
271 nisés Aujourd'hui la surface de tourbières altérées est estimée à 500 000 km² environ,
272 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](#)).

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

280 **Les contraintes climatiques**

281 Comme nous l'avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s'est majori-
282 tairement constitué pendant l'Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
283 influencés par le climat, et leur développement n'a pas été linéaire sur ces douze der-
284 niers milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très
285 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

²⁸⁶ *et al.*, 2009). Plus particulièrement entre il y a 12 000 et 8000 ans, période pendant
²⁸⁷ laquelle on recense la plus grande proportion d'initiation de tourbières (Figure 1.4).
²⁸⁸ Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant
²⁸⁹ laquelle le climat était plus chaud qu'aujourd'hui (Kaufman *et al.*, 2004). Ce constat
²⁹⁰ peut sembler paradoxal : en effet, dans la littérature concernant les tourbières et le
²⁹¹ réchauffement climatique actuel, il est craint que ces écosystèmes ne deviennent des
²⁹² sources de carbone. Cependant ces même auteurs qui ont montré cette relation entre
²⁹³ le HTM et le développement important des tourbières, ne préjugent pas de l'effet du
²⁹⁴ réchauffement actuel. Notamment Jones et Yu (2010) expliquent que pendant cette pé-
²⁹⁵ riode de maximum thermique, existe également une saisonnalité très importante, avec
²⁹⁶ des été chauds et des hivers froid, qui a dû en minimisant la respiration hivernale de ces
²⁹⁷ écosystèmes, jouer un rôle important dans leur développement. Cette forte saisonnalité
²⁹⁸ n'est pas attendue lors du réchauffement actuel. L'effet estimé dans les hautes latitudes
²⁹⁹ semble plus important pendant l'hiver et l'automne, et tendrait donc à minimiser cette
³⁰⁰ saisonnalité (Christensen *et al.*, 2007). Les effets directs attendus du réchauffement
³⁰¹ dans les hautes latitudes à l'horizon 2100, sont une augmentation des températures de
³⁰² 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à 6 °C dans les zones tempérées, ainsi qu'une
³⁰³ augmentation probable des précipitations (Figure 1.5). De façon plus indirecte est at-
³⁰⁴ tendue la fonte du permafrost, l'augmentation de l'intensité et de la fréquence de feux
³⁰⁵ et des changements dans les compositions des communautés végétales (Christensen
³⁰⁶ *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

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

311 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs 312 contrôlants

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

318 1.2.1 GES et tourbières

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

321 La concentration en CO_2 dans l'atmosphère fluctuait avant l'ère industrielle entre
322 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle sa concentration était de 280 ppm
323 environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd'hui (moyenne annuelle en
324 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). Différents processus permettent d'extraire du CO_2 de l'at-
325 mosphère, la photosynthèse, la dissolution du CO_2 dans l'océan et enfin l'altération de
326 silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s'effectuent avec des
327 échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de CO_2 , il ne reste que
328 40 % de cette émission après 100 ans, mais il reste toujours plus de 20 % après 1000 ans
329 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).

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

341 À l'échelle globale, le stockage de C par les tourbières, prenant en compte à la fois
 342 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

343 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

344 De l'atmosphère à l'écosystème

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



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

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

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

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

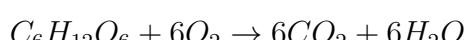
Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières
 358 organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux
 est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

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

364 Il n'y a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres.
 365 90 % du CH₄ présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux
 366 hydroxyles, cette réaction à lieu majoritairement dans la troposphère.

367 **De l'écosystème à l'atmosphère**

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



372 Mais certains de ces gaz peuvent être produit par différentes sources, ainsi le CO₂
 373 est produit par différents processus dont la respiration aérobie (le plus gros contribu-
 374 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

375 encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO₂ sont re-
376 présentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique là, ou plutôt, les respirations
377 sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit celle
378 des feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**⁸. De
379 l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**⁹, la respiration de la
380 rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières
381 et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH₄ par les
382 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-
383 mosphère. Elle englobe la respiration autotrophe et hétérotrophe en in-
cluant ses composantes aériennes et souterraines. Ce flux est exprimé en
quantité de carbone par unité de surface et de temps.

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

396 Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone
397 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.

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



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



409 On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

410 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.

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

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

1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

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

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

La photosynthèse

À l'échelle d'espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosynthèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco¹⁰, nécessaire à la fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction

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



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

443 de l'espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite
 444 la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse
 445 de ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par
 446 une équation d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation sim-
 447 plifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l'eau va
 448 également influer sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins
 449 leur accès à l'eau. Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces
 450 de sphaignes ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les
 451 gouilles est plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expé-
 452 mentales différentes, lors de re-végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009)
 453 montre que différentes espèces de sphaignes vont se développer de façon optimale à
 454 différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une
 455 même famille est elle-même mise en évidence par leur variabilité en terme de producti-
 456 vité primaire (Figure 1.9). Cette variabilité de la productivité primaire est également
 457 visible entre différentes communautés végétales. Les bryophytes n'ont pas la même
 458 productivité primaire que les graminées ou que les arbustes (Moore *et al.*, 2002 dans
 459 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

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

475 À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain ces facteurs – la température, la végéta-
476 tion, le niveau de l'eau – co-varient et rendent la discrimination de leurs effets respec-
477 tifs difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de
478 temps considérée, jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs
479 n'est pas anodin, Munir *et al.* (2015) isolent également l'effet de la température en
480 utilisant des OTC (*Open Top Chamber*). Ces dispositifs ressemblent à des serres ou-
481 vertes et permettent de réchauffer une zone de la tourbière. Ils montrent que dans les
482 zones sans manipulation du niveau de la nappe, le réchauffement des OTC augmente
483 la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de
484 variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. Cai *et al.* (2010)
485 ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmen-
486 ter la PPB. Cependant l'effet du niveau de la nappe peut varier selon le contexte :
487 Dans une étude des effets à long terme de variation du niveau de la nappe, Ballantyne
488 *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 \(2005\)](#)

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

502 **La RE**

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

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

528 Le niveau de nappe, conditionnant l'accès à l'oxygène, joue également un rôle im-
529 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

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

560 Le CH₄

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

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

591 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

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

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

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

607 mention contraire.

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

611 **Approche archive et temps long**

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

627 **Bilans de carbone contemporains**

628 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d'écosystèmes est d'en esti-
629 mer les flux actuels de carbone entrant et sortant. Les flux principaux dans le bilan de
630 carbone d'une tourbière ont d'ors et déjà été décrits. Il s'agit de la PPB, de la RE et du
631 flux de CH₄. Cependant d'autres flux existent, notamment le flux de carbone organique
632 dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dis-
633 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)

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

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

636 Avec :

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

642 Dans les tourbières, les flux de CO_2 sont généralement les plus importants puis les
 643 flux de CH_4 et/ou de COD et enfin les flux de COP ([Worrall *et al.*, 2009; Koehler
 644 *et al.*, 2011](#)). Majoritairement réalisés dans des tourbières de haut-marais, les bilans
 645 de carbone présents dans la littérature montrent généralement des écosystèmes dont
 646 le bilan de carbone est compris entre 100 et $-100\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le
 647 stockage de carbone ($NECB > 0$) ne dépasse que peu de ces valeurs, le déstockage
 648 ($NECB < 0$) peut être beaucoup plus important avec des émissions de carbone de
 649 plus de $500\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone ont été faits dans les tourbières en
 650 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).

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

653 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

654 Mesure des flux de gaz

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

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

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

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

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

1.3. Objectifs du travail

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

700 Estimation des flux

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

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

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

⁷¹⁸ 1.3 Objectifs du travail

⁷¹⁹ Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la varia-
⁷²⁰ bilité spatio-temporelle des flux et d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La
⁷²¹ Guette, (ii) de préciser l'effet du niveau de la nappe sur les émissions lors de cycles
⁷²² de dessiccations réhumectations. Pour ce faire une approche axée sur l'observation et
⁷²³ l'expérimentation a été mise en oeuvre :

- ⁷²⁴ — Dans un premier temps, a été mis en place un suivi sur la tourbière de La
⁷²⁵ Guette permettant d'évaluer les flux et d'étudier leurs variations saisonnières et
⁷²⁶ spatiales sur l'ensemble de l'écosystème. Ces estimations de flux ont ensuite pu
⁷²⁷ être utilisées afin d'estimer le bilan de carbone de la tourbière.
- ⁷²⁸ — Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le
⁷²⁹ terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particu-
⁷³⁰ lièrement lors de cycles de dessiccation-réhumectations.
- ⁷³¹ — Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé
⁷³² afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO₂
⁷³³ entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de
⁷³⁴ la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.

735 CHAPITRE 2 _____

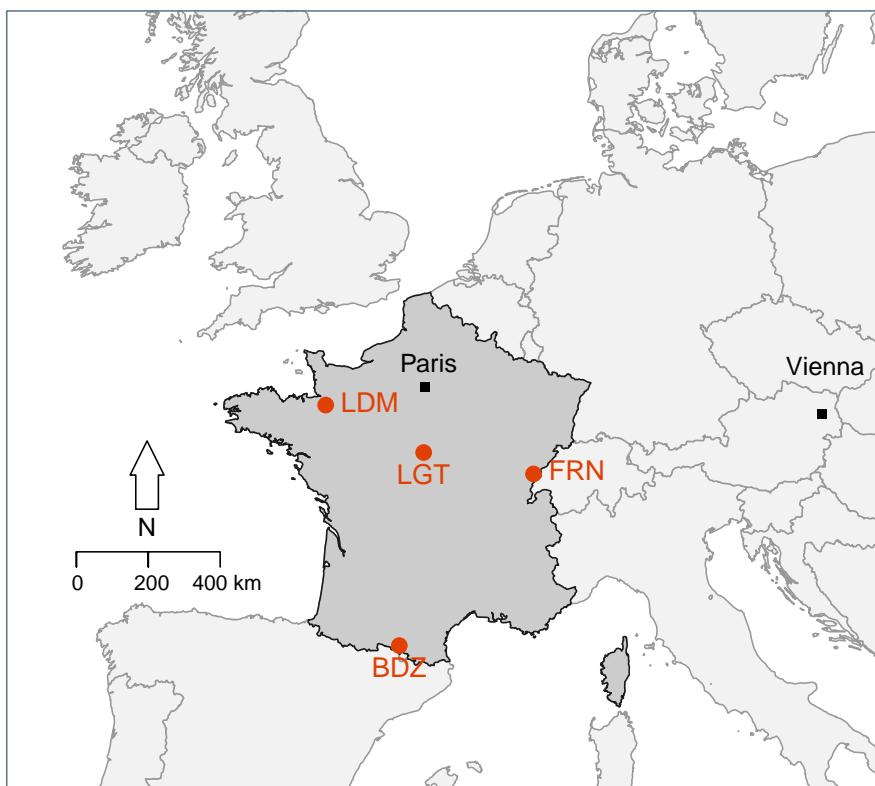
736 SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODOLOGIES EMPLOYÉES

737

738 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
739 2.2 Autres sites du service national d'observation	47
740 2.3 Mesures de flux de gaz	48
741 2.3.1 Les mesures de CO ₂	48
742 2.3.2 Les mesures de CH ₄	51
743 2.3.3 Le calcul des flux	52
744 2.4 Facteurs contrôlants	53
745 2.4.1 acquisitions automatisées	53
746 2.4.2 acquisitions manuelles	54
747	
748	
749	

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

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

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

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

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

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



(a) *Sphagnum – Eriophorum 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

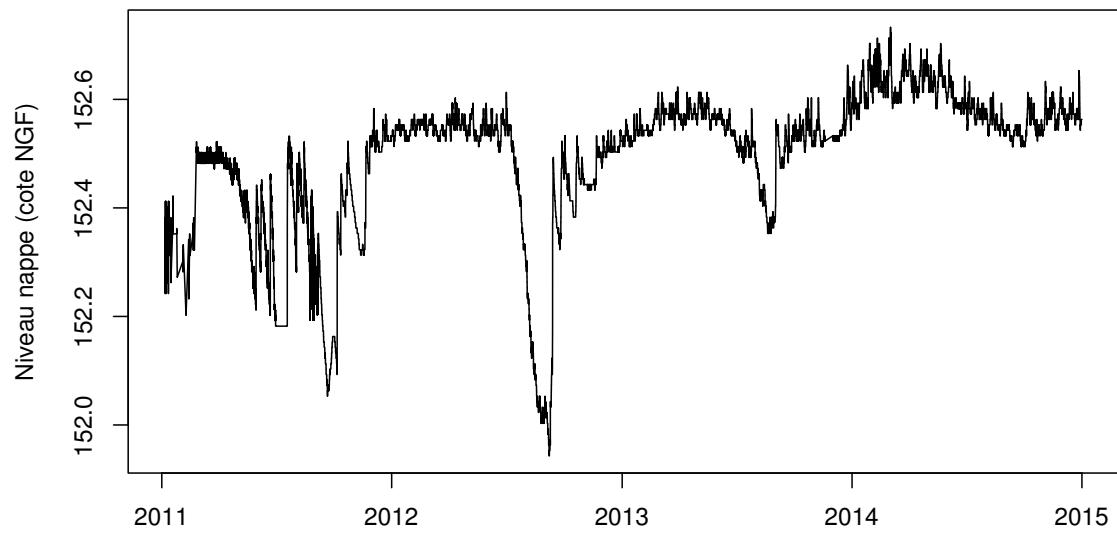


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014



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

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

809 2.2 Autres sites du service national d'obser- 810 vation

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

2.3. Mesures de flux de gaz

819 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.

824 2.3 Mesures de flux de gaz

825 2.3.1 Les mesures de CO₂

826 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).

834 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.

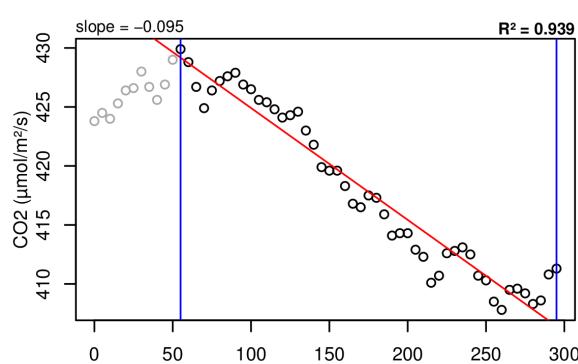
839 La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement léger, facilement transportable et permettant une mise en oeuvre sur l'ensemble du site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : 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

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

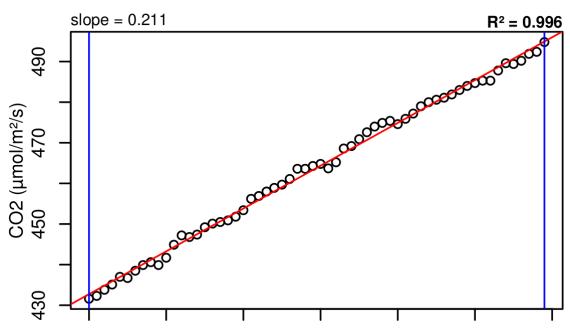
860 De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitables. D'abord le placement
861 de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-
862 bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphagnoles
863 gelées, recouvrant les bords de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

867 Au vu du volume de données acquises et souhaitant garder l'intérêt de mesures
868 manuelles, à savoir le contrôle humain des flux et des conditions de mesure, il a été
869 nécessaire de développer un outil de traitement facilitant le contrôle et le calcul des flux.
870 Ceci afin d'éviter de recourir à des seuils arbitraires (typiquement une valeur de R²)
871 pour le contrôle qualité des données, mais également de permettre une reproductibilité
872 et un traçage des modifications effectuées sur les données brutes. Ce travail est présenté
873 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

⁸⁷⁴ 2.3.2 Les mesures de CH₄

⁸⁷⁵ Les mesures de CH₄ ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires
⁸⁷⁶ à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l'exception de l'interface avec l'analyseur. En
⁸⁷⁷ effet la taille de ce dernier ne permettait pas de l'insérer directement dans la chambre
⁸⁷⁸ comme l'analyseur de CO₂. La méthode de la chambre dynamique fermée a donc été
⁸⁷⁹ utilisée pour réaliser ces mesures, elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le
⁸⁸⁰ CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en oeuvre d'un système de pompe pour transporter
⁸⁸¹ le gaz jusqu'à l'analyseur. L'instrument utilisé pour analyser la concentration en CH₄
⁸⁸² est le SPIRIT (SPectromètre Infra Rouge In-situ Troposphérique) (Figure 2.8).

⁸⁸³ Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectro-
⁸⁸⁴ métrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge
⁸⁸⁵ par des molécules. Pour une molécule, cette absorption est variable selon les longueurs
⁸⁸⁶ d'ondes permettant de la caractériser, son intensité étant fonction de la concentration
⁸⁸⁷ (Loi de Beer-Lambert) Cet instrument profite de l'expertise acquise par le laboratoire

2.3. Mesures de flux de gaz

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

908 2.3.3 Le calcul des flux

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

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

911 Avec :

912 F : le flux en µmol m⁻² s⁻¹

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

919 2.4 Facteurs contrôlants

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

925 2.4.1 acquisitions automatisées

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

2.4.2 acquisitions manuelles

⁹³⁶ Les variables acquises manuellement, spécifiques à chaque expérimentation, seront

⁹³⁸ détaillées dans leurs chapitres respectifs

939 CHAPITRE 3 _____

940 BILAN DE C DE LA TOURBIÈRE DE LA GUETTE

941

942 3.1 Introduction	56
943 3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
944 3.2.1 Méthodes de mesures	57
945 3.2.2 Variables élaborées utilisées	59
946 3.2.3 Variabilité saisonnière du bilan de C	60
947 3.2.4 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	64
948 3.2.5 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	66
949 3.3 Résultats	66
950 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière 951 de La Guette	66
952 3.3.2 Sélection des modèles	73
953 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle 954 de l'écosystème	80
955 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	87
956 3.4 Discussion	91
957 3.4.1 Variabilité saisonnière des flux à l'échelle de l'écosystème . . .	91
958 3.4.2 Variabilité spatiale des flux et du bilan de CO ₂	97
959 3.4.3 Représentativité locale du modèle	98

⁹⁶³ 3.1 Introduction

⁹⁶⁴ La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un bilan de carbone a été es-
⁹⁶⁵ timé, se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord comme par exemple en
⁹⁶⁶ Suède (Waddington et Roulet, 2000; Peichl *et al.*, 2014), en Finlande (Alm *et al.*, 1997),
⁹⁶⁷ au Canada (Trudeau *et al.*, 2014). Les tourbières situées plus au sud ont fait l'objet de
⁹⁶⁸ rare estimation de bilan (e.g. tourbière du Jura français par Bortoluzzi *et al.* (2006)).
⁹⁶⁹ L'étude de ces écosystèmes présent à la limite sud de leur extension est importante car
⁹⁷⁰ ils expérimentent des conditions plus extrêmes que les autres qui sans être identiques,
⁹⁷¹ peuvent se rapprocher de celles que subiront d'autres écosystèmes tourbeux suite au
⁹⁷² réchauffement climatique. Par ailleurs, concernant la tourbière de La Guette, ce site est
⁹⁷³ représentatif d'une grande partie des tourbières dans les perturbations qu'elle subie :
⁹⁷⁴ son drainage et son envahissement par une végétation vasculaire (Les caractéristiques
⁹⁷⁵ du site sont détaillées dans le chapitre 2). Le premier objectif de ce chapitre est donc
⁹⁷⁶ d'établir le bilan de C de la tourbière de La Guette. Le second objectif est de ca-
⁹⁷⁷ ractériser la variabilité spatiale de ces flux de GES à travers ce bilan de C. En effet
⁹⁷⁸ les tourbières sont des écosystèmes avec des conditions environnementales qui peuvent
⁹⁷⁹ varier dans l'espace. Par exemple le niveau de la nappe, à cause de variation micro-
⁹⁸⁰ topographique peut être plus ou moins élevé, immerger la surface du sol avec des zones
⁹⁸¹ d'eau libre ou au contraire être quelques dizaines de centimètres sous la surface du sol.
⁹⁸² La conséquence de ces variations, est l'existence de micro-environnements différents
⁹⁸³ qui abritent des communautés végétales et microbiennes différentes. Finalement ces
⁹⁸⁴ conditions environnementales contrôlant les flux, ceux-ci varient également. Estimer
⁹⁸⁵ ces variations est donc nécessaire afin de préciser dans quelle mesure elles influent sur
⁹⁸⁶ le bilan de C.

3.2 Procédure expérimentale et analytique

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

3.2.1 Méthodes de mesures

En juin 2011, 20 placettes ont été installées¹ selon un échantillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette (Figure 3.1). La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en étant assuré d'avoir une représentativité spatiale du site homogène. Les placettes, délimitées par des piquets, occupaient une surface de 4 m² (2×2 m). Usuellement les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Ceci a l'avantage de permettre une distinction fine des capacités sources/puits mais a l'inconvénient du placement proche des embases les unes des autres limitant la représentativité spatiale des mesures. Elles peuvent également être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais *versus* bas-marais, ou réhabilité *versus* non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale, la taille du site le permettant, il a donc été décidé de positionner des placettes sur l'ensemble du

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

3.2. Procédure expérimentale et analytique



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

site. Sur ces placettes ont été réalisées un certain nombre de mesure de **flux de gaz** et de **facteurs contrôlant**.

Mesures des flux de gaz

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

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

1025 l'instrument SPIRIT. Il est lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux
1026 et nécessite entre chaque déplacement un temps de mise en marche/arrêt important :
1027 plus de 30 min. Les mesures se sont donc limitées aux placettes accessibles depuis le
1028 ponton (Figure 3.1).

1029 **Mesures des facteurs contrôlant**

1030 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
1031 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
1032 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
1033 le niveau de la nappe d'eau. La pression atmosphérique est mesurée au début et à la
1034 fin des mesures de flux. Le PAR est mesuré au début et à la fin des mesures de l'ENE.
1035 Le recouvrement de végétation est estimé à l'œil. Des prélèvements d'eau ont été ef-
1036 fectués chaque mois pour mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le
1037 terrain après les mesures de flux). Les échantillons ont été congelés pour la mesure
1038 ultérieure de la concentration en carbone organique dissout. L'ensemble de ces mesures
1039 nécessitant d'accéder aux placettes régulièrement, des planches de bois ont été utilisées
1040 comme pontons mobiles pour limiter les perturbations. La dispersion des placettes sur
1041 l'ensemble du site a rendu impossible une installation plus permanente.

1042 Les mesures automatiquement acquise via une station météo Campbell® sont la
1043 température de l'air, température de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm de profondeur,
1044 vitesse et direction du vent, humidité relative de l'air, rayonnement solaire, pression
1045 atmosphérique.

1046 **3.2.2 Variables élaborées utilisées**

1047 Les mesures de recouvrement de la végétation ont été sommées par strate végétale.
1048 On utilisera donc RSM, RSA, RSH pour distinguer les recouvrements respectif de
1049 la strate muscinale (*Sphagnum spp.*), arbustive (*Erica tetralix* et *Calluna vulgaris*),
1050 et herbacée (*Molinia caerulea* et *Eriophorum angustifolium*). Un indice de végétation,
1051 représentant la quantité de végétation présente dans une embase est également calculé

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1052 de la façon suivante :

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

1053 Avec :

- 1054 — $\sum R_{max}$ La somme des recouvrements maximum par strates.
 - 1055 — RSM le recouvrement de la strate muscinale
 - 1056 — RSA le recouvrement de la strate arbustive
 - 1057 — RSH le recouvrement le la strate herbacée
- 1058 Le niveau de nappe est composé de deux mesures, l'une du haut du piézomètre
1059 jusqu'au niveau de la nappe et l'autre du haut du pièzomètre jusqu'à la surface du sol.
1060 Par la suite, et en l'absence de précisions, le niveau de nappe se réfère à la différence
1061 entre ces deux mesures et donc à la distance entre la surface du sol et le niveau de la
1062 nappe (Négative sous la surface du sol et inversement).

1063 3.2.3 Variabilité saisonnière du bilan de C

1064 L'estimation du bilan de carbone se fait en trois étapes. La première consiste à éta-
1065 blir des relations empiriques entre les flux et un ou plusieurs facteurs contrôlant. C'est
1066 la phase de **calibration**. La seconde, l'**évaluation/validation**, teste la pertinence de
1067 ces relations sur un jeu de données indépendantes. La troisième étape, l'**interpolation**,
1068 utilise ces relations empiriques pour intégrer dans le temps les mesures ponctuelles sur
1069 l'ensemble des deux années de mesure. La chronique ainsi reconstituée permettant en-
1070 suite d'estimer les quantités de carbone annuelles déplacées via des différents flux et
1071 d'en calculer leur bilan.

1072 Calibration

1073 Pour estimer le bilan de carbone du site il est donc nécessaire d'établir des mo-
1074 dèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées
1075 à haute fréquence (par exemple entre la respiration de l'écosystème et la température

1076 de l'air). Pour établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées
 1077 par campagne de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de
 1078 la variabilité spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les rela-
 1079 tions entre flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux, notamment
 1080 en réalisant une analyse en composante principale (ACP). Cette analyse permet de
 1081 déterminer quels sont les relations entre les variables et plus particulièrement quelles
 1082 sont celles qui influent le plus sur les flux de GES. Le nombre de données acquises pour
 1083 le CO₂ et le CH₄ étant différent, une ACP a été réalisée pour chacun de ses gaz. Une
 1084 fois le facteur de contrôle prépondérant d'un gaz établi, grâce à l'ACP et à la littéra-
 1085 ture, une relation empirique est établie entre les deux. La forme de cette relation et la
 1086 littérature conditionne ensuite les équations testées. Elles sont évaluées à l'aide du co-
 1087 efficient de détermination (R^2) et de la racine carré de l'erreur quadratique normalisée
 1088 (*Normalised Root Mean Square Error*, NRMSE). Le R^2 est utilisé comme indicateur de
 1089 la proportion de la variabilité des données expliquée par le modèle, sa valeur est com-
 1090 prise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisés
 1091 comme indicateur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées. Les
 1092 résidus ² sont également étudiés dans le but d'éviter un biais ou une hétéroscédasticité ³
 1093 dans les données (Figure 3.2).

1094 Puis les résidus de ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des fac-
 1095 teurs de contrôle restant. Dans le cas où une tendance est visible avec l'un d'entre eux,
 1096 le facteur est ajouté (**Réf needed**). En plus des indicateurs précédent, la pertinence
 1097 de l'ajout d'un paramètre est évalué à l'aide du critère d'information d'Akaike (*Akaike*
 1098 *Information Criterion*, AIC). L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un
 1099 paramètre sur la représentation des données par le modèle.

Remarque : La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain.

1100 Cependant afin d'établir le bilan de carbone tout en gardant une discrimi-
 nation entre les flux entrants et sortants de l'écosystème la RE et la PPB
 (obtenue grâce à l'équation PPB = ENE - RE) ont été estimés séparément.

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

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

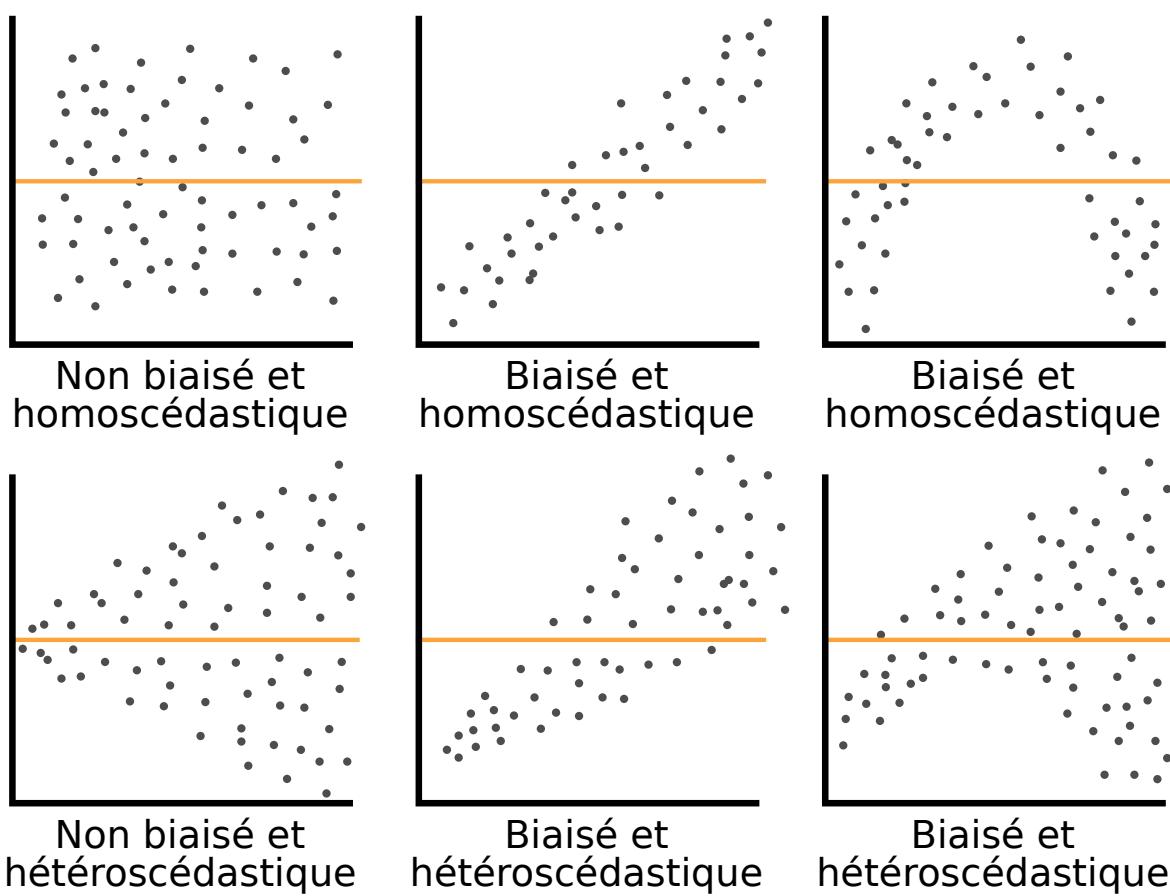


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : <https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/>

1101 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles
1102 de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à
1103 la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus forte. Concernant la respiration
1104 de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La tem-
1105 pérature la plus utilisée est la température du sol à -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014).
1106 La température de l'air et la température du sol à -10 cm sont aussi régulièrement
1107 utilisées (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Kim et Verma, 1992). Cette profondeur, -5 cm, est
1108 régulièrement utilisée car c'est dans la tourbe, proche de la surface que la respiration
1109 du sol est la plus importante. (**Réf needed**) C'est également à des profondeurs rela-
1110 tivement faibles que se situent la majorité des racines (**Réf needed**). La respiration
1111 liée aux racines (autotrophe et hétérotrophe stimulée par les exsudats racinaires) peut
1112 contribuer à la respiration de l'écosystème pour 35 à 60 % (Silvola *et al.*, 1996; Crow et
1113 Wieder, 2005). La RE est estimée directement à partir des données acquises moyennées
1114 en partant de la température connue pour contrôler une grande partie de ce flux. Les
1115 modèles les plus fréquemment utilisés (linéaire, exponentiel, arrhénius) ont été testés.

1116 Pas de consensus émerge de la littérature quant aux facteurs contrôlant les émissions
1117 de CH₄. La température, (Alm *et al.*, 1999; Bubier *et al.*, 1995), le niveau de la nappe
1118 (Bubier *et al.*, 1993) et/ou la végétation (Bortoluzzi *et al.*, 2006) peuvent être utilisés
1119 isolément ou conjointement.

1120 Évaluation/validation

1121 Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles
1122 ont été évalués à l'aide de données indépendantes issues d'une autre expérimentation
1123 réalisée sur le même site en 2014. Les méthodes de mesures des flux sont strictement
1124 identiques à celles utilisées pour établir le bilan de carbone. En revanche le position-
1125 nement des placettes est beaucoup plus classique : proches les unes des autres, et avec
1126 différents traitements. Afin de pouvoir les comparer, seule les placettes de contrôles,
1127 (n'ayant donc subie aucune manipulation) de cette expérimentation seront utilisées soit
1128 4 placettes dans une station en amont et 4 en aval de la tourbière de La Guette (plus

3.2. Procédure expérimentale et analytique

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.

1133 **Interpolation**

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

1143 **3.2.4 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone**

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

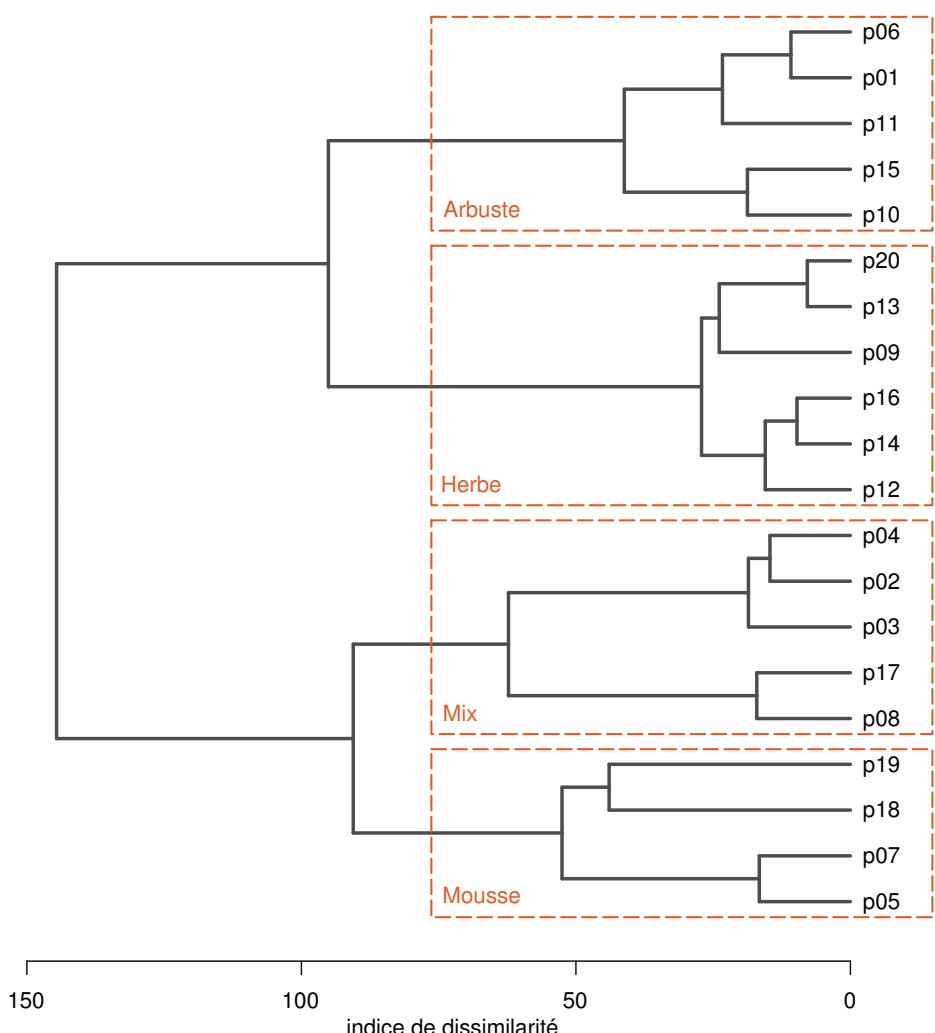


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

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

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

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

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

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

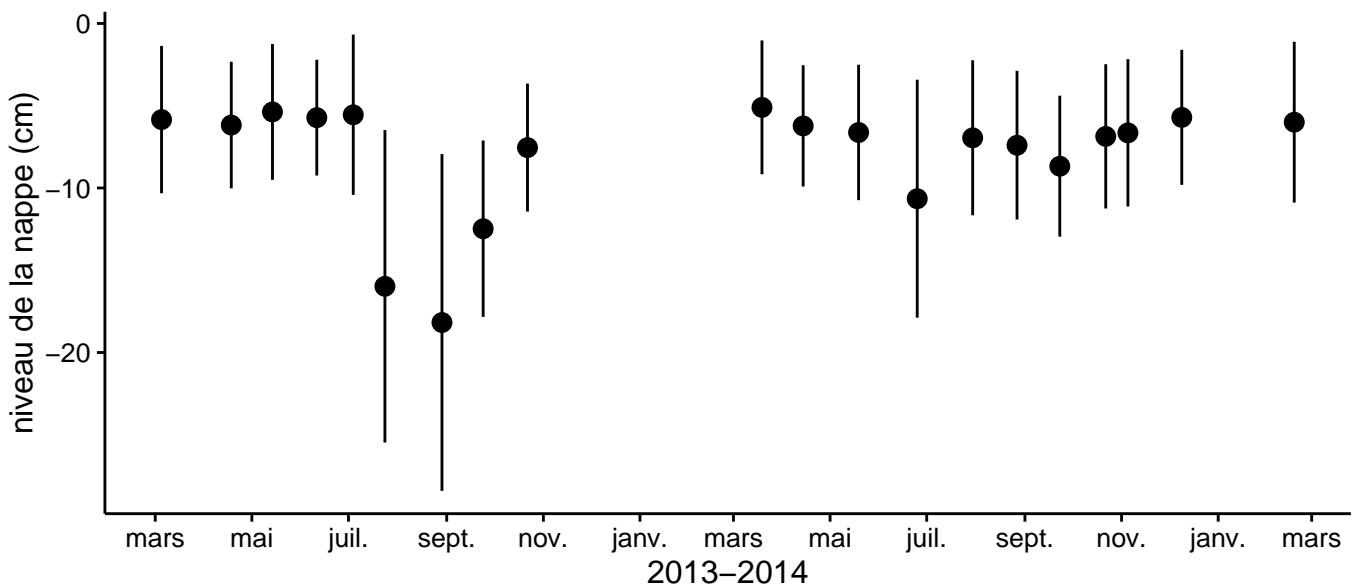


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015). Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol.

1184 avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8$ cm respectivement pour 2013 et 2014. Ces observations
 1185 sont cohérentes avec les mesures haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage
 1186 particulièrement haut de ces 2 années vis-à-vis des précédentes.

1187 La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière
 1188 cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la
 1189 température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une
 1190 diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.5)

1191 La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre 35 and $55 \mu\text{S m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (fi-
 1192 gure 3.6–A). En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre
 1193 4 et 5 (figure 3.6–B). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du
 1194 site . La concentration en carbone organique dissout présente dans l'eau de la tourbière
 1195 est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L^{-1} (figure 3.6–C).

1196 Les flux de carbone

1197 L'ensemble des mesures de CO_2 s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant
 1198 de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompue suite à des problèmes
 1199 techniques. Les deux saisons de végétation, ont pu être mesurées dans leur ensemble,

3.3. Résultats

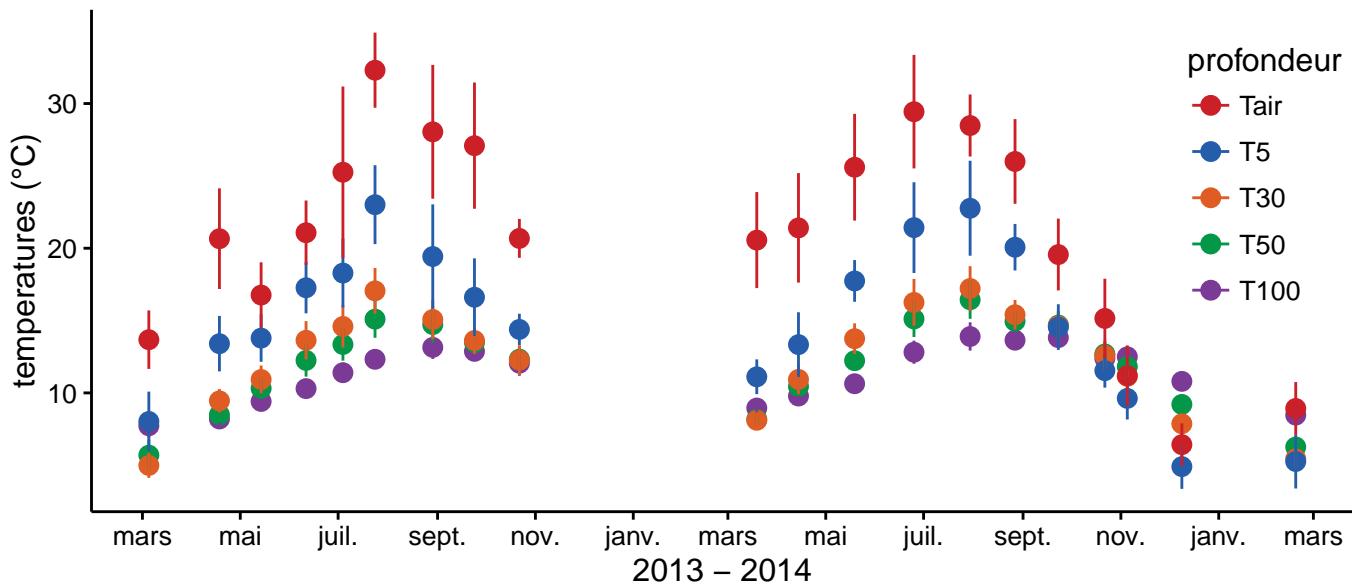


FIGURE 3.5 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5 , -30 , -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

1200 permettant d'avoir un jeu de données représentatif sur le fonctionnement de l'écosys-
1201 tème.

1202 En 2013, les valeurs de la PPB (flux de CO_2 entrant dans l'écosystème) augmentent
1203 au printemps et une partie de l'été avec un maximum de $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1204 atteint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.7-A). En 2014 la PPB
1205 maximale est atteinte en juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus tôt
1206 que l'année précédente. Puis pendant l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à
1207 être proche de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1208 en 2013 et de $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014 (Figure 3.7-A).

1209 La RE (flux de CO_2 sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le prin-
1210 temps et une partie de l'été (Figure 3.7-B). Elle atteint un maximum de $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1211 en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus
1212 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
1213 des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,
1214 ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.7-
1215 B).

1216 Concernant l'ENE (bilan des flux de CO_2 entrant et sortant), elle augmente en 2013

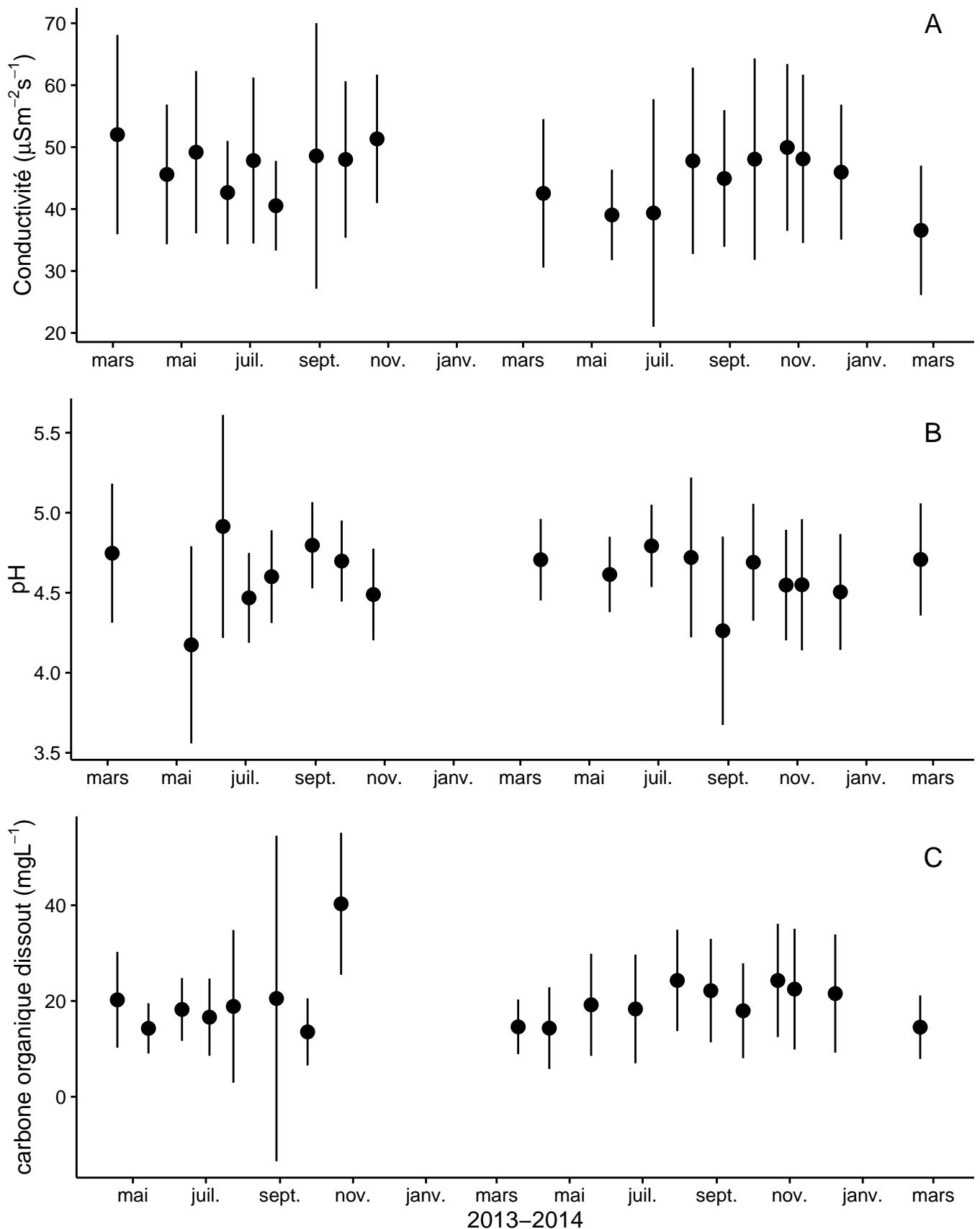


FIGURE 3.6 – Cinétique de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

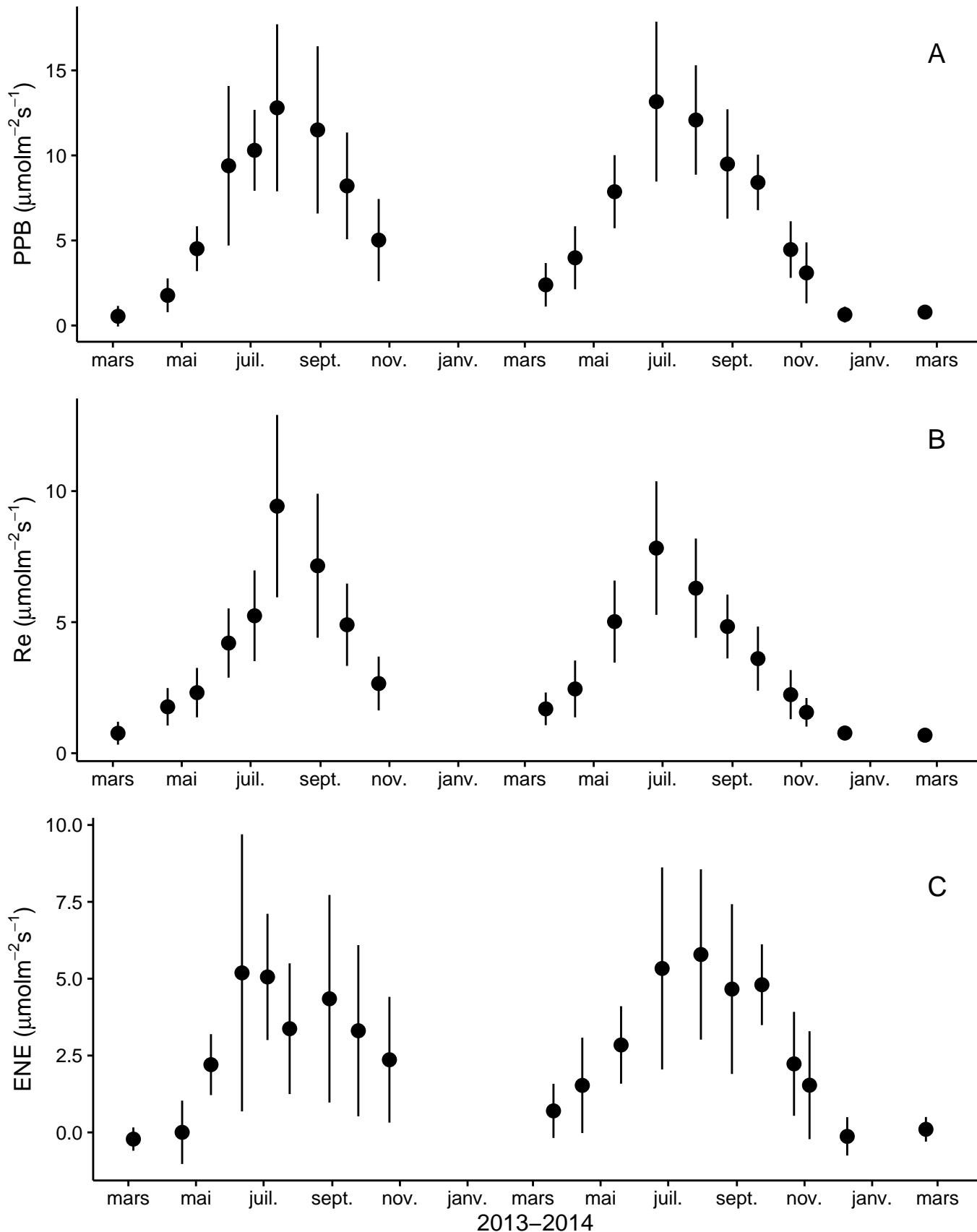


FIGURE 3.7 – Cinétique du niveau de la PPB (A), de la RE (B) et de l'ENE (C) pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

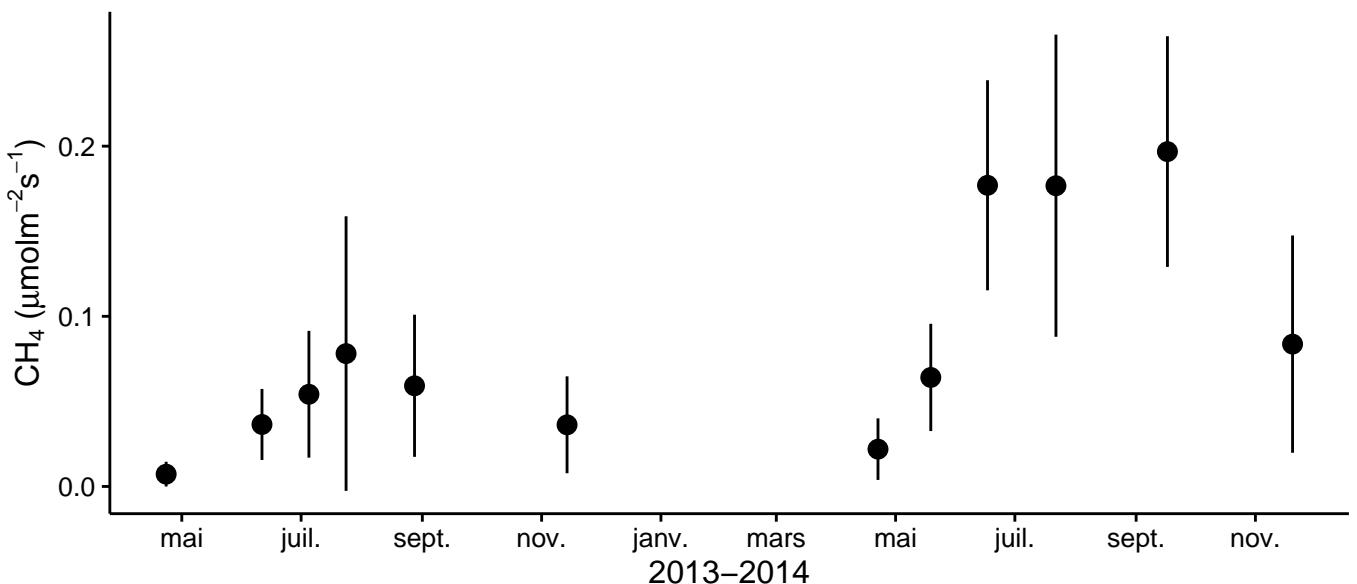


FIGURE 3.8 – Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1217 jusque $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, avec un maximum en juin, avant de diminuer jusqu'à
 1218 la fin de l'année. Cependant, cette baisse est moins uniforme que celle des deux flux
 1219 précédents, avec notamment une augmentation de l'ENE entre juillet et août 2013.
 1220 Ceci étant, il faut également noter les valeurs importantes de la déviation standard
 1221 particulièrement en juin et en août. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet
 1222 avec $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant qu'elle ne décroisse. Cette baisse est cependant plus
 1223 homogène qu'en 2013. les moyennes de l'ENE en 2013 et 2014 sont très proche et sont
 1224 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 3.7–C).
 1225 À noter également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente avec
 1226 les valeurs mesurées.

1227 Les flux de CH₄ comme ceux du CO₂ montre une variabilité saisonnière importante.
 1228 Cependant les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux
 1229 mesurés pour le CO₂ (Figure 3.8). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de
 1230 CH₄ mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants
 1231 qu'en 2014 avec $0,04 \pm 0,03$ contre $0,10 \pm 0,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et avec des maximum de
 1232 0,078 et $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement.

3.3. Résultats

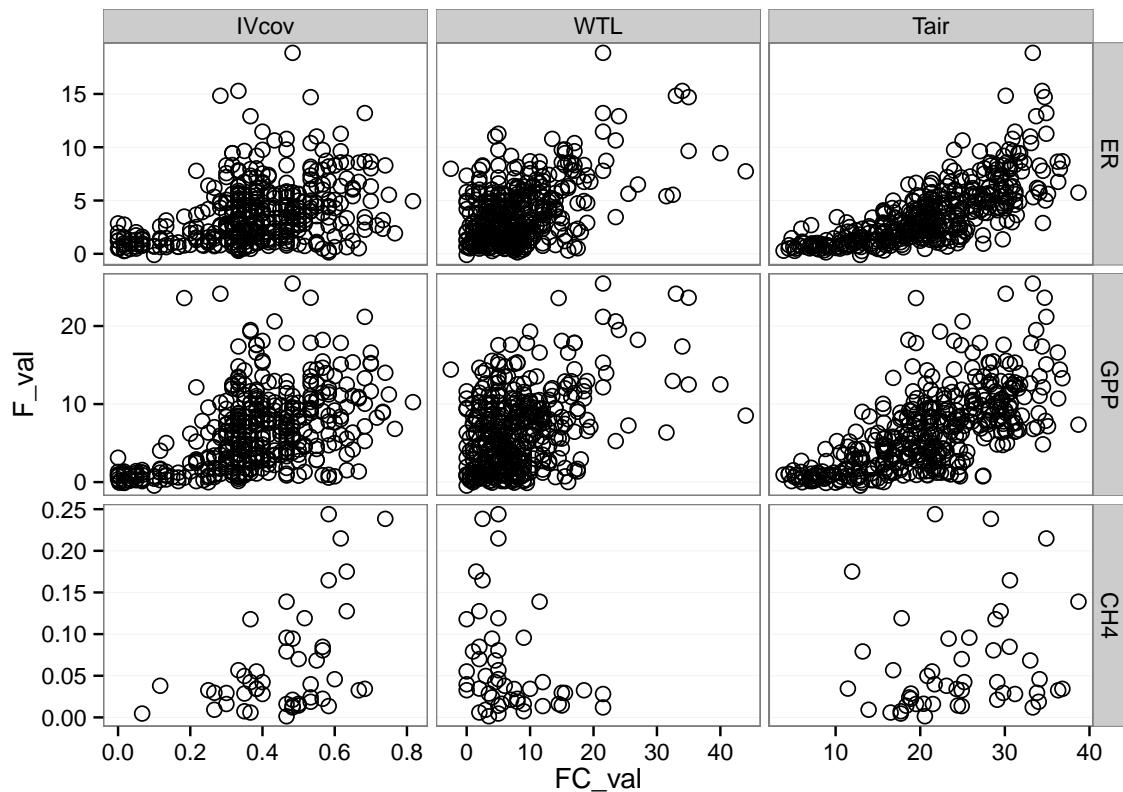


FIGURE 3.9 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

1233 **Les relations flux gazeux et facteurs contrôlant**

1234 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant
1235 les deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre
1236 les flux et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄
1237 (Figure 3.9). La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température
1238 de l'air, et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins
1239 claires, particulièrement pour la RE (Figure 3.9). Le CH₄ quant à lui ne présente pas
1240 de relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis-
1241 à-vis de l'indice de végétation (Figure 3.9). (**CH₄ et Température dans la tourbe ?**)

₁₂₄₂ **3.3.2 Sélection des modèles**

₁₂₄₃ **La Production Primaire Brute**

₁₂₄₄ L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le
₁₂₄₅ potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière
₁₂₄₆ saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et
₁₂₄₇ a été déterminé en utilisant l'équation de ([June et al., 2004](#)) qui relie la vitesse de
₁₂₄₈ transport des électrons photosynthétiques à lumière saturante à la température :

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

₁₂₄₉ Avec :

- ₁₂₅₀ — a la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante
- ₁₂₅₁ — b la température optimale pour ce transport
- ₁₂₅₂ — c la différence de température à laquelle à laquelle PPBsat vaut e^{-1} de sa valeur
₁₂₅₃ à la température optimale

₁₂₅₄ À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en
₁₂₅₅ compte la luminosité. On utilise l'équation 3.4 proposée par ([Bubier et al., 1998](#)) et
₁₂₅₆ régulièrement et majoritairement utilisée ([Bortoluzzi et al., 2006; Worrall et al., 2009](#)) :

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

₁₂₅₇ L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable
₁₂₅₈ explicative de la PPBsat, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une
₁₂₅₉ erreur standard de l'estimation de 32 % (Figure 3.10-a). Les résidus de ce modèle se ré-
₁₂₆₀ partissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.10-b). Corrélés avec
₁₂₆₁ l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.10-
₁₂₆₂ c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une
₁₂₆₃ dispersion des points plus importante (Figure 3.10-d). Par contre aucune tendance par-
₁₂₆₄ ticulière n'est visible vis-à-vis du niveau de la nappe (Figure 3.10-e) Le recouvrement

3.3. Résultats

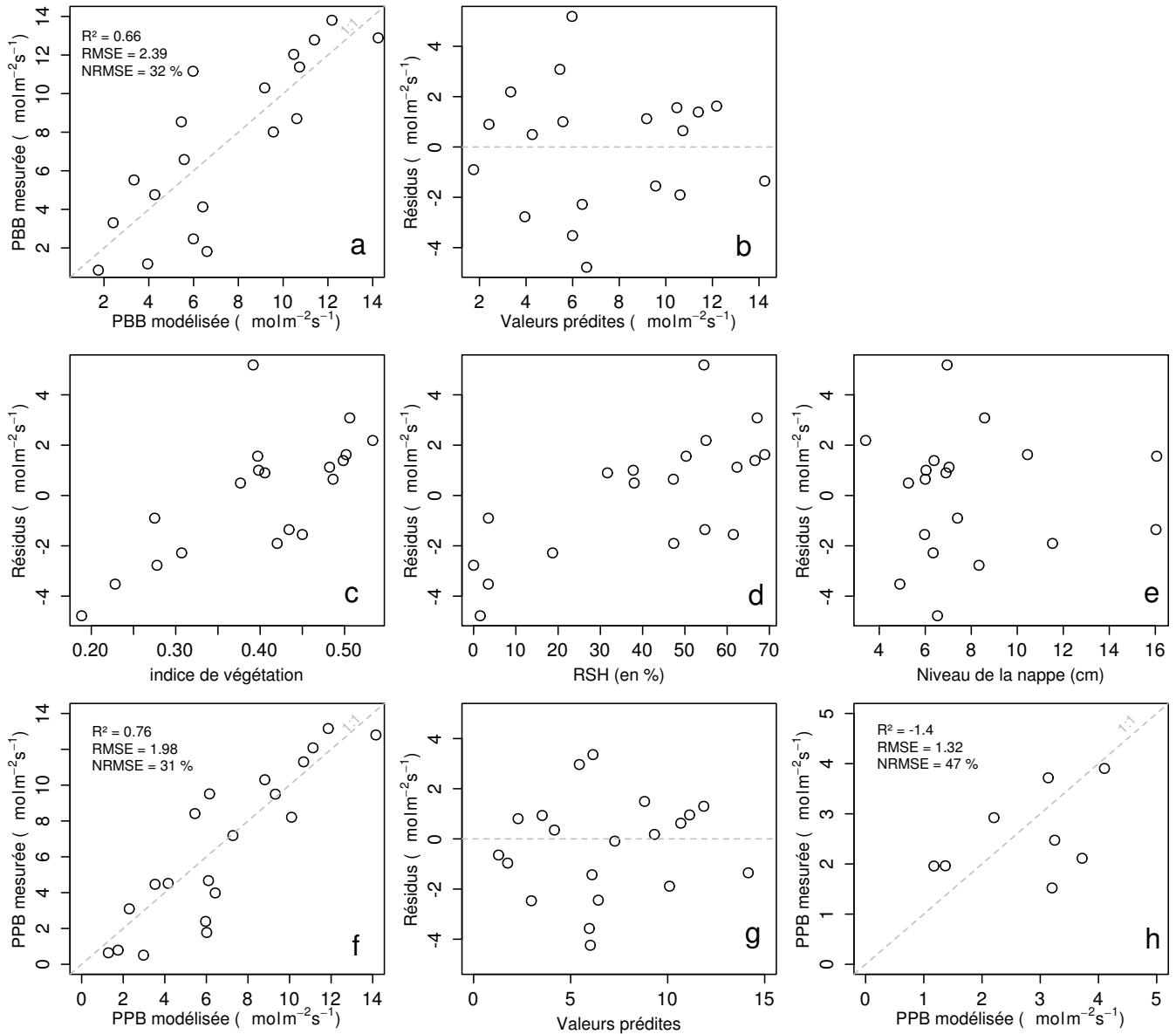


FIGURE 3.10 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3

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 3.10-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.10-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests montre une erreur standard de l'estimation plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.10-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 3.11-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 3.11-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

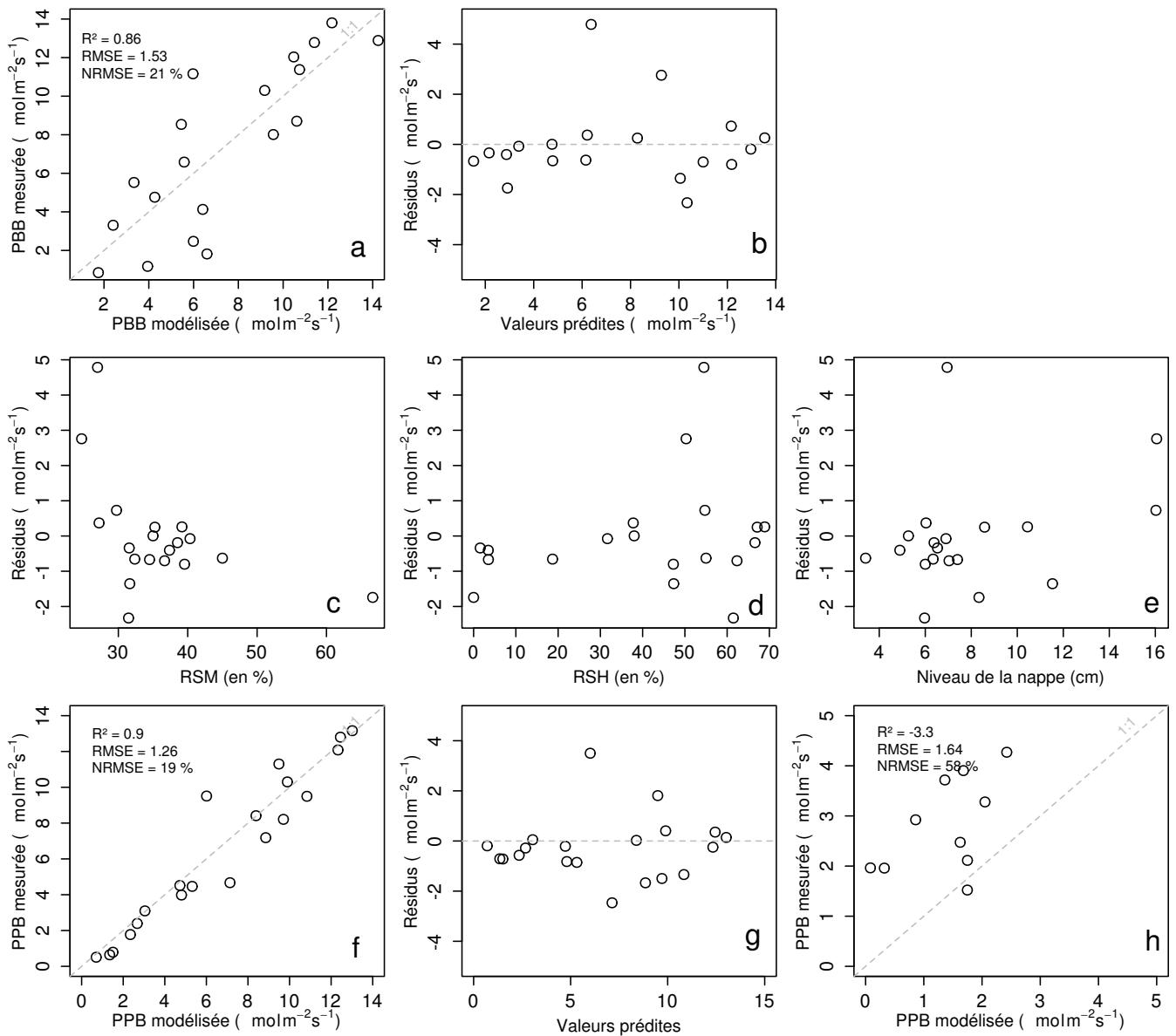


FIGURE 3.11 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.5

1292 mètres de l'équation. Dans la suite du texte le modèle permettant d'estimer la PPB à
1293 partir des équations 3.3 et 3.4 sera nommé PPB-1 et celui utilisant les équations 3.5 et
1294 3.4 sera nommée PPB-2.

1295 La Respiration de l'Écosystème

1296 L'estimation de la RE s'effectue avec l'équation :

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

1297 La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 %
1298 des variations de la respiration de l'écosystème avec une erreur standard de 18 % (Fi-
1299 gure 3.12-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon non-biaisée, pas
1300 de tendance dans le nuage de point (Figure 3.12-b). L'évaluation de ce modèle montre
1301 une erreur standard de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées.
1302 Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et
1303 l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. Très souvent
1304 utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proche mais moins bons notam-
1305 ment avec une hétéroscédasticité des résidus (**Fig Annexe ?** nope : M&M). On adapte
1306 l'équation 3.6 pour intégrer le signal de végétation :

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

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

1307 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.12-a,b et
1308 3.12-d,e respectivement. Dans les deux cas, l'erreur diminue pour avoisiner 13 %, avec
1309 des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations
1310 montre cependant des différences : D'un côté l'équation 3.7 ne permet pas de diminuer
1311 l'erreur standard qui vaut 34 %, et est donc très proche des 35 % calculé pour l'évalua-
1312 tion du modèle n'intégrant pas la végétation. De l'autre l'évaluation de l'équation 3.8

3.3. Résultats

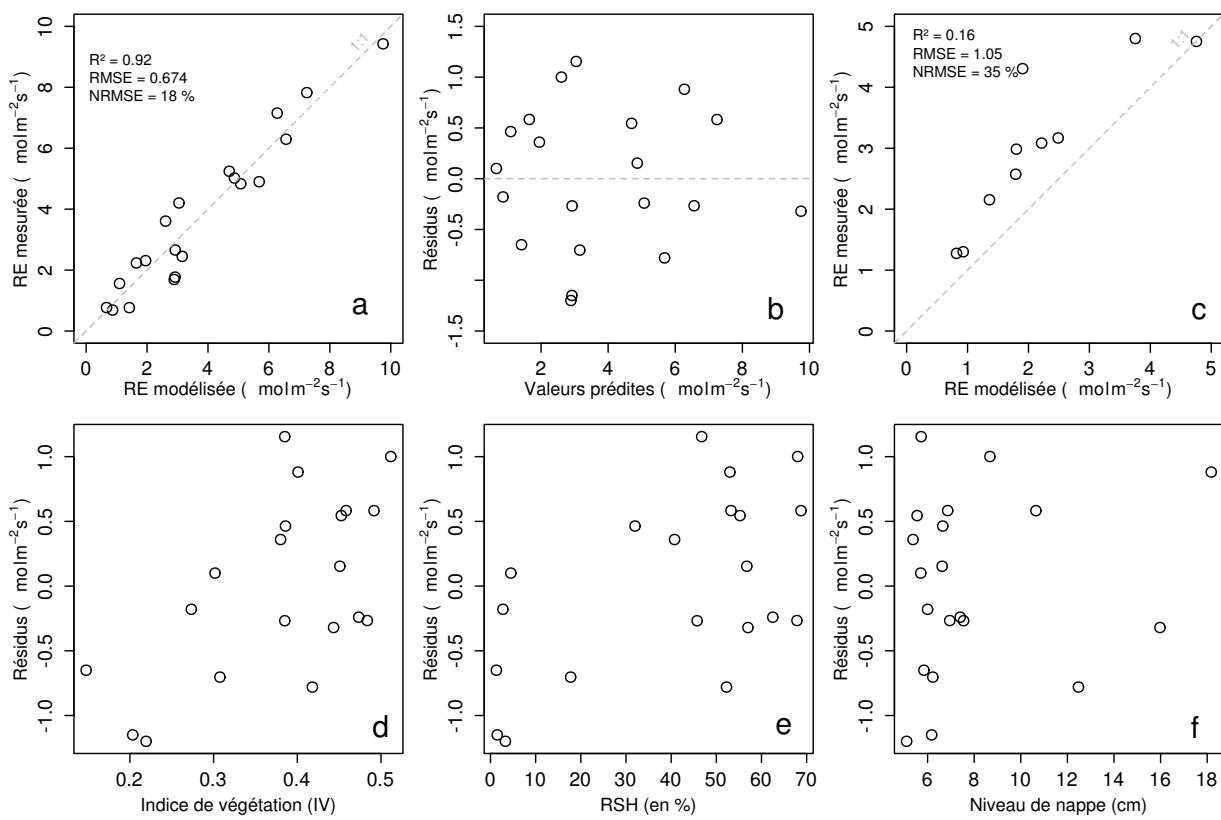


FIGURE 3.12 – RE modèles avec Tair

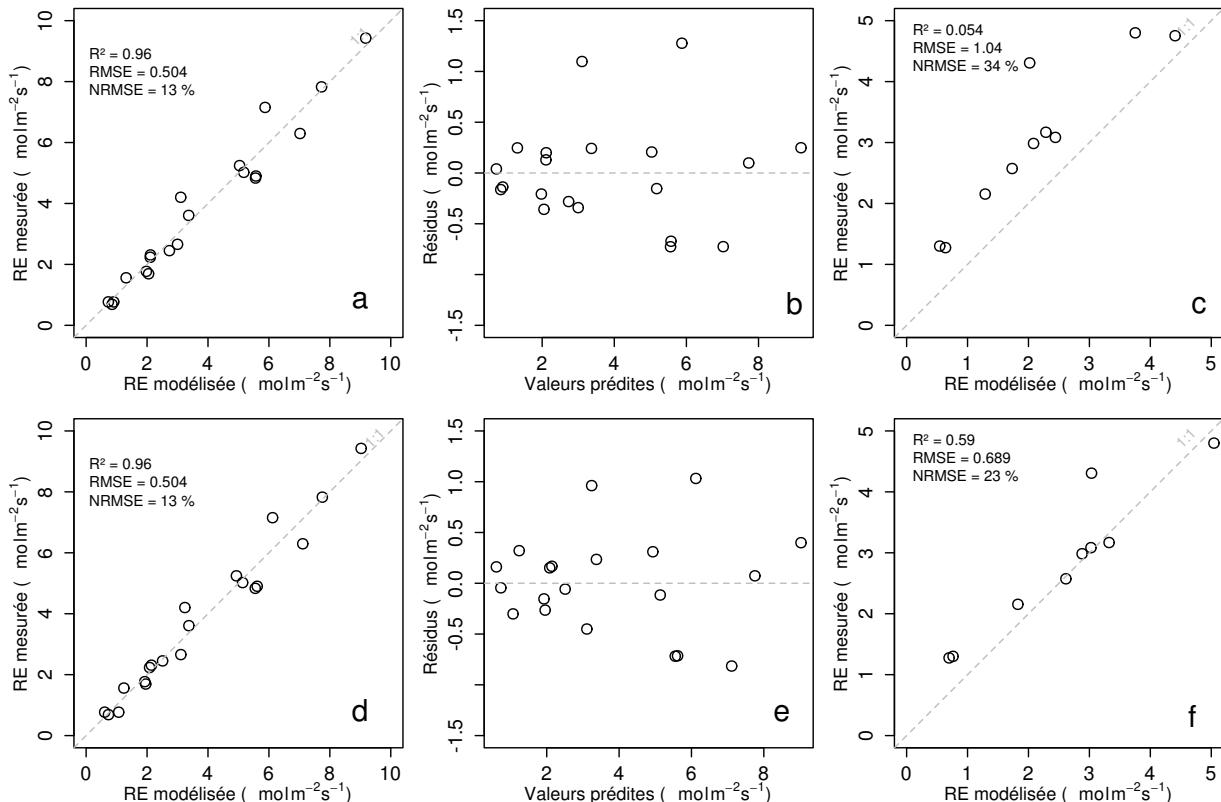


FIGURE 3.13 – RE modèles avec Tair

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.

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 (Figure 3.9). Le CH₄ ne montre pas de tendance à augmenter de façon exponentielle avec la température de l'air. Cependant cette relation se renforce d'autant plus que l'on utilise des températures mesurées à forte profondeur (Figure 3.14). Souvent utilisée les températures proches du niveau de nappe on des R² inférieur à 0,50. Au delà, les R² sont supérieurs à 0,50, mais l'ensemble des placettes n'est plus représenté, certaines placettes n'ayant pas une épaisseur de tourbe supérieure ou égale à 30 cm. Le CH₄ ne montre pas de relation particulière avec le niveau de la nappe. Les relations CH₄ et végétation ont donc été modélisées avec :

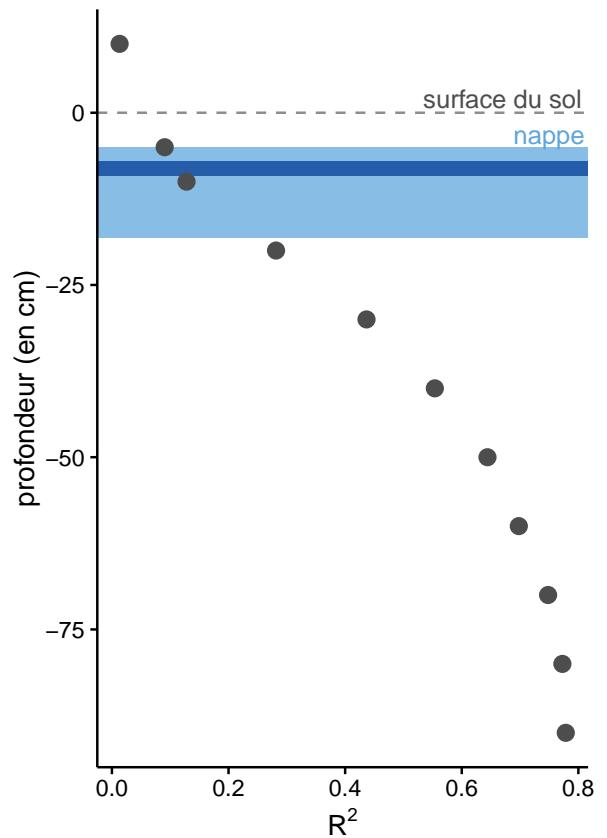


FIGURE 3.14 – Évolution du R² de l'équation $F_{CH_4} = a * \exp(b * Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveaux moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.

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

Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-

3.3. Résultats

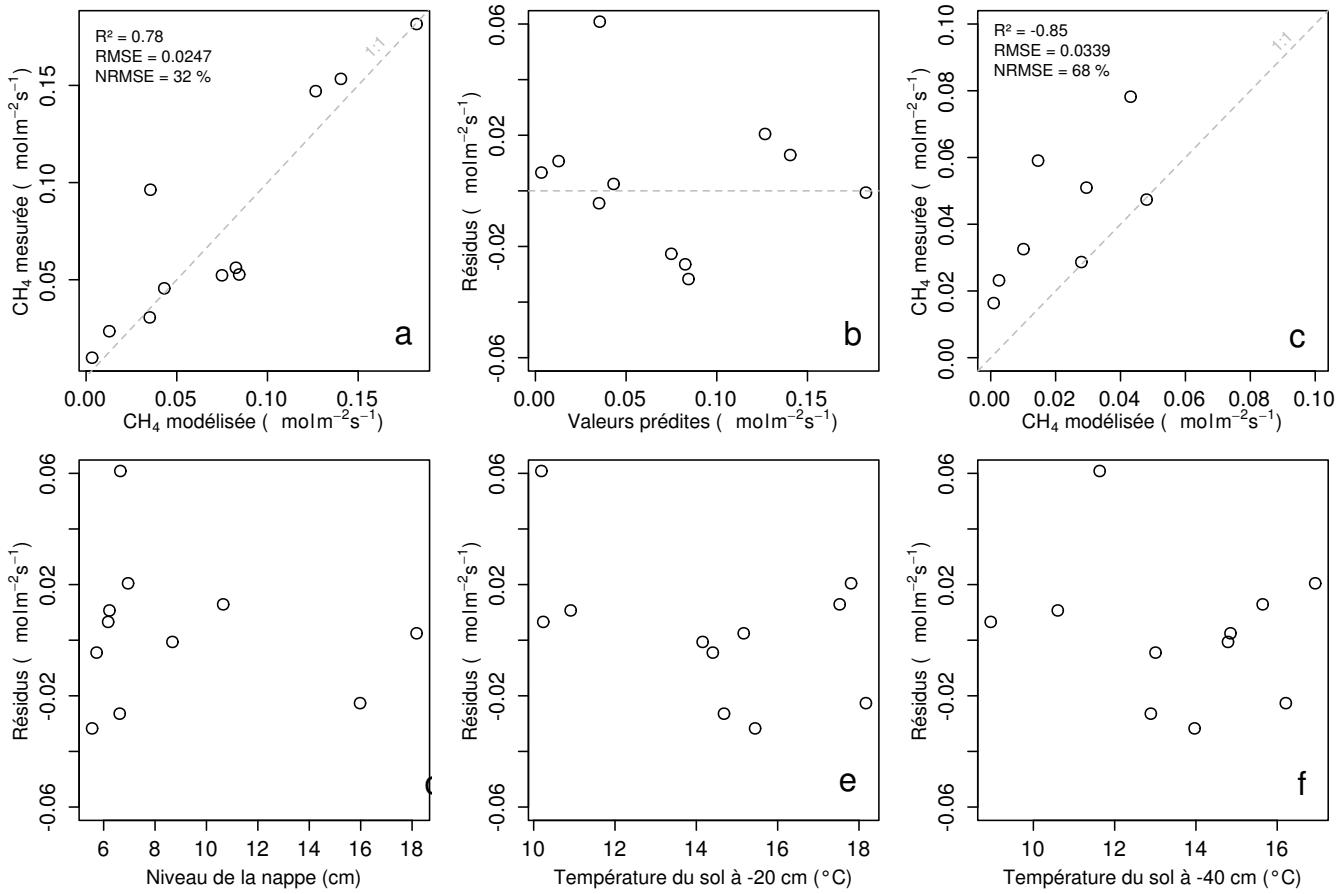


FIGURE 3.15 – CH₄ modèle H

1339 figure 3.15), il explique 78 % de la variabilité du CH₄ avec une erreur standard de 32 %.

1340 Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équation et les facteurs

1341 contrôlant mesurés. L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer

1342 les flux de CH₄ et une erreur standard qui double par rapport à la phase de calibration

1343 en atteignant 68 %. Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.9 est

1344 visible dans le tableau 3.1 sous le nom FCH4.

1345 Le COD

1346 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle

1347 de l'écosystème

1348 L'interpolation des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de

1349 celle mesurée sur le terrain (Figure 3.16). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie

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

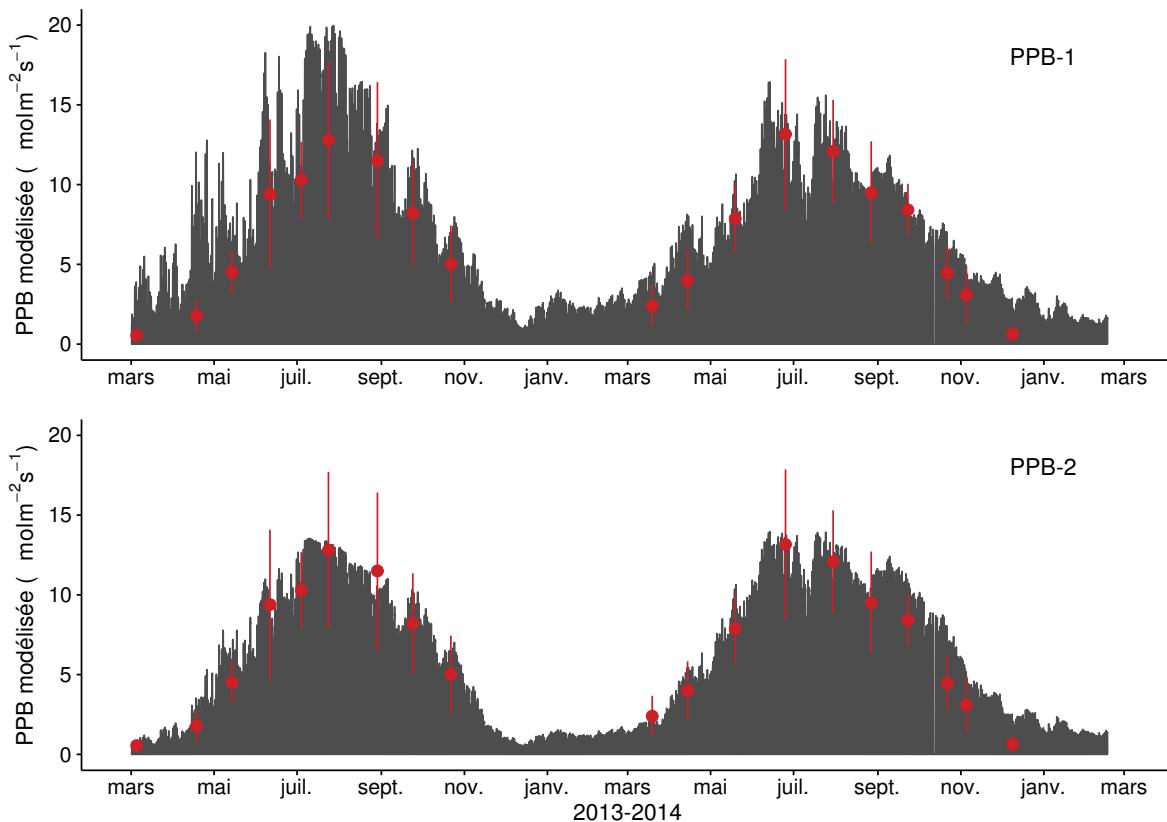


FIGURE 3.16 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

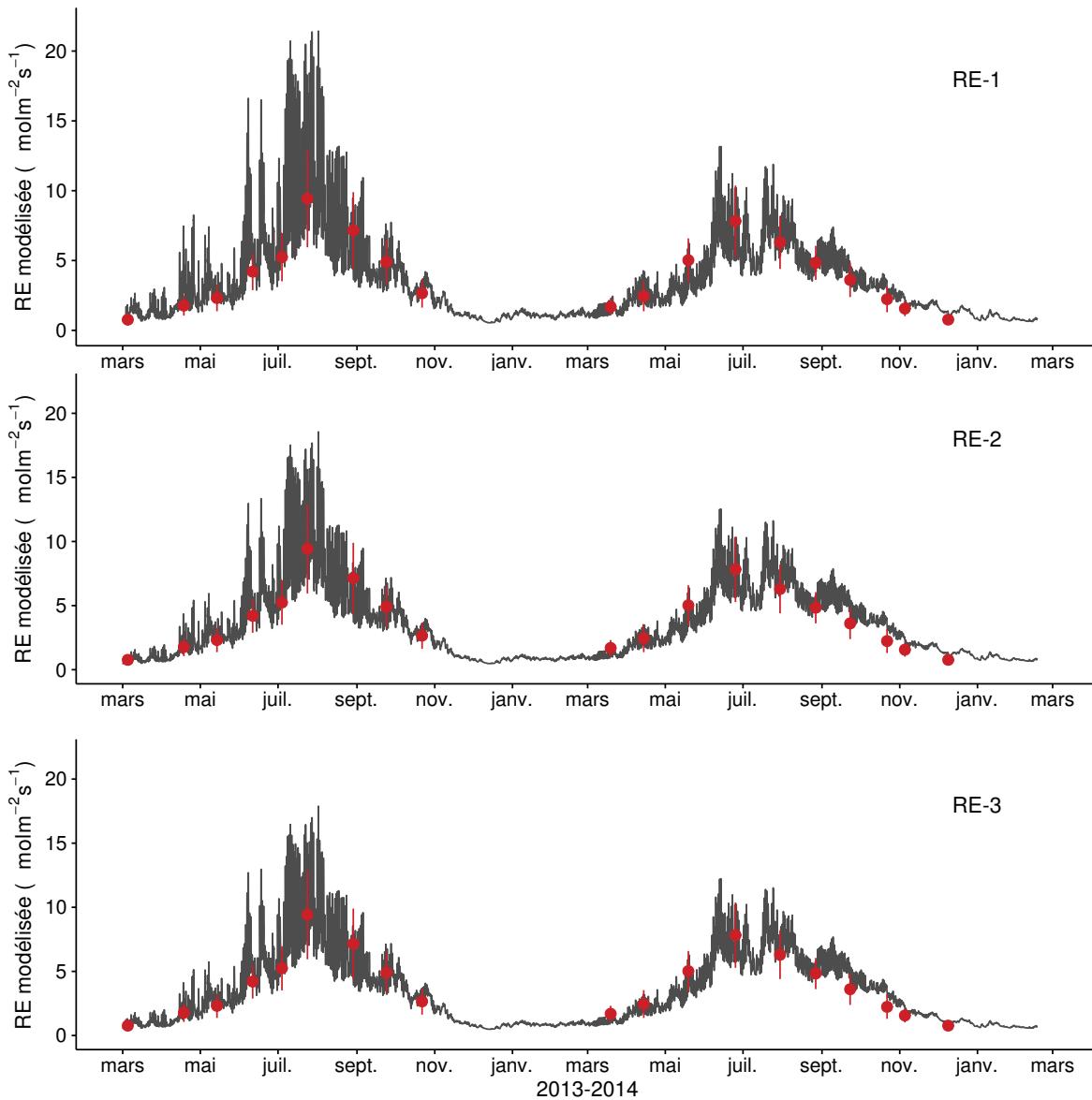


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

3.3. Résultats

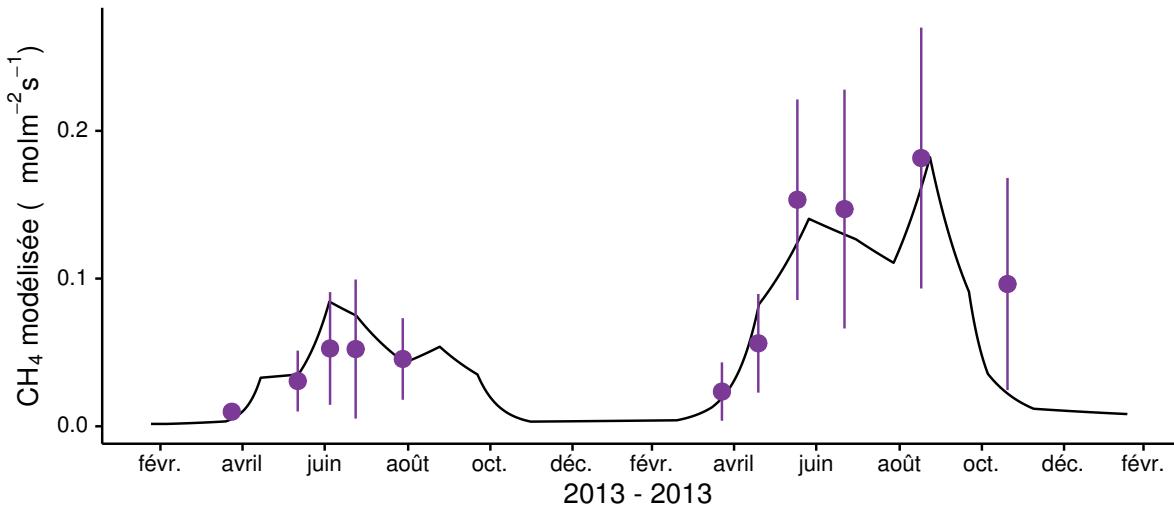


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à partir de FCH4. Les points violettes représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

1350 supérieure de la barre rouge sur la figure 3.16) ne semblent pas atteinte par le modèle
 1351 PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.16). Dans les deux
 1352 cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014.

1353 Pour la RE, l'interpolation suit également les variations saisonnières mesurées men-
 1354 suellement (Figure 3.17). Les gammes de valeurs mesurées sont très proche des gammes
 1355 interpolées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'in-
 1356 terpolation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.17).
 1357 L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue la RE maximum
 1358 modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

1359 Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.18), suivent également une cyclicité saisonnière.
 1360 L'estimation du CH₄ semble rendre compte dans les grandes lignes de la différence de
 1361 flux mesurée entre 2013 et 2014.

1362 Les flux interpolés à l'heure puis sommés par années sont présentés dans le ta-
 1363 bleau 3.2 pour les différents modèles. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le
 1364 flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour PPB-2 et
 1365 PPB-1 respectivement. Dans le détail on observe une différence entre les deux modèles :
 1366 Celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus
 1367 important en 2013 qu'en 2014. Tandis que le modèle prenant en compte la végétation
 1368 (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation

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

1369 minimise également l'erreur standard de l'estimation, la divisant approximativement
1370 par deux.

1371 La différence de comportement, entre les années de mesures, liée à l'intégration de
1372 la végétation est également visible sur l'estimation de la RE. La prise en compte de la
1373 végétation (modèles RE-2 et RE-3) conduit à une respiration plus forte en 2014 qu'en
1374 2013 à l'inverse de RE-1. La différence entre l'estimation de la RE en 2013 et en 2014
1375 diminue avec l'intégration de la végétation. Elle passe de 102 pour RE-1 à 78 puis
1376 41 pour RE-2 et RE-3. Malgré ces différences, on observe une grande proximité dans
1377 les valeurs des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart
1378 maximum de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1379 Les flux de CH₄ estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faible que
1380 les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH₄ est au moins deux fois plus important
1381 en 2014 qu'en 2013.

1382 Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-3, non
1383 présenté car très proche de RE-2) varient de $-233 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à $+12 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
1384 stocké dans la tourbière (tableau 3.3). L'intégration de la végétation dans la modélisa-
1385 tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà
1386 de $-200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, avec une différence entre les bilans de $220 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ environ.
1387 La différence sur les bilans quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation est
1388 moindre : environ $26 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (tableau 3.3).

3.3. Résultats

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

Tableau 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.

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

1389 Évaluation du bilan

1390 L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles
1391 de $\pm 10\%$, les combinaisons de modèles PPB-1, PPB-2, RE-1 et RE-3 ont été testé
1392 (Tableau 3.4). Le modèle RE-2, très proche du modèle RE-3 n'a pas été testé. **Attente**
1393 **du COD, les valeurs du tableau sont fausse pour le moment**

1394 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan**1395 Calibration par groupe de placette**

1396 La classification hiérarchique a permis de distinguer 4 groupes de végétation (Fi-
1397 gure 3.3). Dans le groupe Mousse, la strate muscinale est majoritaire avec un recou-
1398 vrement moyen de 91 %, moins de 35 et 15 % de recouvrement pour les herbacées et les
1399 arbustes respectivement. Le groupe Mix est le plus homogène avec un recouvrement
1400 moyen des strates muscinales et arbustives de 63 et 58 % chacune. C'est également le
1401 groupe où il y a de moins d'herbacées avec un recouvrement de 24 %. La strate herbacée
1402 est majoritaire dans le Herbe avec un recouvrement moyen de 63 %, la strate arbus-
1403 tive y est peu présence (19 % en moyenne) et la strate muscinale y est pour ainsi dire
1404 absente (1 %). La strate muscinale est également absente, ou presque, dans le groupe
1405 Arbuste (1 %). Groupe dans lequel la strate arbustive est majoritaire avec de 65 % de
1406 recouvrement moyen, et la strate herbacée avec 33 % (Figure 3.19). Les flux, calculés
1407 à partir des même équations que celles utilisées à l'échelle de l'écosystème entier, ont
1408 des erreurs plus importante : de 41 à 66 % pour RE-1 et RE-2 et de 39 à 65 % pour
1409 PPB-1 et PPB-2 (Tableau 3.5). Pour la RE les flux sont du même ordre de grandeur
1410 que ceux calculés avec l'ensemble des placettes, que ce soit pour RE-1 ou RE-2. Le
1411 groupe Mousse a, pour les deux modèles, un flux annuel plus faible que le flux calculé
1412 à l'échelle de l'écosystème. Le groupe Arbuste est, quant à lui, le plus proche des flux
1413 « écosystèmes » tandis que le groupe Mix est au dessus. L'estimation de la RE du
1414 groupe Herbe est supérieure a celle estimée à l'échelle de l'écosystème pour RE-1 et
1415 inférieure pour RE-3. La RE du groupe Mousse est inférieur aux autres groupes que ce

3.3. Résultats

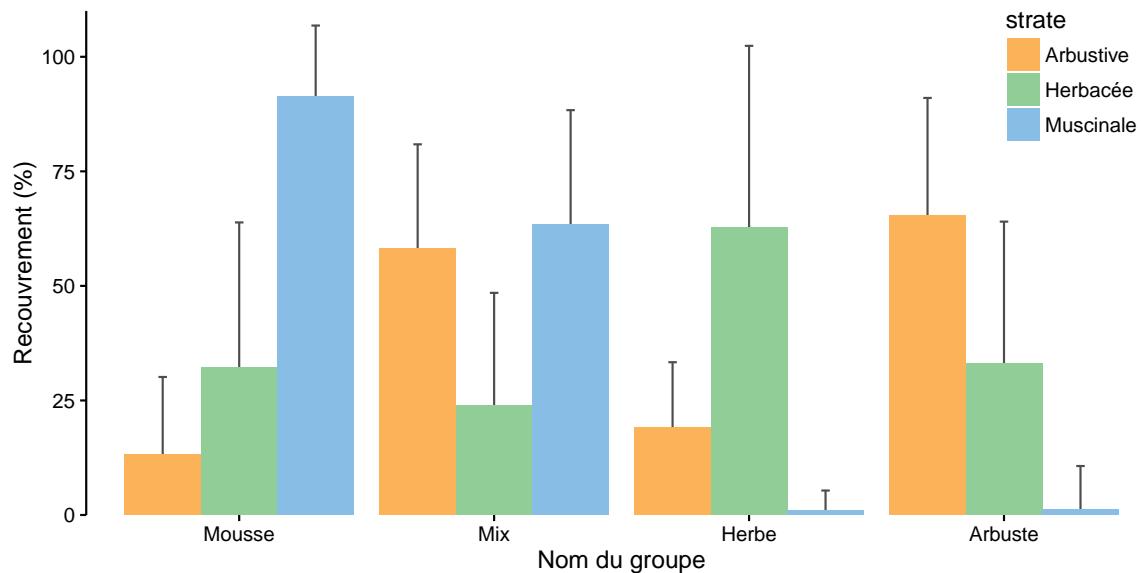


FIGURE 3.19 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.

soit pour RE-1 ou RE-3. Entre RE-1 et RE-3 les estimations du groupe Herbe diminue de façon importante (-338) alors qu'elles sont relativement similaire (± 50) pour les autres groupes. Pour la PPB, les estimations de PPB-1 sont systématiquement inférieures à celles réalisées à l'échelle de l'écosystème. Pour PPB-2 seul le groupe Herbe à une estimation supérieure. Les différences entre PPB-1 et PPB-2 sont plus importantes que celles observées pour RE, même si la plus grande différence (221) est observée pour le même groupe, le groupe Herbe. Le groupe Mix cependant une différence du même ordre de grandeur (189), tandis que pour les deux autres groupes cette différence est plus faible (78 et 58 respectivement pour les groupes Mousse et Arbuste).

En terme de bilan de CO₂, les groupes Arbuste et Mousse sont ceux qui sont le moins impactés par le choix des modèles (Tableau 3.6). Quand la végétation n'est pas prise en compte pour l'estimation de la RE (modèle RE-1), le groupe Mousse est celui dont le bilan est le moins négatif. Quand la végétation est prise en compte (modèle RE-3) c'est le groupe Herbe qui perd le moins de carbone (PPB-1, RE-3) voire qui en stocke (PPB-2, RE-3). Les groupes Mix et Arbustes ont des valeurs de bilan généralement proche quand la végétation n'est pas prise en compte dans l'estimation de la PPB.

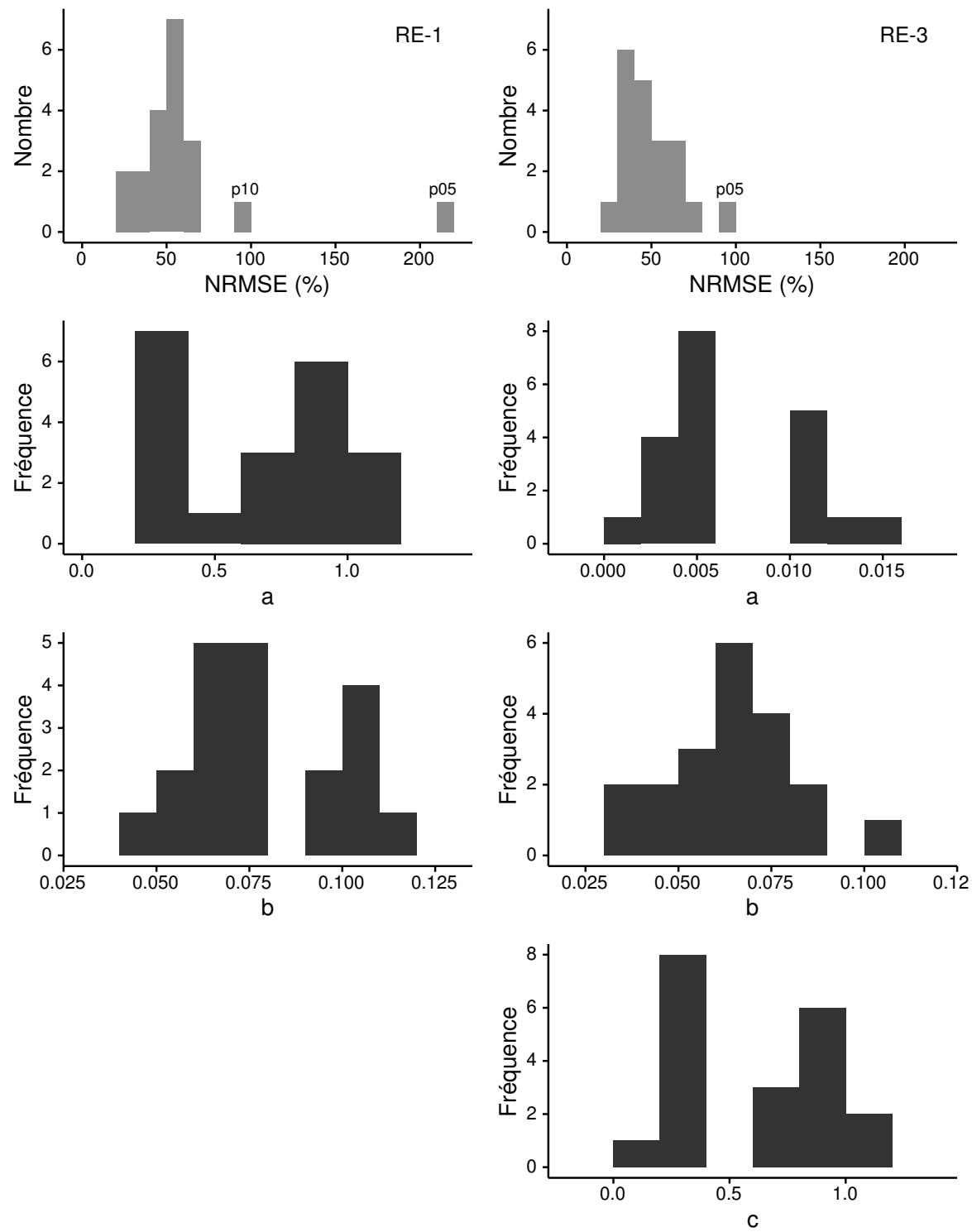


FIGURE 3.20 – Distribution de l'erreur standard (en gris) par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3 (en noir)

3.3. Résultats

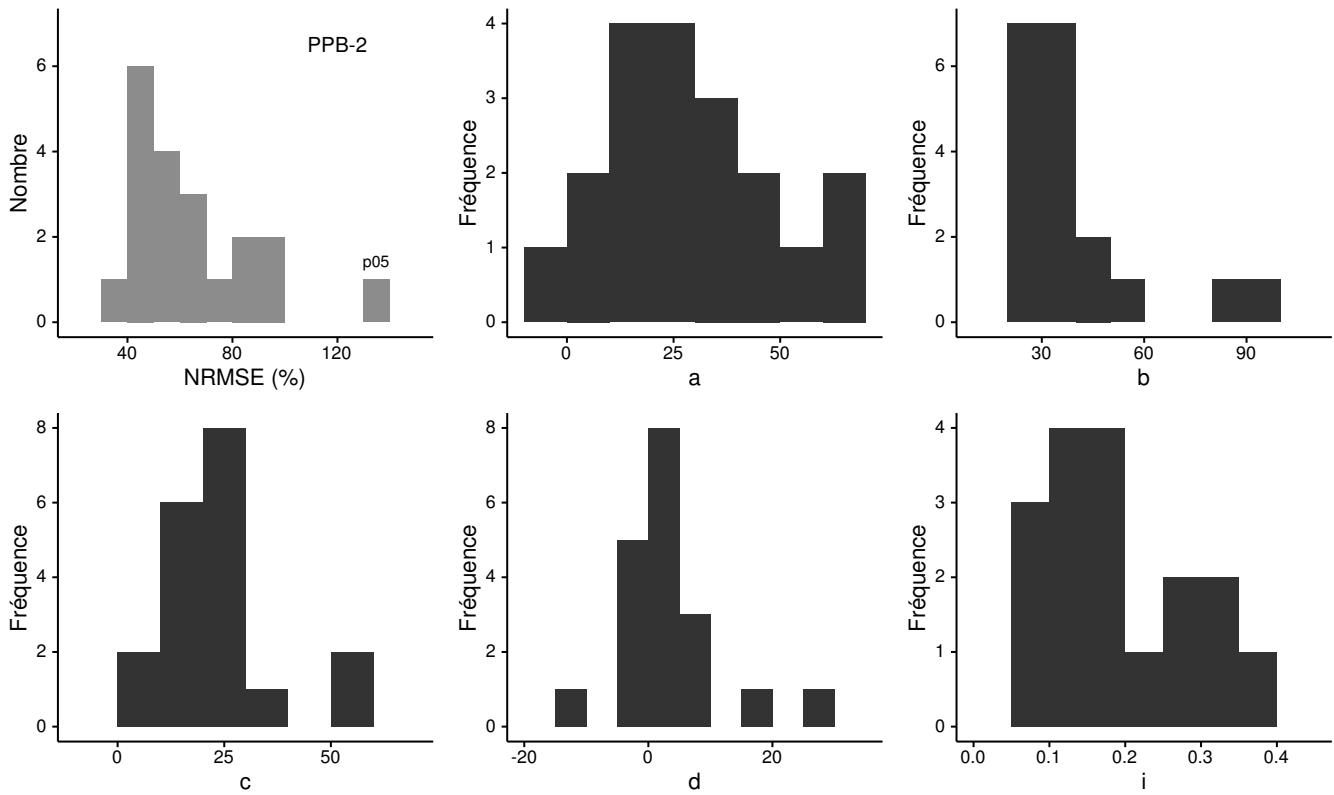


FIGURE 3.21 – Distribution de l'erreur standard par placette (en gris) et des paramètres du modèle PPB-2 (en noir)

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

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

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

Modèles	Mousse	Mix	Herbe	Arbuste	Écosystème
PPB-1, RE-1	-90	-300	-397	-341	+4
PPB-1, RE-3	-138	-328	-59	-378	+29
PPB-2, RE-1	-168	-489	-175	-284	-216
PPB-2, RE-3	-216	-517	+162	-321	-191

1432 Calibration par placette

1433 Les modèles RE-1, RE-3 et PPB-2 ont pu être calibré par placette. Pour l'ensemble
1434 de ces modèles on constate une forte hausse de la NRMSE (Figure 3.20 et 3.21).
1435 Concernant la RE, les modèles RE-1 et RE-3 ont des valeurs de NRMSE relativement
1436 proche d'environ 50 %, avec deux outliers pour RE-1 et un pour RE-3 (Figure 3.20). Les
1437 paramètres varient dans des gammes similaires pour les deux modèles. Ces gammes sont
1438 larges et bien supérieure à 10 %. Concernant la PPB, le modèle PPB-2 a également
1439 une NRMSE importante, variant entre 40 et 100 % avec un outlier. Les valeurs des
1440 paramètres varient également de façon importante (Figure 3.21).

1441 3.4 Discussion

1442 3.4.1 Variabilité saisonnière des flux à l'échelle de l'écosystème

1443 Les modèles

1444 Estimation de la PPB

1445 Le modèle PPB-1 a une incertitude importante sur l'estimation de ses paramètres.
1446 L'apport de l'indice de végétation dans l'estimation de la PPB est important lors de
1447 la phase de calibration. Il permet de diminuer l'incertitude sur les paramètres du mo-
1448 dèles, d'augmenter leur significativité et d'améliorer la représentativité des données

3.4. Discussion

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. De plus après interpolation le modèle PPB-2 ne semble pas pouvoir représenter les valeurs maximum de PPB mesurée. 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'infirmer 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 3.16-B). Par ailleurs l'évaluation du modèle PPB-1 renvoie un erreur plus faible que celle du modèle PPB-2.

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

1478 *Estimation de la RE*

1479 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'amé-
1480 liore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre
1481 les valeurs d'erreur standard est de 5 %. En revanche lors de la phase d'évaluation,
1482 l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus
1483 importante avec une différence de 11 % entre les valeurs d'erreur standard. Contraire-
1484 ment à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou
1485 RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet
1486 de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au
1487 maximum (entre ER-1 et ER-3), soit moins de 2 % du flux. Encore une fois l'intérêt
1488 de l'évaluation est mis en avant puisqu'il permet de distinguer des modèles très proche
1489 lors de la calibration.

1490 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
1491 tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du
1492 paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05 (Tableau 3.1). L'erreur
1493 calculée lors de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la cali-
1494 bration, reste faible particulièrement pour le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 %
1495 (Figure 3.13-f). La RE semble donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation
1496 des paramètres plus fiable et une différence entre les estimations issues des modèles
1497 plus limitée.

1498 *Estimation du F_{CH_4}*

1499 **Les flux annuels**

1500 *La production primaire brute*

1501 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et $1322 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ selon
1502 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont fortes, en comparaison la PPB estimée
1503 par Trudeau *et al.* (2014) ou Peichl *et al.* (2014) dans des tourbières boréales sont
1504 respectivement comprises 123 et $131 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et entre 203 et $503 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.
1505 C'est d'ailleurs dans ces gammes de valeurs, inférieures à celles relevées sur la tourbière

3.4. Discussion

1506 de La Guette, que sont comprises la majorité des estimations (Figure).

1507 Une première hypothèse permettant d'expliquer une telle différence, est la différence
1508 entre les températures moyennes sur les sites. $-4,3^{\circ}\text{C}$ et $1,2^{\circ}\text{C}$ respectivement pour
1509 Trudeau *et al.* (2014) et Peichl *et al.* (2014). Ces températures sont bien plus faible
1510 pour ces sites que sur la tourbière de La Guette. D'autres études faite à des latitudes
1511 plus basse et des températures moyennes annuelles plus forte, montrent des estimation
1512 de la PPB plus proche de celles estimées sur la tourbière de La Guette. Entre 534
1513 et $1058\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ par exemple pour ?, sur un site dont la température moyenne
1514 annuelle est de $8,6^{\circ}\text{C}$ et avec une végétation proche de celle observée à La Guette
1515 (*Molinia, Eriophorum Augustifolium, Sphagnum spp*).

1516 Une part de l'explication de la force de la PPB observée peut d'ailleurs être liée à la
1517 composition végétale du site. Ainsi Jacobs *et al.* (2007) étudiant des prairies tourbeuses
1518 hollandaises, estiment des valeurs de PPB comprises entre 400 et $2000\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$
1519 avec une moyenne de $1300\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark,
1520 Görres *et al.* (2014) trouve des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555
1521 et $2590\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$, mais avec des niveaux de nappe plus faible ($< -30\text{ cm}$). La
1522 tourbière de La Guette est envahie par une végétation vasculaire, notamment herbacée,
1523 la comparer à une prairie tourbeuse n'est donc pas moins pertinent que la comparer
1524 à une tourbière boréale, ou située à plus haute latitude. Dans ces deux cas les valeurs
1525 de PPB observé sont bien plus fort que ceux de la tourbière de La Guette. Il semble
1526 cohérent que les valeurs de la PPB de la tourbières de La Guette soit plus forte que celle
1527 mesurées dans des tourbières boréales, de par sa position géographique, elle subit un
1528 climat moins dur avec des hivers moins longs et froids et plus faible que celle mesurées
1529 dans des tourbières utilisées comme prairies permanentes.

1530 *La respiration de l'écosystème*

1531 De la même façon que pour la PPB, les flux de la RE sont important si on les
1532 compare à des tourbières boréales et s'approchent davantage des flux mesurés dans
1533 les prairies sur sols tourbeux. La Re sur la tourbière de La Guette, comprise entre
1534 1232 et $1337\text{ gC m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ est plus importante que celle observée par Peichl *et al.*

1535 (2014); Trudeau *et al.* (2014) (pour reprendre les études citées précédemment) qui
1536 s'établissent respectivement entre 137 et 443 gC m⁻² an⁻¹ et 206 et 234 gC m⁻² an⁻¹.
1537 Elles sont en revanche plus faible que celle mesurées par (Jacobs *et al.*, 2007), entre 500
1538 et 2000 gC m⁻² an⁻¹, ou par (Görres *et al.*, 2014) : entre 2070 et 3500 gC m⁻² an⁻¹.

1539 *Le flux de CH₄*

1540 Les flux de CH₄ sont faibles comparés aux flux de CO₂. Les valeurs mesurées sont
1541 plus forte que celles comprises entre 0 et 0,03 µmol m⁻² s⁻¹ et mesurée par Bortoluzzi
1542 *et al.* (2006). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celle mesurée par Long
1543 *et al.* (2010). L'absence d'étiage en 2014 explique peut-être le doublement des flux en
1544 minimisant la zone aérobie et les possibilités d'oxydation du CH₄ (Lai, 2009).

1545 Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l'origine de l'absence
1546 de relation entre ce dernier et les flux de CH₄. Ces observation vont dans le même
1547 sens que les observations faites par Trudeau *et al.* (2012) et (à développer, de ref ds
1548 trudeau2012)

1549 *Le carbone organique dissout*

1550 **Estimations du bilan net de l'écosystème**

1551 D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de
1552 CO₂, le CH₄ ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces ob-
1553 servations sont cohérentes avec d'autres études comme Bortoluzzi *et al.* (2006); Worrall
1554 *et al.* (2009). La forte variabilité entre les différents bilans est à attribuer en grande
1555 majorité à l'erreur sur l'estimation du flux de PPB.

1556 Les bilans annuels ont des comportements différents en 2013 et en 2014. En 2013
1557 l'écart entre les deux estimations les plus extrêmes est de 462 gC m⁻². Cet écart est
1558 lié principalement à la prise en compte de la végétation (utilisation de PPB-2 au lieu
1559 de PPB-1). En comparaison l'écart observé entre estimations extrêmes est quatre fois
1560 plus faible en 2014 (120 gC m⁻²).

1561 Selon le bilan considéré, la tourbière de La Guette stocke de faible quantité de
1562 C de l'ordre d'une dizaine de grammes par mètre carré, ou émet du carbone dans

3.4. Discussion

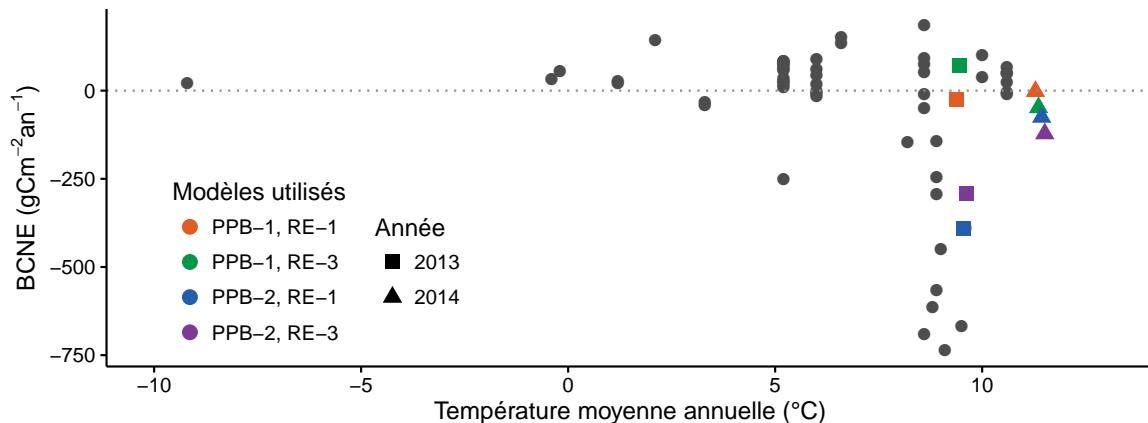


FIGURE 3.22 – Relation entre le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (en gris) et pour ces travaux. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

l’atmosphère de l’ordre de 14 à de 233 gC m⁻² an⁻¹. Ces valeurs, si on les compare à celle mesurées dans des prairies tourbeuses, ne sont pas aberrante en valeur absolue (Figure 3.22). Elle reste cependant sujette à caution. En effet il est probable que le modèle PPB-2 sous-estime la PPB et donc sur-estime les pertes de carbone par la tourbière. Les modèles utilisant PPB-1 sont plus proches les uns des autres et semble indiquer que, si la tourbière semble fonctionner plutôt comme une source de carbone, c’est de façon plus légère. Ce constat est également cohérent avec les observations de terrain, qui montre un niveau de nappe particulièrement élevé pendant les deux années de mesure en comparaison avec les précédentes.

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

Sensibilité et limitations du bilan

Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH₄ avec une erreur standard de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence importante montre que l'estimation des flux de CH₄ à l'aide de l'indice de végétation a permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche, haute MAT) est fortement limitée. L'importance faible du CH₄ dans le bilan de carbone de la tourbière rend ces erreurs moins critiques que celles faites sur l'estimation de la

1582 PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes
1583 variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations
1584 observées en termes de bilan. L'ajout d'un indice de végétation diminue d'incertitude
1585 des paramètres du modèle, mais cet apport n'est pas reflété par l'évaluation, malgré la
1586 similarité de la végétation. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la
1587 différence entre les différentes équations utilisées ne dépassent pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1588 **sensibilité du bilan au variation des paramètres**

1589 Outre ces aspects ce bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Ainsi
1590 la strate arborée fortement présente dans certaines zones n'est pas directement prise
1591 en compte. De la même manière une partie restreinte de la tourbière mais néanmoins
1592 présente est constitué de touradons dont l'effet n'a pas été pris en compte.

1593 **3.4.2 Variabilité spatiale des flux et du bilan de CO₂**

1594 **Variabilité du recouvrement végétal**

1595 Si quelques placettes proche géographiquement ont des recouvrement végétaux voi-
1596 sins (les placettes p18 et p19 ; p02, p03 et p04 ; p12, p14 et p16) les autres ne présentent
1597 pas un tel lien. Par ailleurs, au sein d'une même classe peuvent être rassemblées des
1598 placettes très éloignées spatialement, les placette p01 et p15 par exemple ou les pla-
1599 cettes p02 et p17 ou p09 et p20. Ceci montre une variabilité spatiale importante du
1600 recouvrement végétal mais également que cette variabilité ne semble pas zonée géogra-
1601 phiquement, selon un gradient quelconque.

1602 **Effet du type de végétation majoritaire sur les flux de CO₂ et le bilan de**
1603 **CO₂**

1604 Le calcul des bilans avec les différents groupes de végétation permet de mettre en
1605 évidence des comportements différents des flux selon la végétation majoritaire. Ainsi
1606 le groupe 3 dans lequel la strate herbacée est la plus importante est celui où la PPB
1607 est la plus forte. Ce point semble en cohérence avec la croissance annuelle importante

3.4. Discussion

des herbacées visible sur le terrain. Mais également car la présence d'un Aérenchyme permet à la molinie et à la linaigrette d'alimenter leurs racines en oxygène malgré un niveau de nappe très élevé (Taylor *et al.*, 2001; ?)). À l'inverse le groupe 1 dans lequel la strate muscinale est la plus importante est également le groupe pour lequel la PPB est la plus faible. (**Réf needed**)

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

3.4.3 Représentativité locale du modèle

Distribution des paramètres

Pourquoi certaines placette mieux que d'autres

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

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

1626 CHAPITRE 4 _____

1627 EFFETS DE L'HYDROLOGIE SUR LES FLUX DE GES

1628	4.1	Introduction	100
1629	4.2	Procédure expérimentale	102
1630	4.2.1	Expérimentation A	102
1631	4.2.2	Expérimentation B	103
1632	4.2.3	traitement	103
1633	4.3	Résultats	105
1634	4.3.1	Expérimentation A	105
1635	4.3.2	Expérimentation B	108
1636	4.3.3	tendances générales	111
1637	4.4	Discussion	111
1638	4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	111
1639	4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	113
1640	4.4.3	Effet cycles multiples	114
1641			
1642			
1643			
1644			

1645 4.1 Introduction

1646 Au cours des deux années de suivis des flux de CO₂ et de CH₄ sur la tourbière de La
1647 Guette, le niveau de la nappe a très faiblement varié comparé aux années précédentes
1648 bien plus sèches. En conséquence l'effet des variations de nappe sur les flux n'a pu être
1649 investigué. Néanmoins l'hydrologie est un facteur contrôlant des flux (**Réf needed**).
1650 Ainsi de nombreuses études ont reliées les émissions de CO₂ au niveau de la nappe (**Réf
1651 needed**). Cependant, aucun consensus n'a encore été atteint : La majorité des études
1652 montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage,
1653 soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible. Par exemple, [Strack
1654 et Zuback \(2013\)](#) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des me-
1655 sures faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite
1656 par [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une
1657 tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE à une
1658 augmentation de la RE et à une baisse de la PPB, dans des conditions plus chaudes
1659 et plus sèches. [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une baisse de l'ENE lors d'une
1660 année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils ex-
1661 pliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même sens
1662 que [Lund et al. \(2012\)](#) qui observent en 2008 une baisse de l'ENE sur une tourbière
1663 à sphaignes située au sud de la suède. Les mesures de RE faites cette année là étant
1664 similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution de
1665 la PPB. En 2006, sur la même tourbière, [Lund et al. \(2012\)](#) observent une autre baisse
1666 de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle des autres
1667 années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est expliquée par
1668 une augmentation de la RE. Ces inconsistances apparentes peuvent avoir pour origine
1669 des types de sécheresse différente : courte et intense pendant la saison de végétation
1670 de 2006 et d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. À l'inverse des
1671 résultats précédemment cités, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) dans une étude des effets à long

1672 terme d'une baisse du niveau de la nappe, observent pas d'effets significatifs sur l'ENE
1673 tandis que les flux de RE et de PPB augmentent tous les deux. Ces études montrent
1674 que si le niveau de la nappe est reconnu comme un facteur de contrôle des flux de CO₂,
1675 il est difficile d'en dégager des liens de cause à effet répétables.

1676 Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à
1677 une baisse des émissions de CH₄, et inversement, le niveau de la nappe contrôlant la
1678 proportion des zones où le CH₄ est produit/oxydé (Pelletier *et al.*, 2007). Turetsky
1679 *et al.* (2008) montrent par ailleurs que selon leur sens, l'effet des variations du niveau
1680 de nappe sur les flux de CH₄ n'est pas identique. Ils observent ainsi que l'effet est
1681 plus important lorsque le niveau de la nappe est augmenté que lorsqu'il est diminué (\pm
1682 10 cm). Ils font l'hypothèse que le niveau de la nappe, en plus de jouer sur la proportion
1683 production/oxydation, a un effet sur le transfert de chaleur dans le sol. Cette hypothèse
1684 s'appuie sur l'observation de températures plus élevées, que ce soit celles de l'air ou de
1685 la tourbe, dans les zones où le niveau de la nappe a été rehaussé. Cependant d'autres
1686 études, principalement dans des sites où le niveau de la nappe est proche de la surface
1687 du sol, montrent une absence de relation entre le niveau de la nappe et les émissions
1688 de méthane, voire une relation inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de
1689 nappe plus élevés (Kettunen *et al.*, 1996; Bellisario *et al.*, 1999; Treat *et al.*, 2007). Là
1690 encore selon les conditions environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le
1691 niveau de la nappe n'est pas aisément généralisable.

1692 La vitesse de l'augmentation du niveau de nappe semble également jouer sur les
1693 flux, des pics de RE ont été observés après la réhumectation rapide. La façon dont
1694 le niveau de la nappe augmente semble également jouer sur les flux. Strack et Price
1695 (2009) ont observé qu'une hausse graduelle par le bas de la colonne de sol conduit
1696 à une baisse de la RE, tandis qu'une hausse rapide simulant un événement pluvieux
1697 (par le haut) conduisait à un pic de RE. Ce pic de RE après une réhumectation a
1698 également été observé par McNeil et Waddington (2003). L'objectif de ce chapitre est
1699 donc d'explorer plus en avant l'effet du niveau de la nappe d'eau sur les émissions de
1700 GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il s'agit de déterminer l'effet de

4.2. Procédure expérimentale

1701 cycles de dessication/ré-humectation sur les émissions de CO₂ et de CH₄. On attend
1702 donc qu'une baisse du niveau de la nappe une augmentation des flux de RE, avec
1703 possiblement un pic d'émission au moment de la réhumectation, et une diminution des
1704 flux de méthane. ((Réf needed)cycle multiples effet)

1705 4.2 Procédure expérimentale

1706 L'étude des cycles de dessication/ré-humectation est effectuée sur des mésocosmes,
1707 prélevés à la tourbière de La Guette. L'expérimentation a été réalisée durant l'été 2013
1708 avec un seul cycle relativement long, on s'y référera par la suite comme l'expérimen-
1709 tation A. L'expérimentation a été renouvelée l'été 2014 avec trois cycles, plus courts. On
1710 appellera cette seconde expérimentation, l'expérimentation B (Tableau ??).

1711 4.2.1 Expérimentation A

1712 Six mésocosmes ont été prélevés le 12 avril 2013, sur la tourbière de La Guette. Le
1713 prélèvement s'effectue à l'aide de cylindres de PVC qui, dans un premier temps, posé
1714 sur le sol, permettent de faire un pré-découpage au couteau, puis dans un second temps
1715 sont insérés, délicatement, dans la tourbe. Les mésocosmes sont finalement dégagés en
1716 creusant de chaque côté (Figure 4.1). Les mésocosmes sont transportés au laboratoire
1717 où ils sont enterrés en extérieur et saturé en eau (eau prélevée dans la tourbière), afin
1718 que leur conditions hydrologique de départ soient les plus proche possible (Figure 4.2).
1719 Trois mésocosmes tirés au sort servent de contrôle, et trois vont subir un cycle de
1720 dessication/ré-humectation. À partir du 31 mars 2013 les précipitations ont été inter-
1721 ceptées à l'aide d'abri bâchés installable en cas de pluie et la nuit. Ces interceptions
1722 ont été faites jusqu'au 17 juillet dans les 3 mésocosmes traités pour simuler une séche-
1723 resse. À cette date de l'eau est ajouté aux mésocosmes, que ce soit les contrôles ou les
1724 traitements, pour simuler de fortes précipitations.

1725 4.2.2 Expérimentation B

1726 Le 17 avril 2014, six nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de
1727 La Guette et installés près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour
1728 l'expérimentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de
1729 mesurer la température de l'air, l'humidité relative, le rayonnement solaire, la vitesse et
1730 la direction du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. Cette station permettait
1731 également l'enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées
1732 à -5, -10, et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu'en 2013
1733 et l'objectif de suivre plusieurs cycles de dessiccation/réhumectation ont nécessité la
1734 mise en place d'un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases
1735 d'assèchement les niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en
1736 moyenne de 2,5 cm par jour. Le premier cycle de dessiccation/réhumectation dura du
1737 30 juin au 6 juillet pour la phase de dessiccation et du 7 au 16 juillet pour la phase de
1738 réhumectation. Le deuxième cycle dura du 17 au 28 juillet et du 29 juillet au 3 aout,
1739 Enfin le dernier cycle fut mesuré du 4 au 11 aout pour la dessiccation et du 12 au 14
1740 aout pour la réhumectation.

1741 4.2.3 traitement

1742 Pour les deux expérimentations les variables explicatives sont la température de
1743 l'air, du sol à -5 cm, le niveau de nappe, et l'humidité du sol. La végétation n'a été
1744 suivie que lors de l'expérimentation B. Les placettes subissant les cycles de dessiccation
1745 seront nommées groupe « Dessiccation » et les placettes ne subissant pas les cycles,
1746 groupe « Contrôle ». Ces deux groupes correspondent aux deux traitements utilisés
1747 pour l'analyse statistique. Pour le CO₂, l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur
1748 une journée, les flux ayant été généralement mesuré deux fois par jour. Pour le CH₄,
1749 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).

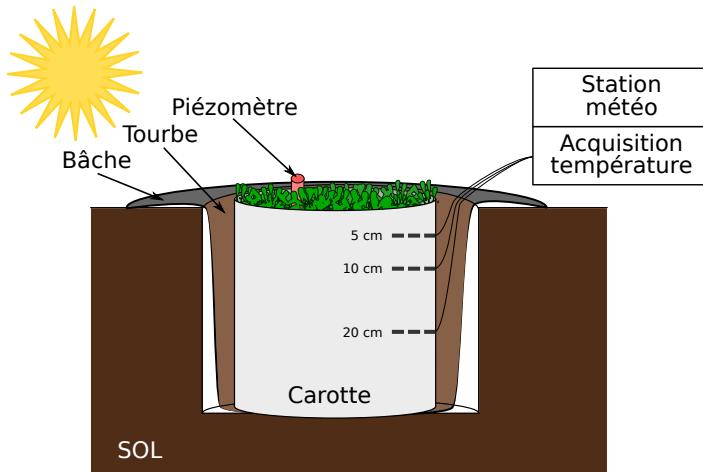


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

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

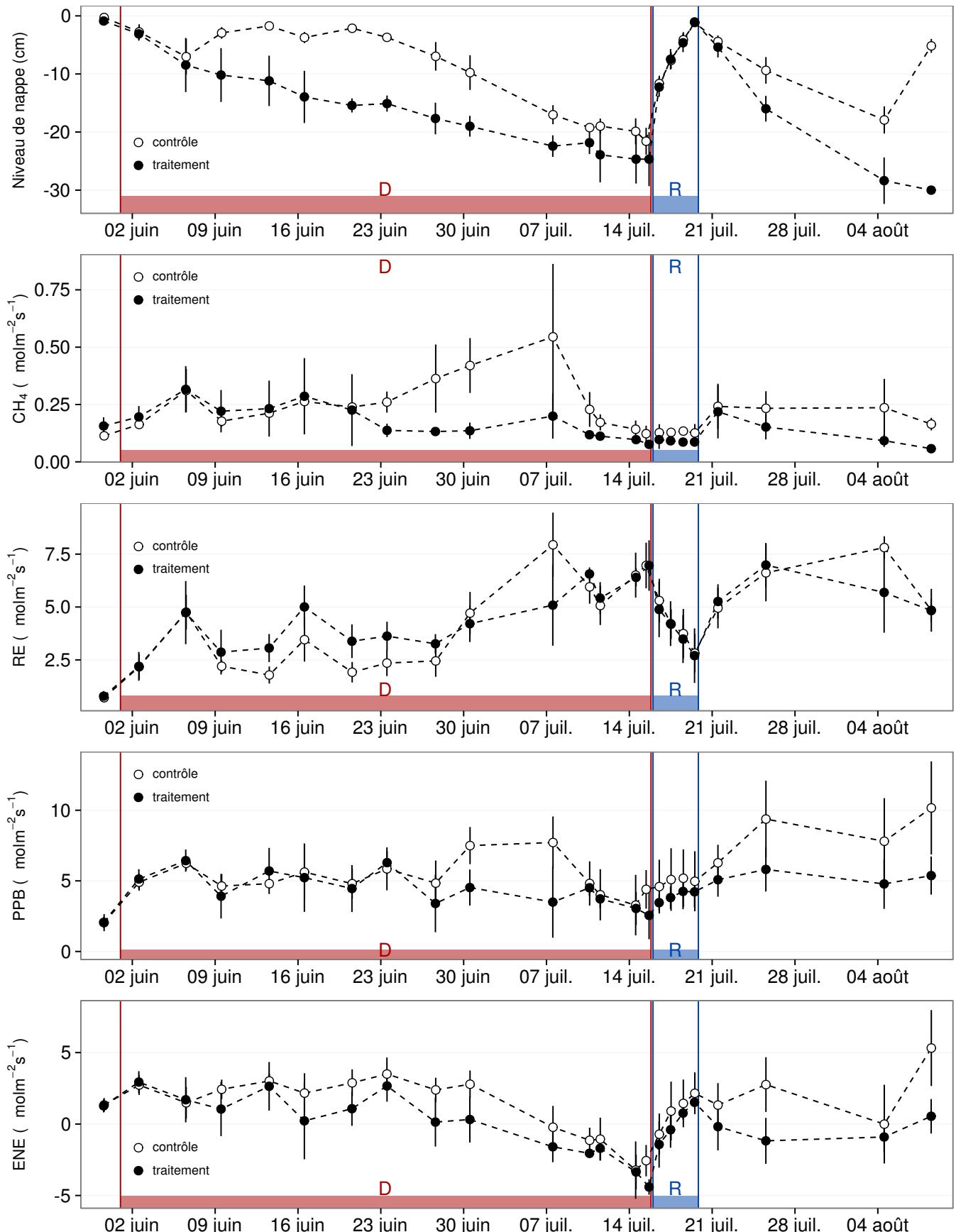


FIGURE 4.3 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu.

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

1796 dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à celles du groupe Dessiccation.
1797 Après la réhumectation, la PPB augmente pour les deux groupes, avec un maximum de
1798 $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Dessiccation et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1799 pour le groupe Contrôle.

1800 L'ENE est systématiquement supérieure pour le groupe Contrôle, avec une cinétique
1801 parallèle des flux pour les deux groupes (Figure 4.3–E). Pendant la phase de dessicca-
1802 tion, l'ENE reste relativement constante jusque fin juin avec une valeur moyenne pour
1803 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
1804 groupe Dessiccation tend à augmenter du 10 au 30 juin environ, avant que les valeurs
1805 du groupe de Contrôle ne rejoignent celles du groupe Dessiccation. Au delà du 24 juin,
1806 l'ENE baisse fortement pour les deux groupes pour atteindre un minimum proche de
1807 $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation l'ENE monte rapidement pour
1808 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
1809 Dessiccation respectivement. Après la réhumectation, l'ENE du groupe Contrôle va-
1810 rie en suivant généralement les variations du niveau de nappe. Pour le groupe traité,
1811 l'ENE baisse par rapport au maximum atteint lors de la réhumectation puis se stabilise
1812 autour de 0.

1813 L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Fi-
1814 gure 4.5–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Les va-
1815 riations de la RE sont principalement liée au niveau de la nappe (Figure 4.5–C) Par
1816 conséquent, les variation de RE se répercutent sur l'ENE (Figure 4.5–G). Pour le CH₄ il
1817 est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux
1818 de nappe (Figure 4.5–A).

1819 4.3.2 Expérimentation B

1820 Contrairement à l'expérimentation A, le niveau de nappe du groupe Contrôle de
1821 l'expérimentation B reste relativement constant pendant l'ensemble de la période de
1822 mesure. Le drainage artificiel du groupe Dessiccation permet d'abaisser le niveau de la
1823 nappe d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle (Figure 4.4–A).

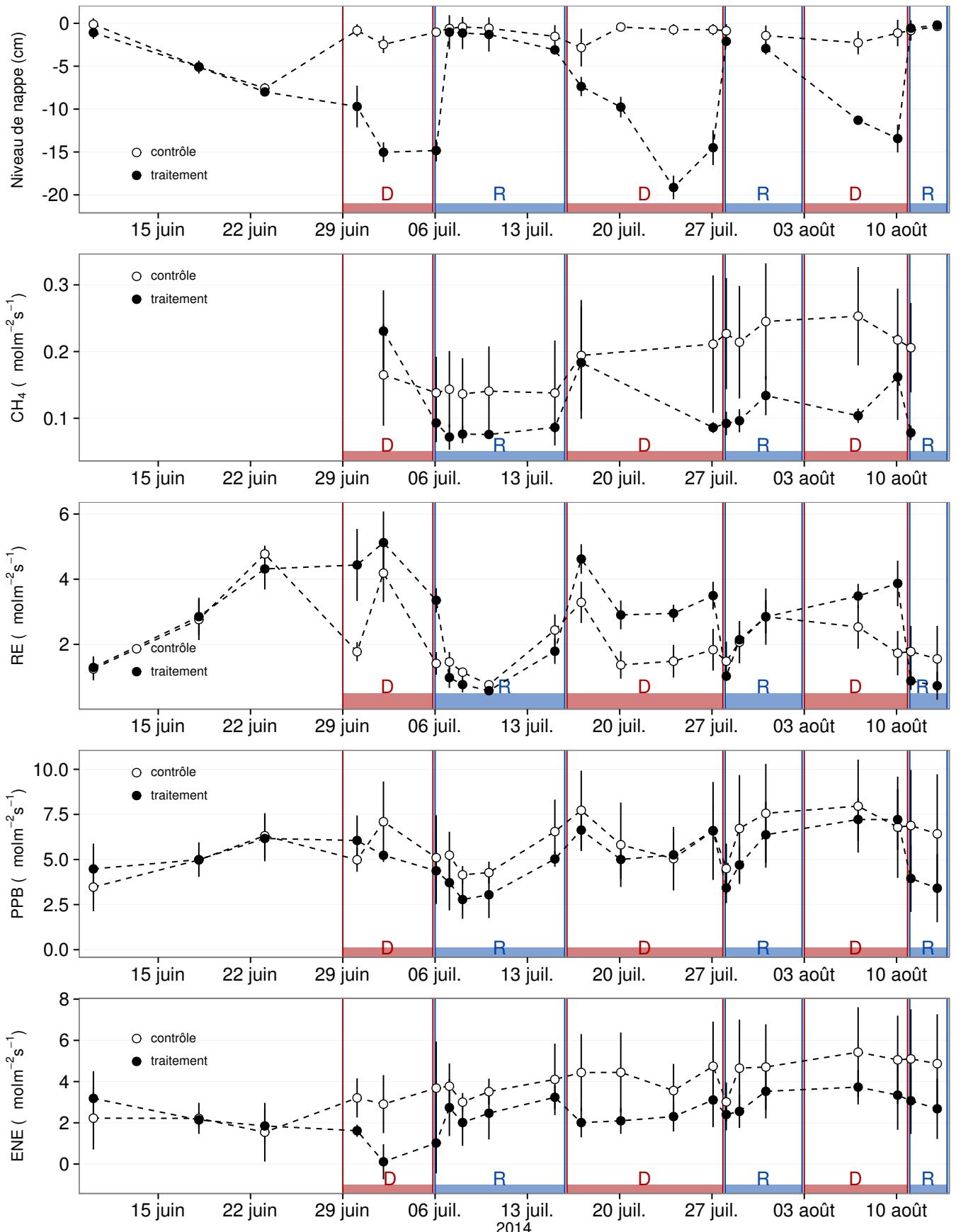


FIGURE 4.4 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.

4.3. Résultats

1824 Les flux de CH₄ moyen varient entre 0,07 à 0,34 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux du groupe
1825 Contrôle, à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe Des-
1826 siccation, (moyennes globales de 0,20 ± 0,06 et 0,11 ± 0,05 µmol m⁻² s⁻¹, respective-
1827 ment. Les émissions du groupe Contrôle tendent à augmenter sur la période de mesure.
1828 Une tendance similaire, est également visible pour le groupe Dessiccation. Concernant
1829 les cycles de dessiccation/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements
1830 communs entre eux, même si l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Fi-
1831 gure 4.4-B) Cette relation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'ap-
1832 paraît cependant pas sur l'ensemble des données (Figure 4.5-B). Un pic d'émission de
1833 CH₄ est également à noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

1834 La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.4-
1835 C)). Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des
1836 deux groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue.
1837 Pendant les phases de dessication, les valeurs du groupe Dessiccation sont systéma-
1838 tiquement supérieures, de 1,5 à 1,8 µmol m⁻² s⁻¹en moyenne par phase, par rapport
1839 à celle du groupe Contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux
1840 entre les deux groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du
1841 groupe Contrôle à être supérieure à celle du groupe Dessiccation. La RE du groupe
1842 traité est systématiquement plus faible pendant les phases de réhumectations que pen-
1843 dant les phases de dessications. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et
1844 3,86 ± 0,80 µmol m⁻² s⁻¹ pour les groupes Contrôle et Dessiccation pendant les phases
1845 de dessiccation et 1,70 ± 0,62 et 1,51 ± 0,98 µmol m⁻² s⁻¹ pendant les phases de réhu-
1846 mectation.

1847 Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m⁻² s⁻¹.
1848 Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.4-D).
1849 À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe Contrôle supérieure
1850 à celle du groupe Dessiccation. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors
1851 des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes
1852 respectives de 6,35 ± 2,19 contre 5,80 ± 2,20 pour le groupe Contrôle et de 5,95 ± 1,46

1853 contre $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe Dessiccation.

1854 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, elles ont
1855 tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant la-
1856 quelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe Contrôle
1857 est systématiquement supérieure à celle du groupe Dessiccation (Figure 4.4–E). L'évo-
1858 lution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la période de
1859 mesure avec pour le groupe Dessiccation une diminution récurrente de l'ENE au début
1860 de chaque phase de dessiccation.

1861 4.3.3 tendances générales

1862 Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la
1863 nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.5–G,H).
1864 La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau
1865 de la nappe (Figure 4.5–C,D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit
1866 l'expérimentation. On peut noter que les valeurs de PPB les plus faibles correspondent
1867 aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.5–E,F). Pour le méthane, que ce soit
1868 pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se dégager vis à vis du
1869 niveau de la nappe (Figure 4.5–A,B).

1870 4.4 Discussion

1871 4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ*

1872 Les flux moyen de CH_4 mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations
1873 font partie des valeurs hautes mesurées sur le terrain. Certaines campagnes dépassent
1874 nettement, en faisant plus que doubler, le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesuré en
1875 2014 sur la tourbière de La Guette.

1876 Pour le CO_2 les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées sur

4.4. Discussion

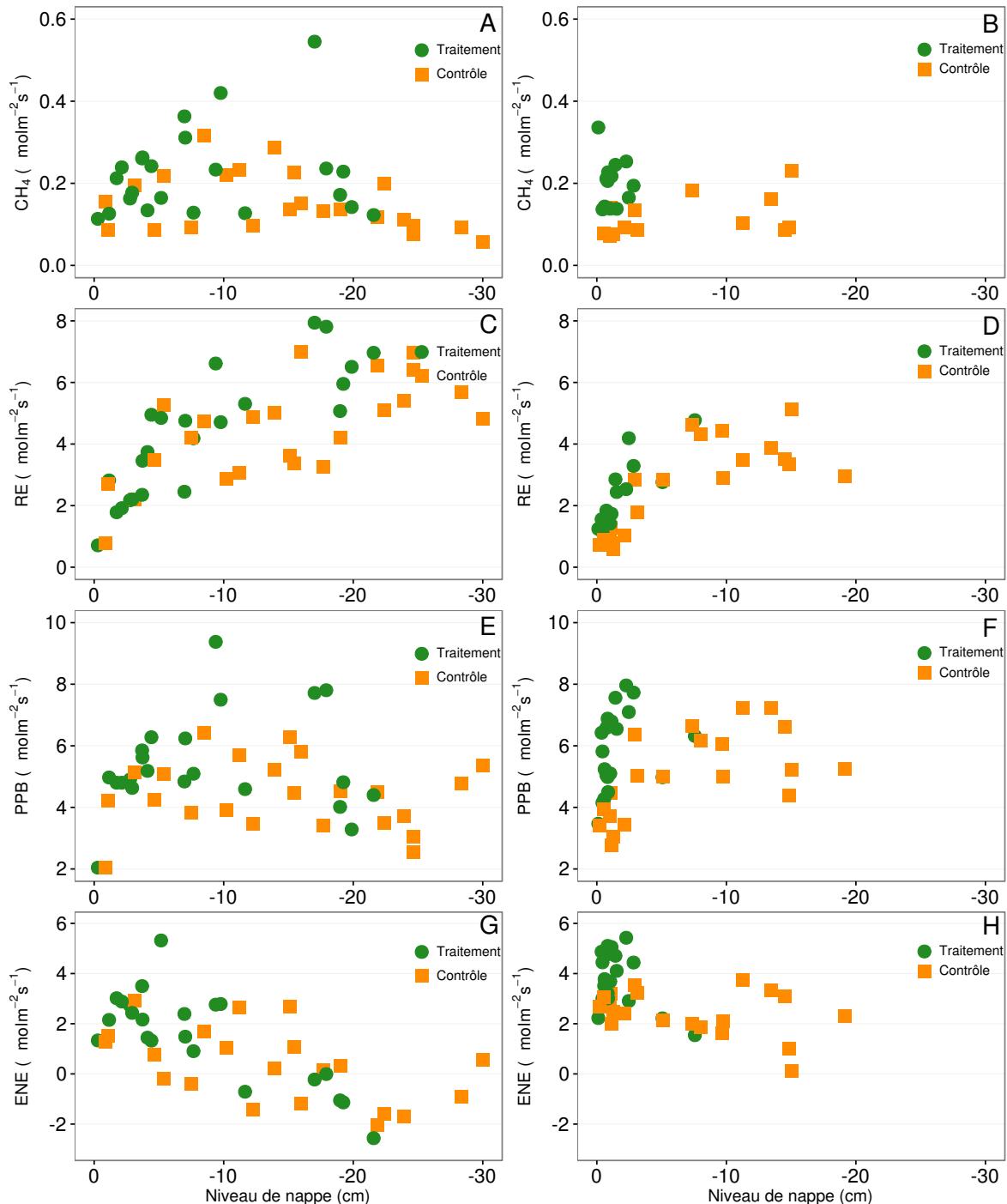


FIGURE 4.5 – Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe

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

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

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

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

4.4. Discussion

1905 baisse du niveau de nappe, faisant augmenter la RE et ne changeant pas ou peu la
1906 PPB, conduit à une baisse de l'ENE. Cette diminution de l'ENE est cohérente avec la
1907 littérature, que ce soit des expérimentations en mésocosmes ([Aerts et Ludwig, 1997](#);
1908 [Blodau *et al.*, 2004](#)), ou in-situ ([Bubier *et al.*, 2003](#); [Sonnentag *et al.*, 2010](#)). Malgré
1909 tout l'extrapolation de ses résultats à d'autres situations n'est pas aisée car fortement
1910 fonction du contexte. D'autre études n'ont, par exemple, pas observé d'influence du
1911 niveau de la nappe sur la RE ([Updegraff *et al.*, 2001](#)). Par ailleurs [Laiho \(2006\)](#) a
1912 montré l'importance du contexte et notamment celui de l'échelle de temps considéré
1913 qui peut impliquer des phénomènes différents et donc avoir des conséquences différentes.

1914 La dépendance entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe, devant conduire à une
1915 baisse des émissions quand le niveau de la nappe diminue, comme décrite dans [Aerts et](#)
1916 [Ludwig \(1997\)](#), [Pelletier *et al.* \(2007\)](#) ou [Turetsky *et al.* \(2008\)](#), n'a pas été clairement
1917 observée. Ce constat rejoins d'autres études dans lesquelles une relation inverse ou un
1918 absence de relation a été trouvé entre le CH₄ et le niveau de la nappe [Kettunen *et al.*](#)
1919 ([1996](#)); [Bellisario *et al.* \(1999\)](#); [Treat *et al.* \(2007\)](#). L'observation d'un pic de méthane
1920 suivant de quelques jours une phase de hausse du niveau de la nappe, est également
1921 rapportée par [Kettunen *et al.* \(1996\)](#). (**And so what ?**)

1922 4.4.3 Effet cycles multiples

1923 CHAPITRE 5

1924 VARIATION JOURNALIÈRE DE LA RESPIRATION DE

1925 L'ÉCOSYSTÈME (ARTICLE)

1926	
1927	5.1 Introduction 116
1928	5.1.1 Study sites 118
1929	5.1.2 Data acquisition 118
1930	5.1.3 Data synchronisation 119
1931	5.1.4 Sensitivity of ER to temperature 119
1932	5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature 120
1933	5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat 120
1934	5.2 Results 121
1935	5.2.1 Air temperature and ER variability 121
1936	5.2.2 ER and soil temperature synchronisation 123
1937	5.2.3 Model implementation 124
1938	5.2.4 ER and temperature relationship 124
1939	5.2.5 Q_{10} evolution 126
1940	5.2.6 Daytime and nighttime differences 126
1941	5.2.7 Peat characterisation 130
1942	5.3 Discussion 131
1943	5.3.1 ER differences between sites 131
1944	5.3.2 Time-delay between temperature and ER 132
1945	5.3.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation 132
1946	5.3.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements 133
1947	5.3.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation 133
1948	5.4 Conclusions 134
1949	
1950	
1951	
1952	
1953	

1954 5.1 Introduction

1955 At a global scale, Ecosystem Respiration (ER) and photosynthesis are the most
1956 important fluxes between the atmosphere and the biosphere, accounting for 98 and
1957 123 PgC yr⁻¹, respectively (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer et al., 2010). By
1958 contrast the fossil fuel and cement production flux is one order of magnitude lower, at
1959 7.8 PgC yr⁻¹ (Ciais et al., 2014). Consequently, even small variations in the ecosystem
1960 fluxes may result in substantial changes in carbon (C) storage dynamics. This can have
1961 a significant effect on the global C budget, in particular on atmospheric C concentration.
1962 The C stock in natural ecosystems is divided into two pools : vegetation, which contains
1963 450 to 650 Pg C, and the soil which contains 1500 to 2400 Pg C (Prentice et al., 2001;
1964 Eswaran et al., 1993; Batjes, 1996). Across the world, the soil organic C (SOC) pool is
1965 spatially heterogeneous in terms of source and physical conditions, leading to variable
1966 storage rates between ecosystem types. Peatlands are efficient C storage ecosystems.
1967 They cover only 3 % of the global terrestrial area, but contain from 270 to 455 Pg C as
1968 SOC, i.e. from 10 to 30 % of the world's soil C (Gorham, 1991; Turunen et al., 2002).
1969 Thus, peatlands are considered as a "hot spots" for SOC storage, and their evolution
1970 under current environmental changes deserves attention.

1971 As in many other terrestrial ecosystems, many factors affect ER variability in peat-
1972 lands : temperature, soil water content, vegetation, and substrate supply (Luo et Zhou,
1973 2006b). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown
1974 consequences on the C balance (Limpens et al., 2008). ER is often related to tempe-
1975 rature : either to air temperature (e.g., ?), or soil temperature. The most commonly
1976 used soil temperatures are those at -5 cm (Ballantyne et al., 2014; Görres et al., 2014)
1977 and -10 cm (Kim et Verma, 1992; Zhu et al., 2015). In some studies, different depths
1978 are used and the selected one depends on the goodness-of-fit (Günther et al., 2014;
1979 Zhu et al., 2015). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes.
1980 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.

2010 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
2011 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
2012 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
2013 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
2014 between nighttime and daytime ER.

2015 5.1.1 Study sites

2016 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
2017 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
2018 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
2019 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
2020 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
2021 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
2022 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
2023 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

2024 5.1.2 Data acquisition

2025 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
2026 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
2027 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
2028 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
2029 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
2030 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was
2031 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of
2032 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan
2033 in order to minimize concentration gradients ([Pumpenan et al., 2004](#)). Measurement
2034 lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well
2035 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

2036 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide

2037 meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air
2038 temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,
2039 -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

2040 After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm
2041 diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical cha-
2042 racterisation.

2043 5.1.3 Data synchronisation

2044 The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each
2045 depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were
2046 different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement
2047 time was calculated for all depths at the corresponding CO₂ flux measurement time.

2048 Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until
2049 a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation
2050 time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature
2051 measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by
2052 selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative
2053 correlations caused by the phase shift were discarded.

2054 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)

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

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

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

2055 ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30

5.1. Introduction

2056 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
2057 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
2058 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
2059 coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

2060 5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER 2061 sensitivity to temperature

2062 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
2063 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
2064 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
2065 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
2066 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
2067 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
2068 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
2069 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
2070 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
2071 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
2072 assess the significance of the differences between day and night measurements.

2073 5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat

2074 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
2075 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
2076 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
2077 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
2078 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
2079 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
2080 were calculated as follows :

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

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

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

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

2081 Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
 2082 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
 2083 analyser (Thermo Flash analyser).

2084 5.2 Results

2085 5.2.1 Air temperature and ER variability

2086 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
 2087 which was 20.8 ± 7.4 °C, ([Figure 5.1 – H](#)). The lowest mean temperature and amplitude
 2088 were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C ([Figure 5.1 – E](#)). In LDM and FRN, the mean surface
 2089 air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C ([Figure 5.1 – F, G](#)). Surface air temperature was the highest in FRN.

2091 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
 2092 14.1 ± 1.5 °C and 20.3 ± 1.7 °C respectively, whereas the opposite was observed in FRN
 2093 and LDM with 16.3 ± 2.4 °C and 15.9 ± 1.0 °C respectively. Mean soil temperatures
 2094 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
 2095 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
 2096 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
 2097 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
 2098 amplitude.

5.2. Results

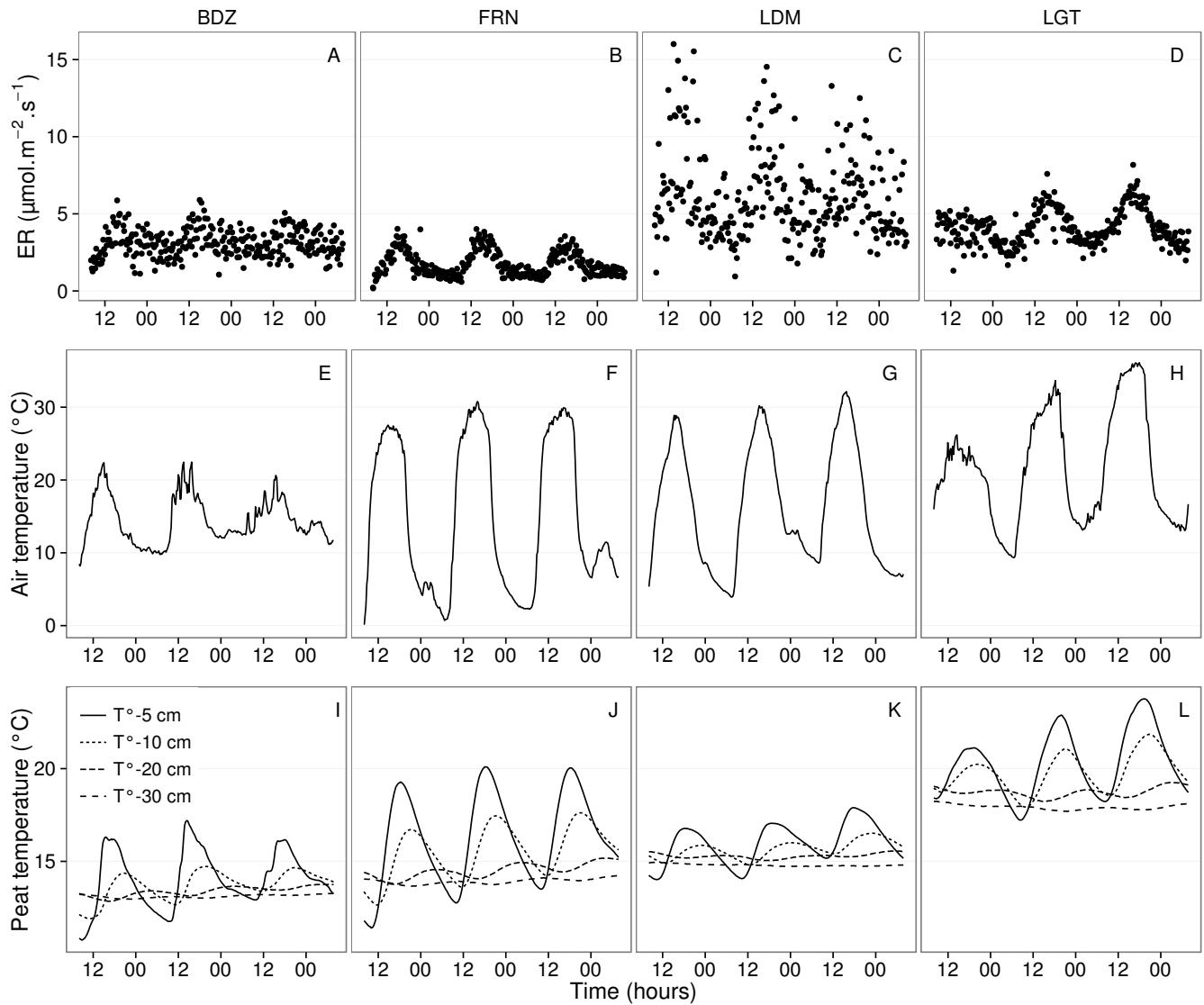


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

2099 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 2102 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 $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 2103 respectively (Figure 5.1 – A, B)

2105 5.2.2 ER and soil temperature synchronisation

2106 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
 2107 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
 2108 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature
 2109 measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled, $R^2=0.94$,
 2110 $p<0.001$; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to
 2111 -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily
 2112 timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and mea-
 2113 surement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and
 2114 LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper
 2115 slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always
 2116 had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites.
 2117 BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of
 2118 the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

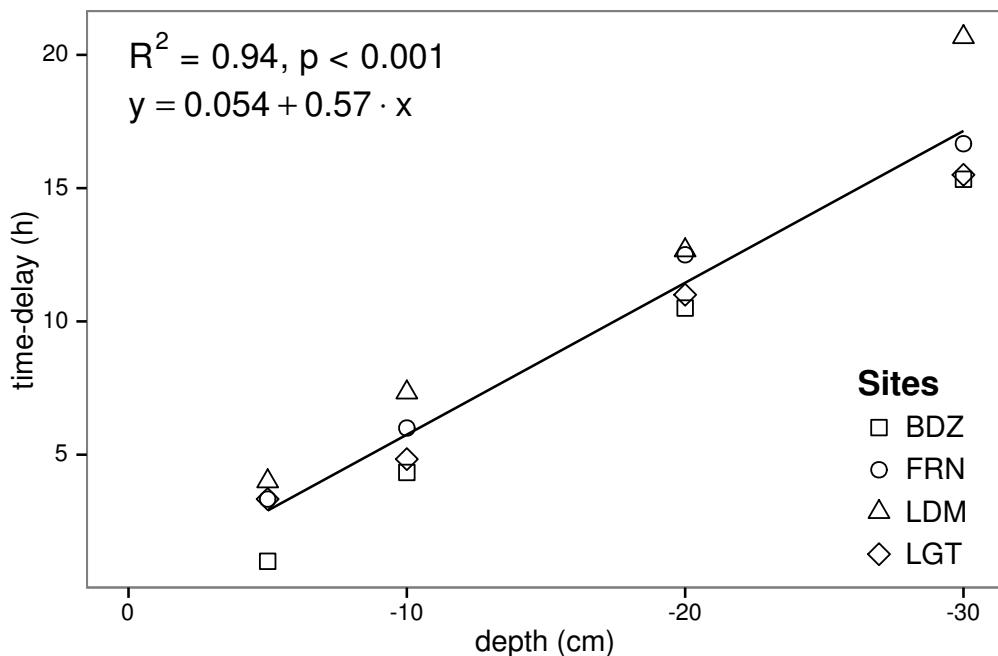


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

2119 5.2.3 Model implementation

2120 For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the dif-
2121 ferences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in R^2
2122 values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,
2123 whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
2124 most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the diffe-
2125 rences between equations were small, however, we will describe the exponential model
2126 in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
2127 ER-temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
2128 This will allow the comparison of the results of our study to others.

2129 5.2.4 ER and temperature relationship

2130 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
2131 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
2132 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
2133 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
2134 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
2135 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement
2136 varied however between sites. For instance, at -5 cm depth R^2 between synchronised
2137 and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47
2138 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and
2139 -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth
2140 (Figure 5.3).

2141 A similar observation can be made for NRMSE. Regardless of some exceptions at
2142 deeper layers especially at -20 cm depth, the NRMSE values show that using syn-
2143 chronised data rather than non-synchronised ones improved the representation of ER
2144 variability at a daily timescale, indicating that depth measurements dependence is
2145 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

2146 data. However with increasing depth R^2 values still decreased and NRMSE values still
2147 increased. For FRN, LDM and LGT, synchronised data at -5 cm depth gave a better
2148 account of the ER variability than surface air temperature (Figure 5.3). This was not
2149 the case in LDM, where temperature at the surface was the best descriptor of ER. For
2150 both R^2 and NRMSE the values at -20 cm depth were better than those observed at
2151 -10 or -30 cm depth. This pattern was observed with different magnitudes among sites,
2152 and was particularly visible in FRN and LGT. For the most part, the synchronisation
2153 of data led to higher R^2 and NRMSE values for models using one soil temperature, at
2154 a daily scale on *sphagnum*-dominated peatlands.

2155 5.2.5 Q_{10} evolution

2156 The Q_{10} stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at
2157 -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth
2158 respectively (Figure 5.4). Average Q_{10} values at the surface and -10 cm depth were
2159 very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the
2160 values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3
2161 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q_{10} values fell almost to 0, while for non-synchronised
2162 data Q_{10} values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q_{10} values
2163 estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of
2164 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
2165 non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either de-
2166 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
2167 values (Figure 5.4).

2168 5.2.6 Daytime and nighttime differences

2169 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
2170 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
2171 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
2172 differences : $p < 0.001$ with and $p < 0.01$ without synchronisation respectively. The

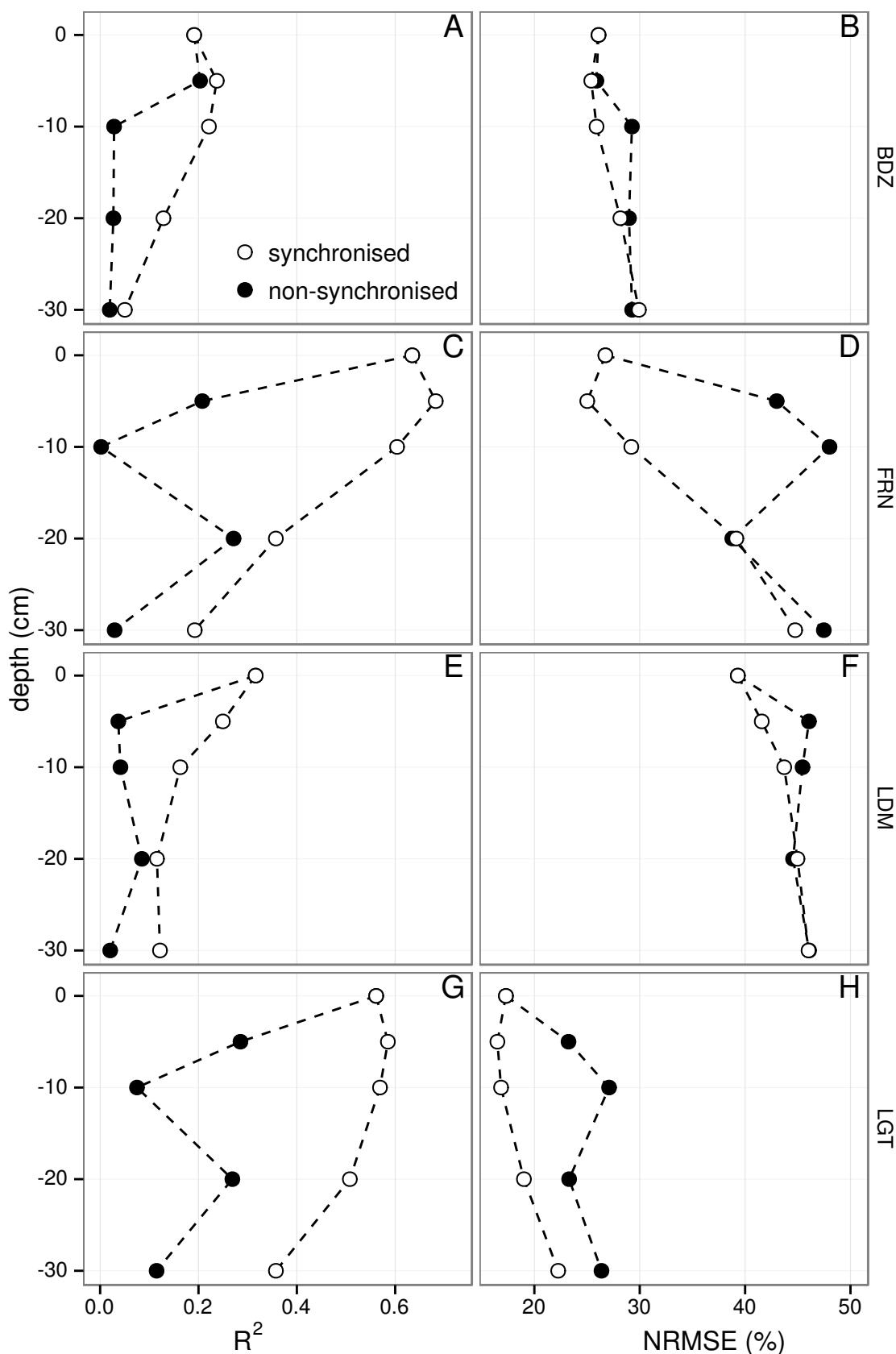


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

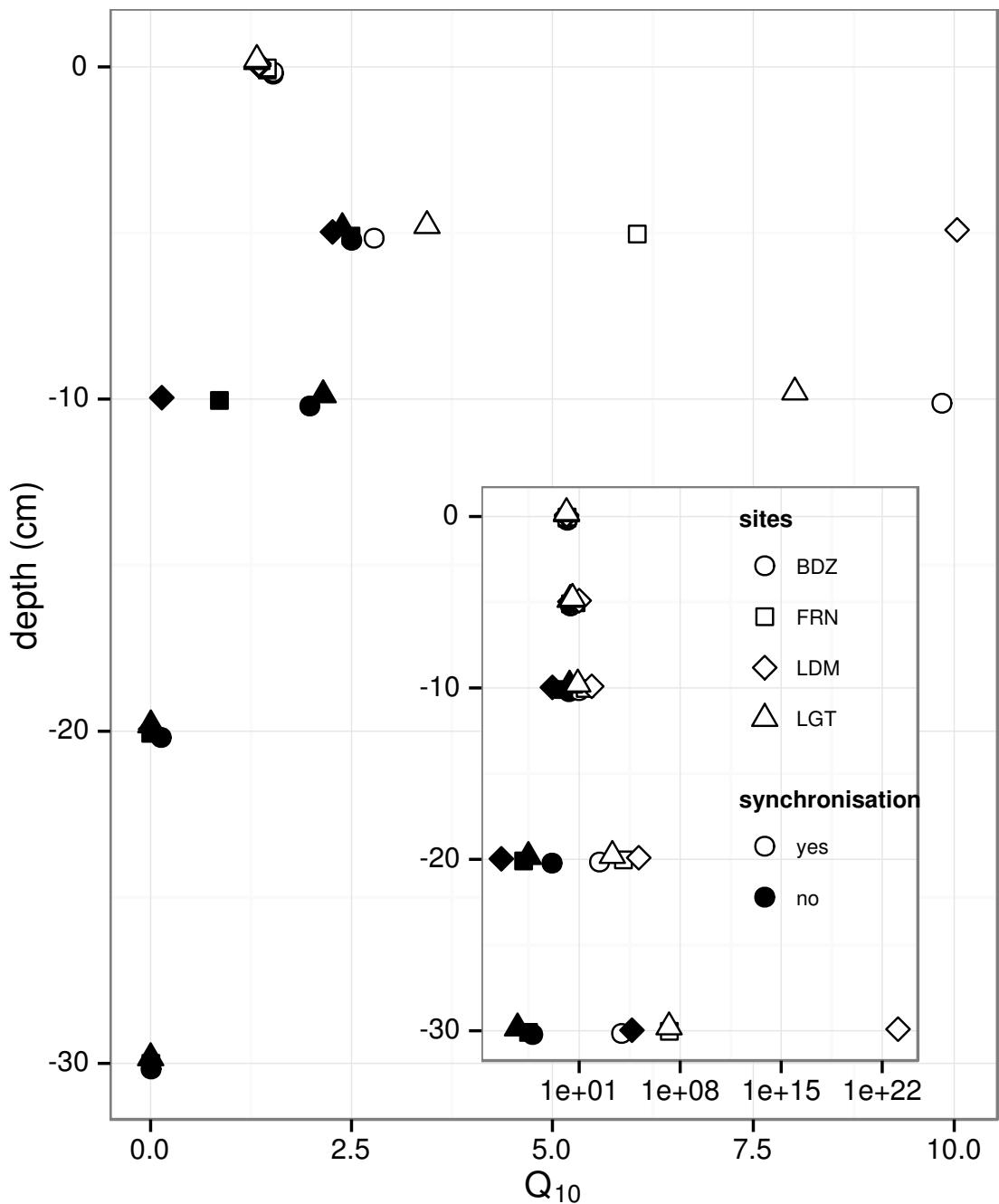


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

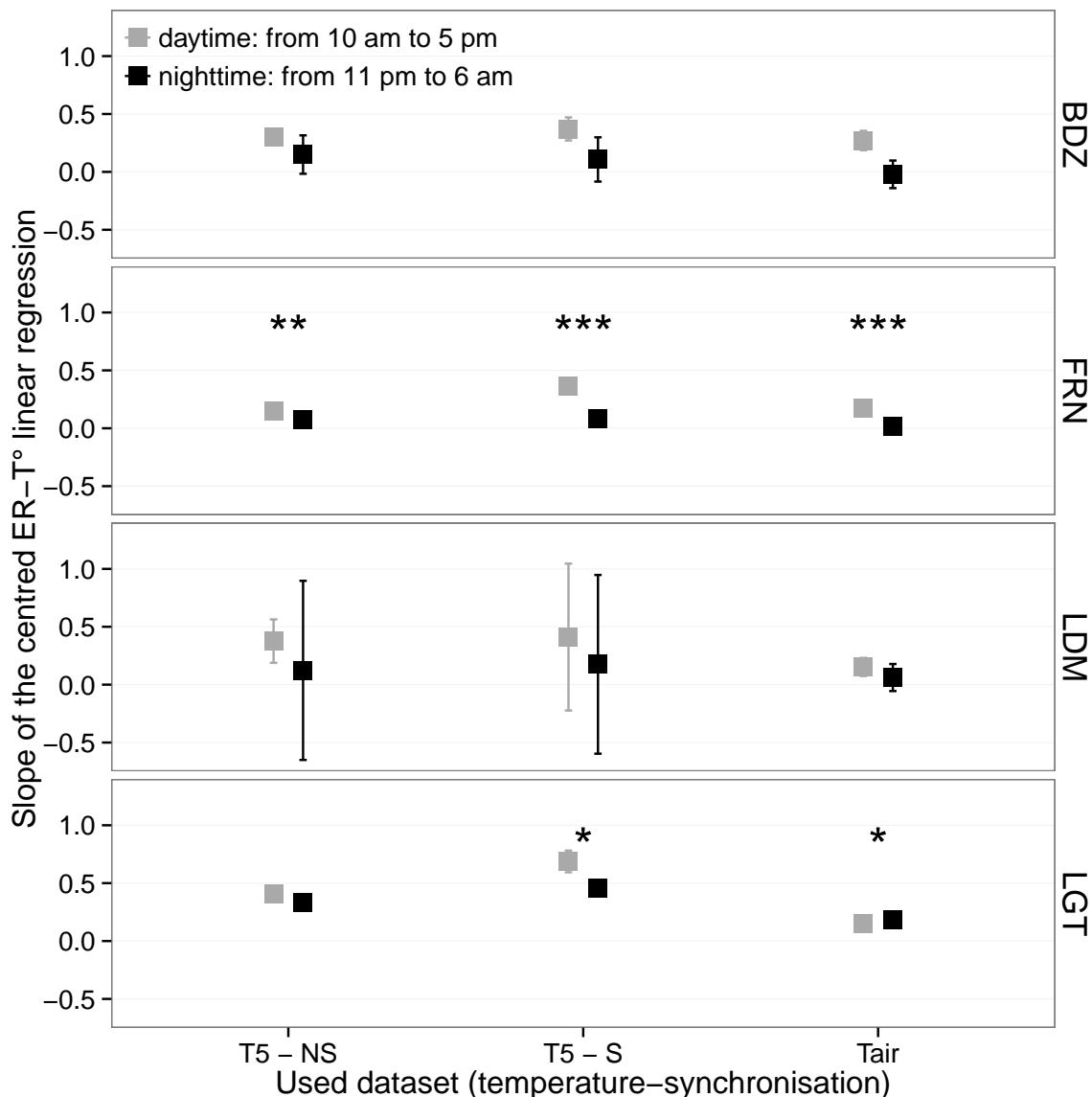


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

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

5.2. Results

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

2178 5.2.7 Peat characterisation

2179 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
 2180 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at
 2181 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

2182 5.3 Discussion

2183 5.3.1 ER differences between sites

2184 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2185 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2
2186 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present
2187 study, the models performed poorly in 2 sites, BDZ and LDM. For BDZ, amplitudes of
2188 both ER and temperatures were low (Figure 5.1 – A, E) making the representation of
2189 ER possible only on a short temperature span. With such low ranges of both ER and
2190 temperature, it can be assumed that ER variability was due to the variability between
2191 plots. For LDM, the ER fluxes were measured in plots that were more heterogeneous
2192 than expected, resulting in strong variability (Figure 5.1 – C). This observation is
2193 consistent with the high NRMSE value calculated for this site (39.3 % for BDZ against
2194 26.1 % for LDM) whereas the R^2 values for these two sites were close, 0.19 and 0.32
2195 for BDZ and LDM respectively, using surface air temperature and an exponential
2196 relationship. It is noteworthy that in FRN the NRMSE values were high with respect
2197 to R^2 values. This result can be explained by the fact that the mean ER flux was
2198 low ($1.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and thus had a strong influence on NRMSE as we used mean
2199 normalization. Finally at -20 cm depth, models using non-synchronised data showed,
2200 an increase in R^2 and a decrease in NRMSE which was more or less observable in
2201 the different sites : clearly in FRN, LGT and to a lesser extent in LDM, but barely
2202 perceivable in BDZ. At this depth the temperature and the ER signal phases are
2203 opposed making the non-synchronised models better at representing ER than at -10
2204 or -30 centimetres but with a reverse relationship. The ER fluxes thus show different
2205 behaviours either in their amplitude or in their homogeneity

2206 5.3.2 Time-delay between temperature and ER

2207 Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-
2208 lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relation-
2209 ship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM
2210 had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours
2211 per centimetre, was higher than those found by Pavelka *et al.* (2007) in a forest and
2212 in a grassland ecosystem and by Parkin et Kaspar (2003) on two agricultural soils (0.4
2213 and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil
2214 has a lower thermal diffusivity than mineral soils (Farouki, 1981; Arya, 2001). LDM
2215 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2216 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the
2217 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2218 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2219 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2220 fluxes.

2221 5.3.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensit- 2222 vity to temperature representation

2223 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2224 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2225 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2226 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2227 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2228 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2229 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2230 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-
2231 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2232 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the

non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites. It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using synchronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values than those using surface air temperature.

5.3.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements

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

5.3.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation

In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} values calculated with non-synchronised data in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 (Raich et Schlesinger, 1992). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term

5.4. Conclusions

evolution. A similar behaviour was found by [Pavelka *et al.* \(2007\)](#) even if this Q_{10} decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely an increase in Q_{10} values with depth ([Graf *et al.*, 2008](#)). This apparent contradiction may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation also led to meaningless high Q_{10} values because synchronisation can explain a higher proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude decreases with depth because of soil dampening.

[2267](#) 5.4 Conclusions

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

²²⁸⁵ Acknowledgements

²²⁸⁶ The work was funded as part of the Peatland National Observatory Service (Service
²²⁸⁷ national d'observation Tourbières, certified by the CNRS/INSU) as the four studied
²²⁸⁸ sites are part of this Service. The authors are also indebted to the site managers for
²²⁸⁹ permitting access to the studied peatlands. We also acknowledge support from Labex
²²⁹⁰ VOLTAIRE (ANR-10-LABX-100-01). Finally we would like to thank Elizabeth Rowley-
²²⁹¹ Jolivet for corrections to the manuscript.

2292

2293

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

2294 L'étude des flux de carbone dans les écosystèmes tourbeux est complexe car assu-
2295 jetti à des facteurs de contrôle dont la prépondérance varie fortement selon l'échelle
2296 considérée et les conditions environnementales. Les effets d'un facteur contrôlant sur
2297 un flux de gaz vont généralement dans le même sens dans la littérature : une hausse
2298 de la température à tendance à augmenter les flux. Une augmentation du niveau de
2299 la nappe à tendance à favoriser la production de CH₄ par rapport à celle du CO₂. La
2300 végétation semble faciliter les échanges de gaz et libère des substrats facilement mo-
2301 bilitables. Outre le fait que ces facteurs co-varient et qu'il donc difficile de distinguer
2302 leurs effets, ces effets sur les différents flux en terme de bilan de carbone est beaucoup
2303 moins nette, d'où la nécessité d'estimer des bilans de carbone sur ces écosystèmes.

2304 Bilan du bilan (de C) ?

2305 Les observations réalisées sur la tourbière de La Guette ont permis de mettre en
2306 évidence des flux de CO₂ particulièrement fort que ce soit pour la RE ou la PPB. Ces
2307 flux annuels, plus fort que ceux relevés dans les tourbières boréales, sont cependant
2308 moins important que ceux mesurés dans des tourbières utilisées comme pâties per-
2309 manentes. Ces observations sont cohérentes avec les observations de terrain. En effet
2310 la présence d'une végétation vasculaire herbacée largement dominante (*Molinia caeru-*
2311 *lea*) rapproche davantage la tourbière de La Guette d'une prairie tourbeuse que d'une
2312 tourbière boréale où prédomine les sphaignes. Le niveau de la nappe particulièrement
2313 élevé pendant les deux années de mesure a probablement limité en partie les flux de
2314 CO₂ sans pour autant les empêcher. En effet à la fois *Molinia caerulea* et *Eriophorum*
2315 *Augustifolium* (**Vaginatum oui mais augustifolium ?**) possèdent un aérenchyme,
2316 cette adaptation aux milieux inondés leur permettant de maintenir des échanges ga-
2317 zeux de leurs racines à l'atmosphère. Par ailleurs la situation géographique locale et
2318 globale du site : une tourbière de plaine située à basse latitude, joue également sur la
2319 saisonnalité du climat, plus faible qu'en montagne, et permettant aux flux de rester

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

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

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

Modélisation saisonnière et mesures horaires

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

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

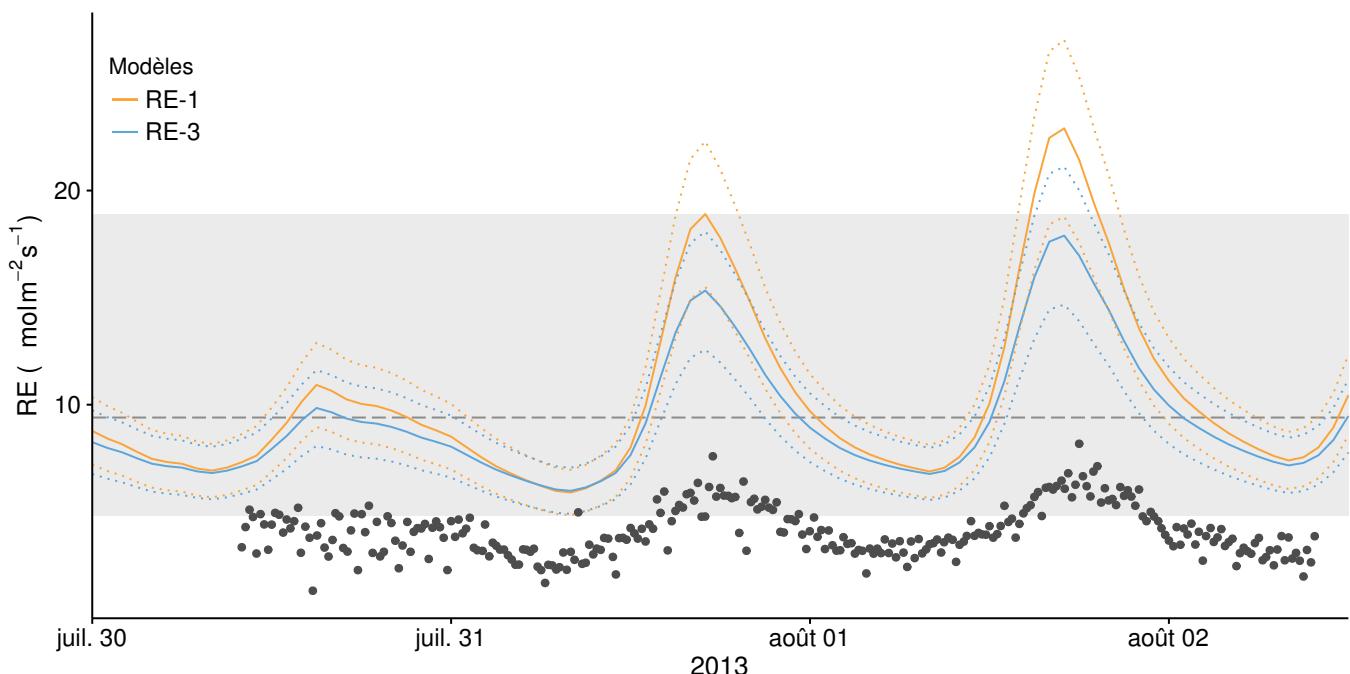


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par les modèles RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond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

sur la figure 5.6. Les estimations des modèles RE-1 et RE-3 restent d'ailleurs majoritairement dans cette gamme de valeurs. Par ailleurs, la placette p04 (Figure 3.1) la plus proche des mesures haute fréquences, est dans la gamme basse des flux que ce soit pour la campagne du 24-25 juillet : troisième flux le plus faible mesuré ($6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou en moyenne sur l'ensemble de mesure où elle vaut $2,81 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ par rapport à la moyenne de l'ensemble des placettes valant $3,77 \pm 2,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

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

Ces deux points considérés, il semble que les estimations des modèles RE-1 et RE-3, malgré les écarts que l'on peut observées, restent cohérentes avec les mesures effectuées aux différentes échelles. Le modèle RE-3 restant davantage encore que le modèle RE-1 dans la gamme de valeur attribuable en grande partie, à la variabilité spatiale. Cette

²³⁶² comparaison montre également l'importance de la variabilité spatiale des flux dans les
²³⁶³ tourbières et la difficulté qu'il peut y avoir à la prendre en compte de façon satisfaisante.

²³⁶⁴ L'hydrologie

²³⁶⁵ L'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette n'a pas pu
²³⁶⁶ être mis en évidence de part une pluviométrie forte et un niveau de nappe toujours
²³⁶⁷ important. Les expérimentations

²³⁶⁸ Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui pré- ²³⁶⁹ cèdent le BdC

²³⁷⁰ (lien chap 3 et 4)

²³⁷¹ Les prendre en compte amélioreraient-il les modèles
²³⁷² modèles globaux ? **limitations des équations** : Plus généralement, la majorité
²³⁷³ des tourbières sont sous la neige une partie de l'année, ce qui n'arrive que rarement sur
²³⁷⁴ la tourbière de La Guette et une partie possède également des zones d'eau libre, qui
²³⁷⁵ n'existent pas sur ce site.

²³⁷⁶ modèles globaux et profondeur de tourbe

²³⁷⁷ Ouverture vers d'autre méthodes de mesures

²³⁷⁸ — chambre automatique (lien chap 5, et chap 3 ?)
²³⁷⁹ — tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3 ?)

²³⁸⁰ perspectives

²³⁸¹ La suite du projet CARBIODIV permettra peut être de mettre en évidence l'effet
²³⁸² de la restauration.

²³⁸³ Un partenariat avec le LSCE commencé pendant ces travaux devra permettre de
²³⁸⁴ valoriser ces données à des échelles plus importante. Des données on d'ors et déjà été
²³⁸⁵ envoyée à Chloé XX qui développe un code "tourbière" dans le modèle ORCHIDEE.

²³⁸⁶ L'installation prochaine d'une tour eddy covariance sur le site permettra de com-
²³⁸⁷ parer ce bilan à des mesures plus haute fréquence.

²³⁸⁸ Modèles : PCARS (frolking2002), MWM (Wu2013), TOPMODEL (Stocker2014)

²³⁸⁹ idées

²³⁹⁰ L'amélioration du protocole de végétation (RVI?)

²³⁹¹ Amélioration des chambres (contrôle de la température? de la vitesse du ventila-
²³⁹² teur? plus grande? aquisition automatisée du PAR sur la chambre)

²³⁹³ l'inclusion des arbres

²³⁹⁴ Correction du volume par pondération de la surface

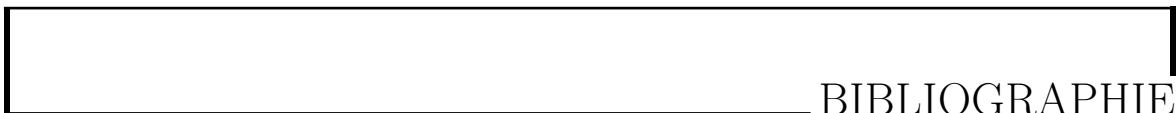
²³⁹⁵ Utilisation de chambres automatiques/EC

²³⁹⁶ Humidité du sol

²³⁹⁷ Propriétés physique de la tourbe (en cours)

2398

2399



BIBLIOGRAPHIE

- 2400 AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
2401 trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
2402 *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- 2403 ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
2404 CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
2405 *chemistry*, 44(2):163–186.
- 2406 ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
2407 NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
2408 for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- 2409 ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
2410 for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
2411 *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- 2412 ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
2413 CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
2414 (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
2415 *Sci.*, 37(1):117.
- 2416 ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
2417 *Geophysics Series*. Academic Press.
- 2418 AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITTIILA,
2419 E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
2420 in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- 2421 BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
2422 Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
2423 thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- 2424 BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil*
2425 *Sci.*, 47(2):151–163.
- 2426 BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
2427 RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,

- 2428 CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGO-
2429 LIS, H., OLESON, K. W., ROUPARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
2430 C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
2431 take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- 2432 BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
2433 on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
2434 91.
- 2435 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2436 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2437 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2438 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2439 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2440 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2441 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2442 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2443 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2444 BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydroche-
2445 mical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- 2446 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2447 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2448 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2449 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2450 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2451 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2452 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
2453 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
2454 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2455 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
2456 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
2457 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
2458 9(4):455–470.
- 2459 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
2460 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2461 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
2462 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
2463 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell
2464 Environ.*, 33(3):394–407.

- 2465 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
 2466 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
 2467 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
 2468 WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
 2469 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
 2470 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
 2471 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2472 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
 2473 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
 2474 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
 2475 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.
- 2476 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
 2477 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
 2478 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
 2479 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
 2480 pages 847–940.
- 2481 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).
 2482 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2483 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
 2484 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
 2485 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
 2486 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovern-
 2487 mental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2488 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
 2489 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2490 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
 2491 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
 2492 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2493 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
 2494 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2495 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).
 2496 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive
 2497 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2498 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
 2499 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2500 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
 2501 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
 2502 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2503 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations
 2504 in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*,
 2505 123:263–269.

- 2506 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
2507 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2508 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect
2509 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,
2510 318(1-2):229–242.
- 2511 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
2512 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2513 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
2514 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- 2515 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
2516 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 2517 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
2518 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2519 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
2520 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 2521 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
2522 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
2523 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2524 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
2525 *Sols et Environnement*, (2e édn), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
2526 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2527 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
2528 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
2529 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2530 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
2531 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2532 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
2533 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
2534 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2535 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
2536 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
2537 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2538 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
2539 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
2540 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2541 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
2542 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et
2543 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
2544 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
2545 *nology*, 22(7):1–17.

- 2546 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
2547 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 2548 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
2549 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
2550 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2551 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
2552 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- 2553 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
2554 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 2555 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
2556 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2557 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
2558 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
2559 1(11):763–766.
- 2560 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
2561 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
2562 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
2563 4(5):803–816.
- 2564 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
2565 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*
2566 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 2567 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
2568 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2569 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,
2570 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
2571 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
2572 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER,
2573 A., SEGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
2574 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
2575 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
2576 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2577 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
2578 mire conservation group.
- 2579 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
2580 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
2581 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2582 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
2583 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
2584 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.

- 2585 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance
2586 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using
2587 comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2588 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
2589 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVAL, M.
2590 L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓTTIR, A., HU, F. S.,
2591 JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKO, A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H.,
2592 MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et
2593 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
2594 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 2596 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-
2597 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2598 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
2599 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohydrology*,
2600 7(2):771–782.
- 2601 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
2602 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
2603 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2604 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
2605 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2606 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
2607 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 2608 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
2609 19(4):409–421.
- 2610 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
2611 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
2612 2011–2024.
- 2613 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
2614 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
2615 820, pages 37–51.
- 2616 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
2617 Jyskä.
- 2618 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
2619 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2620 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss
2621 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.

- 2622 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
2623 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
2624 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*, 5(2):1475–1491.
- 2626 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
2627 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
2628 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2629 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
2630 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.*
2631 *Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 2632 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
2633 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
2634 317.
- 2635 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in
2636 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.
2637 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2638 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
2639 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
2640 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis*
2641 and *Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2642 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
2643 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
2644 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2645 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
2646 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
2647 Press, Burlington.
- 2648 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
2649 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
2650 Burlington.
- 2651 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
2652 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
2653 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2654 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
2655 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
2656 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2657 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
2658 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
2659 SENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
2660 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
2661 vel. *Science*, 329(5993):838–840.

- 2662 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
 2663 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
 2664 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2665 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,
 2666 Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2667 MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth
 2668 and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- 2669 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
 2670 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
 2671 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 2672 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon
 2673 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming
 2674 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–
 2675 1111.
- 2676 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classifica-
 2677 tion system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2678 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
 2679 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2680 PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et
 2681 STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change :
 2682 Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- 2683 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
 2684 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2685 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
 2686 Dependence of the Q₁₀ values on the depth of the soil temperature measuring point.
 2687 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2688 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
 2689 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
 2690 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
 2691 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2692 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
 2693 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed,
 2694 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2695 PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644).
 2696 In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia
 2697 Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- 2698 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
 2699 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
 2700 527.

- 2701 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
2702 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2703 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios :
2704 Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
2705 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2706 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
2707 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
2708 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON,
2709 J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
2710 X., MASKELL, K. et JOHNSON, C. A., éditeurs : *Climate Change 2001 : the Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 185–237. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 2714 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
2715 S., LOHILA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE,
2716 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG,
2717 G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.
- 2720 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
2721 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- 2722 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines et collines*. Forêt privée française.
- 2724 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle qu'amendée en 1982 et 1987*.
- 2727 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
2728 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 2729 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
2730 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2731 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
2732 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
2733 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2735 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
2736 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2737 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Productivity and peat accumulation. In *The biology of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2739 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Sphagnum - the builder of boreal peatlands. In *The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.

- 2741 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
2742 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2743 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO₂ emissions
2744 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,
2745 39B(1-2):140–154.
- 2746 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
2747 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
2748 23(2):126–131.
- 2749 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
2750 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev*, 43(4):449–528.
- 2751 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
2752 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
2753 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
2754 303(5656):353–356.
- 2755 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
2756 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
2757 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 2758 STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G. K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG,
2759 J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, B. et MIDGLEY, B. M. (2013). *IPCC, 2013 : climate
2760 change 2013 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth
2761 assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge
2762 University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 2763 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,
2764 Jyväskylä, Finland.
- 2765 STRACK, M. et PRICE, J. S. (2009). Moisture controls on carbon dioxide dynamics of
2766 peat-Sphagnum monoliths. *Ecohydrology*, 2(1):34–41.
- 2767 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
2768 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
2769 9(2):278–287.
- 2770 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
2771 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 2772 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
2773 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 2774 TAYLOR, K., ROWLAND, A. P. et JONES, H. E. (février 1, 2001). Molinia caerulea (L.)
2775 Moench. *J. Ecol.*, 89(1):126–144.
- 2776 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
2777 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
2778 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).

- 2779 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
2780 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
2781 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- 2782 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
2783 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
2784 118(1-3):371–387.
- 2785 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
2786 DEN, J. W. et MC GUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
2787 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
2788 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 2789 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
2790 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
2791 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 2792 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
2793 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
2794 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 2795 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
2796 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
2797 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
2798 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 2799 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-
2800 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
2801 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 2802 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
2803 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
2804 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 2805 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
2806 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 2807 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
2808 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 2809 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
2810 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
2811 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- 2812 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
2813 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
2814 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
2815 120.
- 2816 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
2817 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
2818 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.

- 2819 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
2820 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
2821 94.
- 2822 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
2823 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
2824 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2825 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
2826 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 2827 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
2828 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
2829 44(5):907–920.
- 2830 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
2831 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
2832 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
2833 ries Washington, DC.
- 2834 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
2835 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2836 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février
2837 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland
2838 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

INDEX

2839	A
2840	atterrissement 11
2841	C
2842	carbone
2843	stock 12
2844	changements globaux 2, 14
2845	E
2846	échange net de l'écosystème
2847	contrôle 21
2848	P
2849	paludification 11
2850	photosynthèse 17
2851	production primaire brute
2852	contrôle 21
2853	R
2854	respiration 18
2855	de l'écosystème 18
2856	contrôle 20
2857	du sol 18
2858	S
2859	services écologiques 3
2860	T
2861	tourbières 8–16
2862	distribution 11
2863	formation 11
2864	surface 10
2865	utilisation 14
2866	turbification 10
2867	Z
2868	zone humide 8

2869

2870



ANNEXES

₂₈₇₁ A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

₂₈₇₂ B protocole végétation

₂₈₇₃ Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
₂₈₇₄ place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
₂₈₇₅ pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
₂₈₇₆ place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
₂₈₇₇ mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

₂₈₇₈ **La strate arbustive**

₂₈₇₉ Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
₂₈₈₀ mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
₂₈₈₁ jusqu'au sommet de l'individu.

₂₈₈₂ **La strate herbacée**

₂₈₈₃ Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
₂₈₈₄ les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
₂₈₈₅ les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
₂₈₈₆ permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
₂₈₈₇ ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

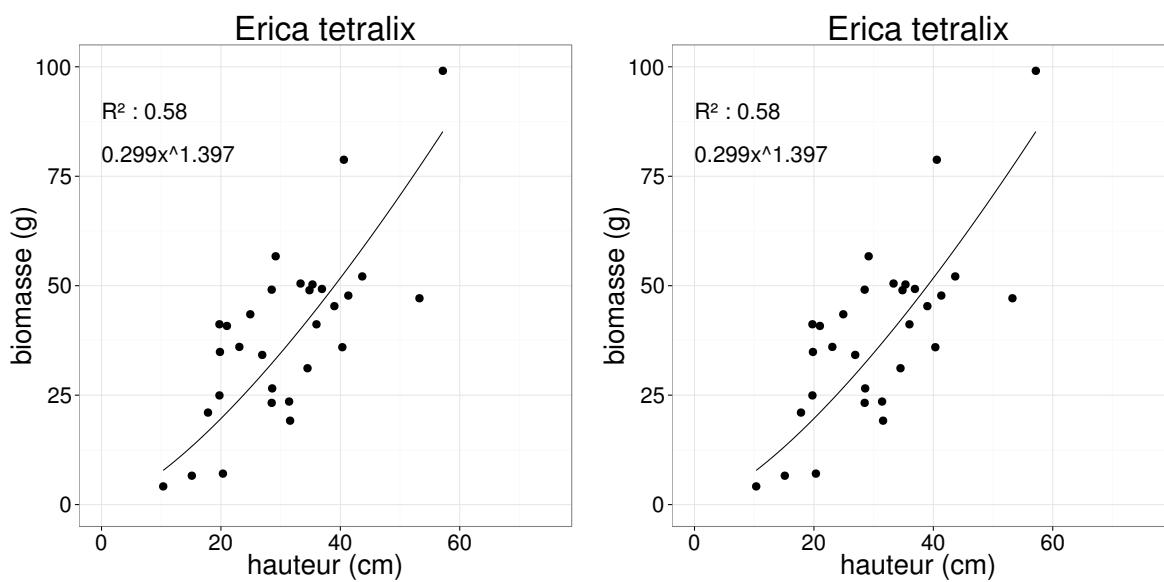


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

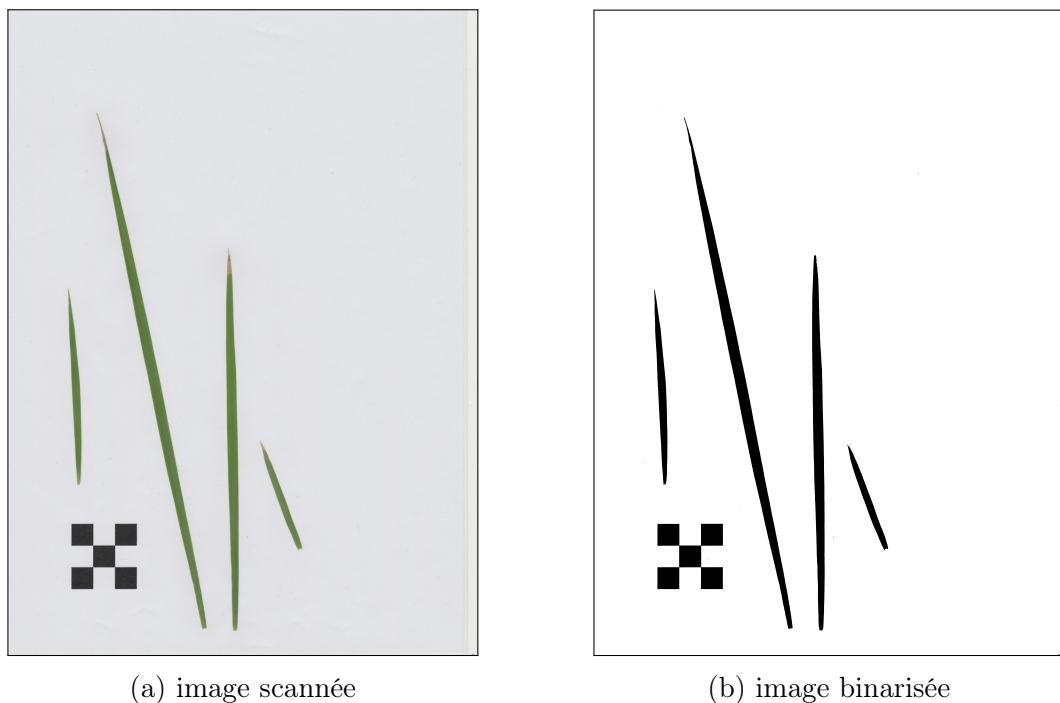


FIGURE 9 – Scanne des feuilles

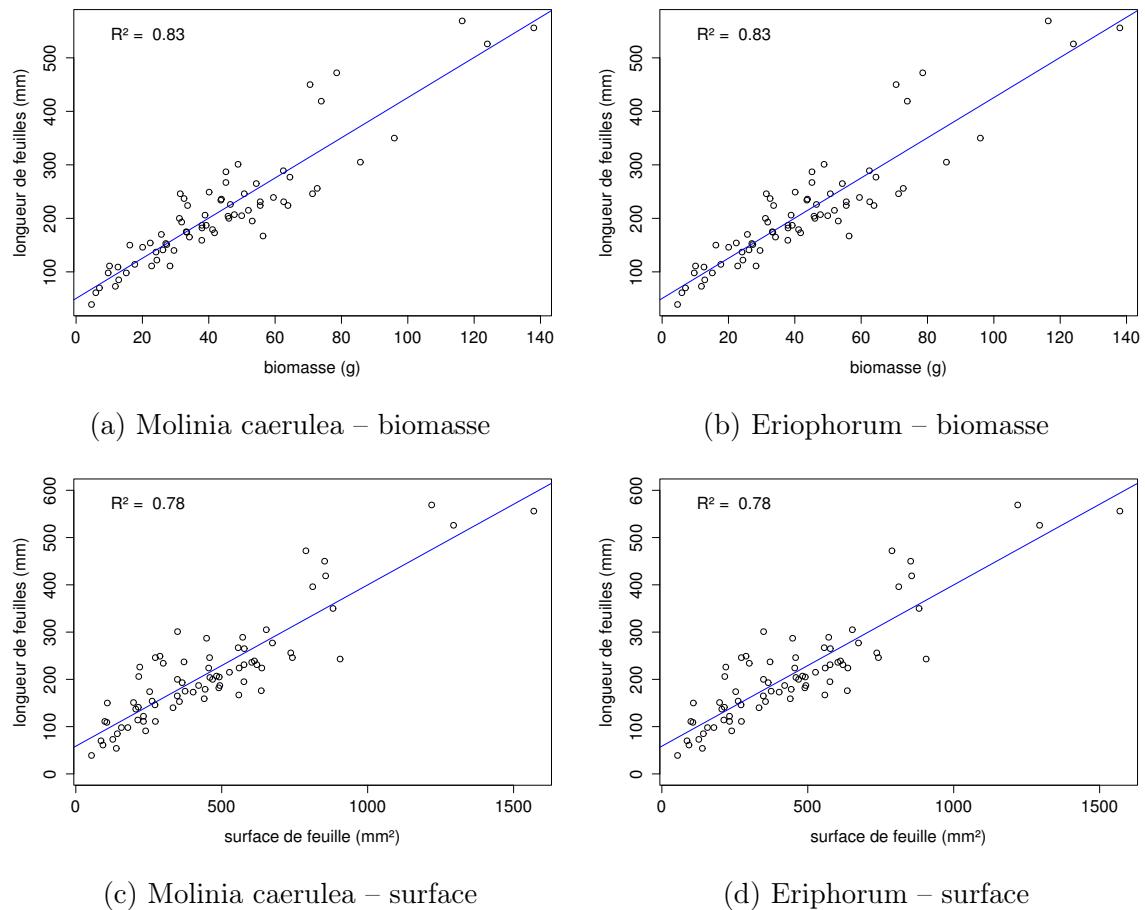


FIGURE 10 – Calibration de la biomasse herbacées pour *Molinia Caerulea* (a), pour *Eriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *Molinia Caerulea* (c), pour *Eriophorum* (d) en fonction de la hauteur

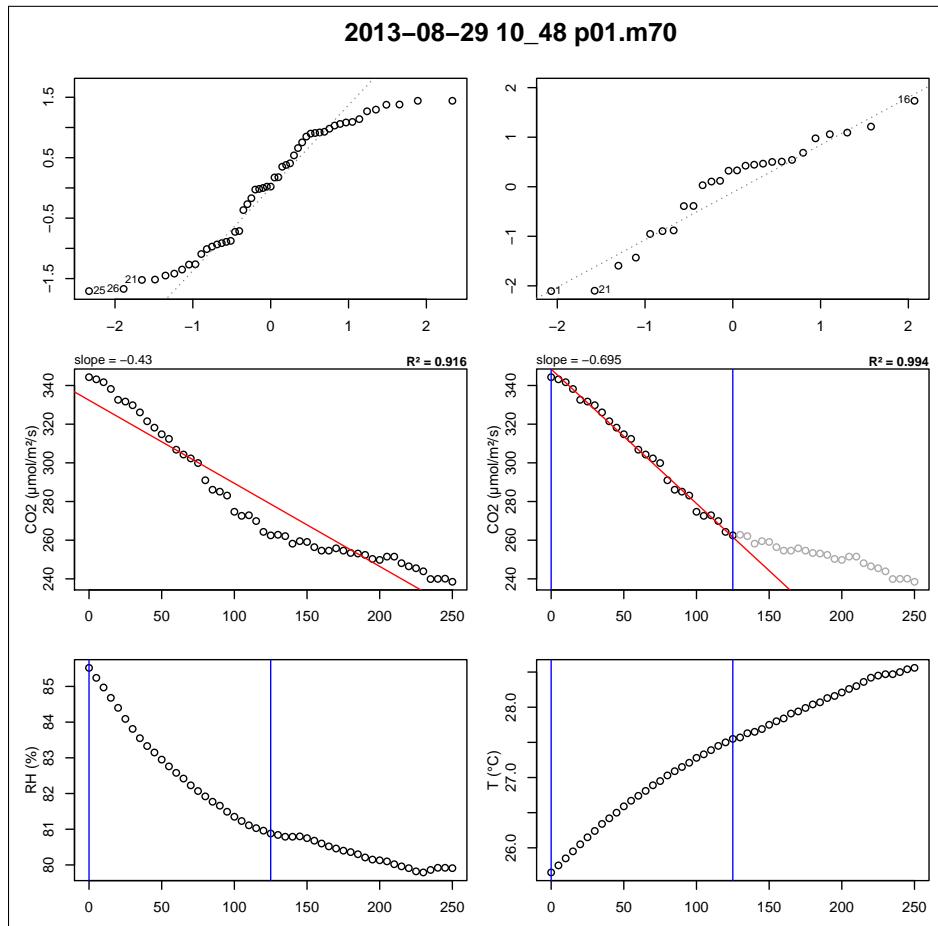


FIGURE 11 – Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO₂

C Le projet CARBIODIV

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

Carte Nécessaire.

D package m70r

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

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

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

Groupe	a			b			c		
	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval
RE-1 – équation 3.6									
Mousse	0.23	19.90	0.000	0.11	6.47	0.000			
Mixe	0.48	18.80	0.000	0.09	7.11	0.000			
Herbe	0.32	41.44	0.027	0.11	13.47	0.000			
Arbuste	0.50	26.02	0.001	0.09	11.10	0.000			
RE-3 – équation 3.8									
Mousse	0.00	38.47	0.019	0.08	8.32	0.000	0.27	15.28	0.000
Mixe	0.00	219.38	0.654	0.09	7.93	0.000	0.49	19.16	0.000
Herbe	0.01	48.37	0.054	0.08	14.79	0.000	0.26	42.80	0.032
Arbuste	0.01	34.85	0.011	0.07	11.09	0.000	0.47	19.93	0.000

- 2903 — De conserver les changements effectués dans un fichier séparé du fichier source,
 2904 qui reste donc intact.
 2905 — De calculer les flux net.

2906 E Tableau modélisation par groupe de végétation
 2907

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

Groupe	a			b			c			d		
	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval	valeur	se	pval
PPB-1 – équations 3.3 et 3.4												
Mousse	11.22	17.48	0.000	33.09	17.01	0.000	14.56	37.24	0.016			
Mix	1154.99	2997.91	0.974	167.22	521.44	0.850	64.49	304.55	0.747			
Herbe	80.90	930.16	0.916	72.30	283.52	0.729	32.24	216.07	0.650			
Arbuste	18.74	312.12	0.753	54.21	185.21	0.597	31.05	164.12	0.551			
PPB-2 – équations 3.5 et 3.4												
Mousse	16.74	49.53	0.062	31.87	14.40	0.000	14.60	34.89	0.012	2.12	202.80	0.629
Mix	42.91	70.19	0.175	51.49	47.42	0.052	30.34	43.26	0.035	-1.83	-256.27	0.702
Herbe	38.57	31.68	0.007	35.69	38.50	0.021	21.99	60.90	0.123	0.10	2122.54	0.963
Arbuste	23.96	33.90	0.010	33.27	47.74	0.054	23.57	70.42	0.176	0.27	910.80	0.914

[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, ...

