

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

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

THÈSE présentée par : Benoît D'ANGELO

soutenue le : [XX mois en lettres 2015]

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

Discipline : Sciences de la Terre et de l'Univers

[Titre de la thèse]

[Sous titre éventuel]

THÈSE dirigée par :

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

RAPPORTEURS :

Prénom Nom Titre, établissement
Prénom Nom Titre, établissement

JURY:

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières	iii
Liste des figures	x
Liste des tableaux	xii
Remerciements	xiii
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	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	17
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	21
1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières	21
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	27
1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	34
2 Sites d'études et méthodologies employées	39
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
2.2 Autres sites du service national d'observation	45
2.3 Mesures de flux de gaz	46
2.3.1 Présentation des méthodologies principales	46
2.3.2 Les mesures de CO ₂	47
2.3.3 Les mesures de CH ₄	50
2.3.4 Le calcul des flux	52
2.4 Facteurs contrôlants	52
2.4.1 acquisitions automatisées	52
2.4.2 acquisitions manuelles	53
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	Design expérimental	57
3.2.2	Variables élaborées utilisées	61
3.2.3	Estimation des flux de GES dans le bilan de C	62
3.2.4	Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	66
3.2.5	Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	67
3.2.6	Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	68
3.3	Résultats	69
3.3.1	Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	69
3.3.2	Estimation des flux de GES	76
3.3.3	Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	86
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	91
3.4	Discussion	97
3.4.1	Modèles à l'échelle de l'écosystème	98
3.4.2	Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	100
3.4.3	Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	105
3.4.4	Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	106
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	111
4.1	Introduction	112
4.2	Procédure expérimentale	114
4.2.1	Expérimentation I	117
4.2.2	Expérimentation II	118
4.3	Résultats	118
4.3.1	Expérimentation I	118
4.3.2	Expérimentation II	125
4.3.3	Comparaison des deux expérimentations	130
4.4	Discussion	133
4.4.1	Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain .	133
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz .	134
4.4.3	Effet des cycles hydrologique multiples sur les flux de GES .	137
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème	139
5.1	Préambule	140
5.2	Introduction	141
5.2.1	Study sites	143
5.2.2	Data acquisition	143
5.2.3	Data synchronisation	144
5.2.4	Sensitivity of ER to temperature	144
5.2.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	145
5.2.6	Physico-chemical characterisation of the peat	146
5.3	Results	146
5.3.1	Air temperature and ER variability	146
5.3.2	ER and soil temperature synchronisation	147
5.3.3	Model implementation	149
5.3.4	ER and temperature relationship	151

5.3.5	Q_{10} evolution	153
5.3.6	Daytime and nighttime differences	153
5.3.7	Peat characterisation	153
5.4	Discussion	156
5.4.1	ER differences between sites	156
5.4.2	Time-delay between temperature and ER	157
5.4.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	158
5.4.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements .	159
5.4.5	Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation . .	159
5.5	Conclusions	160
	Conclusions et perspectives	161
	Références bibliographiques	171
	Index	185
	Annexes	187
A	Photos supplémentaires	188
B	protocole végétation	188
C	package m70r	191
D	Résultats des ACP	192
D.1	ACP des flux de CO ₂ et des facteurs contrôlants (sans CH ₄) .	192
D.2	ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH ₄)	192
E	Le projet CARBIODIV	192
F	Calibrations flux de GES et facteurs contrôlant	192
G	Cartes des flux par placettes	196
G.1	PPB	196
G.2	RE	197
H	Tableau modélisation par groupe de végétation	198
I	Tableau de données bibliographiques	200

LISTE DES FIGURES

1.1	Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013c)	15
1.4	Nombre d'initiation de tourbières dans l'hémisphère nord, pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006).	15
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels 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) dans Christensen <i>et al.</i> (2013).	20
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) 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).	22
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère	23
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	28
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)	30
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 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillée dans l'annexe I. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	36
2.1 Localisation des sites d'études appartenant au SNOT	40
2.2 Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)	42
2.3 Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	43
2.4 Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	44
2.5 Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	44
2.6 Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014 . .	44
2.7 Mesures de CO_2	49
2.8 SPIRIT	50
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/	64
3.3 Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	68
3.4 Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).	70
3.5 Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015, Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le compose	70
3.6 Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air (Tair) et du sol à $-5, -30, -50$ et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurée dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015	71
3.7 Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.	72
3.8 Variabilité temporelle des flux de CO_2 moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.	74
3.9 Évolution des flux de méthane moyen sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard. .	75
3.10 Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en °C)	76

3.11 Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E)).	78
3.12 Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E).	80
3.13 Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E)). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e).	83
3.14 Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c et f, annexe E)).	83
3.15 Évolution du R^2 de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.	84
3.16 Calibration des flux de CH ₄ avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphe d, e et f).	85
3.17 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	86
3.18 Flux de CO ₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	87
3.19 Flux de CO ₂ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard	88
3.20 Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet <i>et al.</i> (2013).	90
3.21 Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème	91

3.22 Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.	93
3.23 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette (N=20). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	95
3.24 Distribution de la NRMSE, du R ² (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette (N=17). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	96
3.25 Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)	97
3.26 Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	100
3.27 Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	101
3.28 Relation entre les flux de CH ₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).	103
3.29 Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	105
3.30 Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.	107
3.31 Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe 5 recense les références utilisées.	109
4.1 Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire : 6 témoins et 6 traités, avec des dispositif pour intercepter la pluie (en bas).	115
4.2 Expérimentation I : Évolution de la 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 de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	121

4.3	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	122
4.4	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.	123
4.5	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation II. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.	126
4.6	Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	127
4.7	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	128
4.8	Relations entre les flux de GES, CH ₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.	131
4.9	Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a * \exp(b * Température)$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH ₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentation (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.	132
5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	148
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	149
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.	152
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).	154
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).	155

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.	168
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	188
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	189
9	Scanne des feuilles	189
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	190
11	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO ₂	191
12	Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	193
13	Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH ₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	194
14	Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à gauche la distribution des résidus.	195
15	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle PPB-2	196
16	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-1	197
17	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m ⁻² an ⁻¹ à partir du modèle RE-3	197

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	16
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	18
3.1	Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement sont réalisées sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement sont réalisées par la station météorologique (1 seul point).	60
3.2	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	81
3.3	Cumul annuel des flux, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés.	88
3.4	Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan	89
3.5	Cumul 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)	93
3.6	Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avec différentes combinaisons de modèles. La dernière colonne représente de bilan de CO_2 à l'échelle de l'écosystème.	94
4.1	Effet d'une baisse du niveau de la nappe d'eau (assèchement) dans les tourbières sur les flux de CO_2 . Les flèches rouges montante décrivent une augmentation du flux et les flèches bleues une diminution.	113
4.2	Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour s'équilibrer avec leur nouvel environnement.	116
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).	150

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 $g.cm^{-3}$	156
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.	198
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.	199
5	Références et données utilisés. La colonne « Année » se réfère aux années de mesure, les flux (ENE, RE, PPB, CH ₄ , COD, BCNE) sont exprimés en gC m ⁻² an ⁻¹ . La colonne « Classif » décrit le type de tourbière (Haut-marais : bog ou Bas-marais : fen). La colonne « Manag. » décrit une éventuelle utilisation du site. Les colonnes « TMA » et « PMA » correspondent respectivement aux températures moyennes annuelles et aux précipitation moyennes annuelles. Les latitudes et longitudes (colonne « Lat/Lon ») sont exprimés en degrés décimaux	200



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 Vers 1610, Jan Baptist Van Helmont, chimiste, physiologiste et médecin, découvre
4 le dioxyde de carbone (CO_2) qu'il nomme « gaz sylvestre¹ » (Philippe de Souabe-
5 Zyriane, 1988). À cette époque pré-industrielle (avant 1800), les concentrations en
6 CO_2 sont estimées à 280 ppm² (Siegenthaler et Oeschger, 1987). En 1957, Charles
7 David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise pour la première fois un
8 analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration de CO_2 de l'atmosphère
9 dans l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence importante de ses mesures
10 lui permirent de mettre en évidence pour la première fois les variations journalières et
11 saisonnières des concentrations en CO_2 atmosphérique, et d'évaluer également à plus
12 long terme leur tendance à la hausse (Harris, 2010). Depuis l'époque pré-industrielle
13 les concentrations en CO_2 ont en effet légèrement augmenté et sont alors estimées à
14 315 ppm environ. (Pales et Keeling, 1965). Ce constat a probablement joué un rôle dans
15 la prise de conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de
16 l'étude du changement climatique et plus largement des changements globaux. En 2013,
17 le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC) a publié
18 son 5^e rapport sur le changement climatique qui souligne l'importance des émissions de
19 Gaz à Effet de Serre (GES) dans le changement climatique (Stocker *et al.*, 2013). Au
20 printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm a été dépassée dans tout l'hémisphère
21 nord selon un communiqué de l'Organisation Météorologique Mondiale (http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_991_fr.html).
22

23 À l'échelle globale, l'humanité, par la consommation des combustibles fossiles et
24 par la production de ciment, émet dans l'atmosphère environ $7,8 \text{ PgC an}^{-1}$ ³ (Ciais
25 *et al.*, 2014). Les flux « naturels » entre l'atmosphère et la biosphère sont d'un ordre de
26 grandeur supérieur : 98 et 123 PgC an^{-1} respectivement, pour la respiration (CO_2 et
27 CH_4 principalement) et la photosynthèse au sens large (Bond-Lamberty et Thomson,
28 2010; Beer *et al.*, 2010). L'importance de ces flux renforce la nécessité de les comprendre
29 et si possible de les prédire, car une modification de leur dynamique même faible

1. Ce nom vient du fait que ce gaz était identifié comme provenant, entre autres, de la combustion du charbon

2. Partie par million

3. PgC : 10^{15} grammes de carbone

30 pourrait avoir des conséquences importantes. Les flux de carbone entre les écosystèmes
31 naturels et l'atmosphère sont importants et les sols stockent entre 1500 et 2000 PgC
32 qu'il faut mettre en perspective avec les 750 à 800 PgC stockés dans l'atmosphère.

33 Parmi les écosystèmes terrestres naturels, les **tourbières** sont les plus efficaces
34 dans le stockage du carbone. Ce fonctionnement naturel en **puits de carbone** est
35 la conséquence de conditions de saturation en eau importante du milieu, empêchant
36 la dégradation des matières organiques (majoritairement constituées de carbone) qui
37 se stockent sous forme de tourbe. Ce stock est estimé entre **270 et 455 PgC**, ce qui
38 représente **10 à 25 % du carbone stocké dans les sols mondiaux** alors que ces
39 écosystèmes ne représentent que **2 à 3 % des terres émergées**. La concentration de ce
40 stock sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord, où sont localisées la majorité des
41 tourbières, rend incertain son devenir. En effet ce sont dans ces zones que sont attendus
42 les changements climatiques les plus importants ([Ciais et al., 2014](#)). La pérennité de
43 ces écosystèmes est également fragilisée par les nombreuses perturbations anthropiques
44 qu'ils subissent ou qu'ils ont subis. Longtemps considérés comme néfastes et impropres
45 à la culture, une grande partie des tourbières ont été drainées pour être exploitées : la
46 tourbe a été utilisée comme combustible ou comme substrat horticole, les tourbières
47 comme terres agricoles ou sylvicoles.

48 Autrefois étudiées pour les propriétés combustibles de la tourbe, les tourbières sont
49 aujourd'hui principalement étudiées afin de comprendre leur fonctionnement et l'effet
50 des perturbations climatiques et anthropiques sur ce fonctionnement, notamment par
51 rapport à leur fonction de puits de carbone. La variabilité de ces écosystèmes rend la
52 prédiction de leurs comportements délicate et aujourd'hui malgré leur importance ces
53 écosystèmes ne sont pas pris en compte dans les modèles globaux. Le dernier rapport du
54 GIEC note ainsi que si les connaissances ont avancé, de nombreux processus ayant trait
55 à la décomposition de la matière organique des sols sont toujours absents des modèles
56 notamment en ce qui concerne le carbone des zones humides boréales et tropicales et des
57 tourbières ([Ciais et al., 2014](#)). Plus spécifiquement, si les facteurs de contrôle principaux
58 des émissions de carbone dans ces écosystèmes sont connus : la température, le niveau

59 de la nappe d'eau, la végétation, leurs variations et co-variations ne font pas consensus.

60 **Le rôle des variations du niveau de la nappe d'eau**, particulièrement l'effet du

61 sens de ces variations et leur intensité sur les flux de GES, restent à comprendre. Tout

62 comme **l'effet des communautés végétales** et de leur changements, comme par

63 exemple l'envahissement d'une tourbière par une végétation vasculaire. Pour mieux

64 comprendre ces écosystèmes, à différentes échelles, l'investigation est donc nécessaire

65 pour estimer leurs comportements face aux changements qu'ils subissent et vont subir.

66 Objectifs du travail

67 Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la varia-

68 bilité spatio-temporelle des flux et des variables environnementales qui pourraient les

69 conditionner (ii) de déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent le fonc-

70 tionnement comme puits ou source de carbone de cet écosystème notamment l'effet

71 du niveau de la nappe sur les émissions lors de cycles de dessiccations réhumectations,

72 et (iii) d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La Guette. Pour ce faire une

73 approche axée sur **l'observation** et **l'expérimentation** a été mise en oeuvre :

- 74 — Dans un premier temps, un suivi de la tourbière de La Guette a été mis en
- 75 place, sur deux années, permettant d'évaluer les flux de GES (CO_2 et CH_4) et
- 76 d'étudier leurs variations saisonnières et spatiales sur l'ensemble de l'écosystème.
- 77 Ces estimations de flux ont ensuite pu être utilisées pour estimer le bilan de
- 78 carbone de la tourbière.
- 79 — Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes et sur le
- 80 terrain, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particu-
- 81 lièrement lors de cycles de dessiccation-réhumectations.
- 82 — Enfin un suivi des flux à haute fréquence sur plusieurs tourbières a été réalisé
- 83 afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO_2
- 84 entre le jour et la nuit et de tester à cette échelle une méthode d'estimation de
- 85 la RE basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.
- 86 Le document est structuré de la façon suivante :

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

104 CHAPITRE 1

105

106

107

108

109

110

111

112

113

114

115

116

117

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

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	17
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	21
1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières	21
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	27
1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	34

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

118 La première partie de ce chapitre traite des tourbières de façon générale : Que
119 sont ces écosystèmes ? Quelle terminologie y est associée ? Comment se forment-ils ?
120 Quelle est leur extension ? Quelles sont les perturbations qu'ils subissent ? La seconde
121 partie décrit plus spécifiquement les tourbières à travers le prisme des flux de carbone,
122 principalement gazeux : Quels sont les liens entre la structure et le fonctionnement
123 des tourbières et les flux de carbone ? Quels sont les facteurs qui contrôlent ces flux ?
124 Quel est l'état des connaissances quant à l'estimation des bilans de carbone dans ces
125 écosystèmes ?

126 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

127 Les tourbières sont des écosystèmes particulièrement liés au cycle du carbone. En
128 effet le carbone y est stocké de façon considérable grâce à un fonctionnement naturel
129 propice à cette accumulation. Ce lien est d'ailleurs d'une importance telle qu'il fait
130 partie intégrante de leurs définitions.

131 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

132 Définitions

133 Les tourbières font partie d'un ensemble d'écosystèmes plus large que l'on appelle
134 les zones humides (*wetlands*). Ces zones humides ne sont ni des écosystèmes terrestres
135 au sens strict, ni des écosystèmes aquatiques. Elles sont à la frontière entre ces deux
136 mondes et sont caractérisées par un niveau de nappe élevé, proche de la surface du
137 sol, voire au dessus. Cette omniprésence de l'eau joue sur l'aération du sol et module
138 ainsi la disponibilité en oxygène. Les zones humides ont été définies en 1971, lors de la
139 convention de RAMSAR¹ de la façon suivante :

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

ZONE HUMIDE :

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

(Ramsar, 1987)

141 Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les
 142 marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont
 143 des écosystèmes majoritairement continentaux (par opposition aux écosystèmes cô-
 144 tiers comme les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones
 145 humides, un niveau de nappe d'eau élevé, conséquence d'un bilan hydrique positif, et
 146 donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le développement de communautés
 147 microbiennes et végétales spécifiques, adaptées aux milieux humides ou inondés.

148 Les tourbières représentent 50 à 70 % des zones humides Joosten et Clarke (2002).
 149 Leur définition est variable selon les régions. Deux définitions sont régulièrement utili-
 150 sées :

TOURBIÈRE :

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

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

TOURBIÈRE ACTIVE :

Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur topographique

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

156 Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-
157 çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrière ces deux définitions se
158 chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut,
159 par exemple, avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être
160 active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à
161 30 cm malgré un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux peut
162 d'ailleurs contenir à la fois des zones qui correspondent à la première définition et
163 d'autres à la seconde. Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des éco-
164 systèmes contenant ou des écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est-ce que la
165 tourbe ?

TOURBE :

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

Définition traduite d'après Joosten et Clarke (2002)

167 Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
168 organique (histosol) au sens large, dans lesquel est classée la majorité des sols tourbeux
169 (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre sols
170 organiques et tourbes avec un seuil à 75 % (Andrejko *et al.*, 1983) ou 80 % (Landva
171 *et al.*, 1983). Il est également nécessaire de préciser qu'au delà de la classification uti-
172 lisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement 80 %
173 de matières organiques au minimum (Rydin et Jeglum, 2013b). Ce processus de forma-
174 tion est appelé la tourbification ou turfigénèse et les matières organiques accumulées
175 proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques de la
176 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 d'éléments ayant une ou plusieurs liaison C–H formant de nombreux composés organiques dont des carbohydrate (sucres, cellulose . . .), des composés azotés (protéines, acides aminés . . .) et phénoliques (lignine . . .), des lipides (cires, résines, . . .) et d'autres⁴.

¹⁷⁸ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁷⁹ L'hétérogénéité des définitions ajoutée aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁸⁰ certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁸¹ tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par
¹⁸² l'ensemble des tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface
¹⁸³ correspond à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre
¹⁸⁴ elles sont situées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et
¹⁸⁵ sub-boréales ([Strack, 2008](#) et figure 1.1). Ce travail sera focalisé sur ces écosystèmes
¹⁸⁶ caractérisés par la présence importante de sphaignes. Les sphaignes sont des bryo-
¹⁸⁷ phytes⁵ de la famille des *Sphagnaceae*. Les tourbières des forêts tropicales ne seront
¹⁸⁸ donc pas considérées. Ces dernières ayant un fonctionnement spécifique, en effet malgré
¹⁸⁹ des températures importantes, elle maintiennent un bilan hydrique positif grâce à des
¹⁹⁰ précipitations très importantes ([Chimner et Ewel, 2005](#)).

¹⁹¹ La formation des tourbières

¹⁹² Pour former une tourbière il faut la réunion de deux conditions majeures : un bilan
¹⁹³ hydrique positif (permettant de maintenir un niveau de nappe élevé et une anaérobie
¹⁹⁴ importante du milieu), et une décomposition des litières végétales plus lente que sa
¹⁹⁵ production. Ces deux conditions sont réunies dans les deux processus de formation des

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. Les bryophytes sont des végétaux caractérisés par un système vasculaire absent. Ces plantes n'ont pas de racines mais des rhizoïdes. On les appelle communément des mousses.



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

196 tourbières généralement distingués : L'atterrissement et la paludification (Figure 1.2).
197 Il s'agit pour le premier du comblement progressif d'une zone d'eau stagnante (Fi-
198 gure 1.2). Ce comblement est généralement lié à l'action combinée d'apports exogènes
199 et d'une végétation colonisant les eaux en formant des tremblants⁶. La paludification
200 est la formation de tourbe directement sur un sol minéral, grâce à des conditions d'hu-
201 midité importante dans des zones peu perméables et topographiquement favorables
202 (dépressions). Ces modes de formation ne sont pas mutuellement exclusifs : une tour-
203 bière peut être le siège de l'un ou l'autre des processus, ou des deux, selon la zone
204 spatiale ou la période de temps considérée.

205 Classifications et terminologies

206 Selon les disciplines, différentes classifications sont utilisées pour différencier ces
207 tourbières à sphaignes. La plus générale et la plus utilisée dans la littérature distingue
208 les tourbières dite hautes, ou de haut-marais *bog*, et les tourbières basses, ou de bas-
209 marais *fen*. Ces deux catégories doivent davantage être vues comme un continuum
210 plutôt qu'une séparation franche.

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



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

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

211 Les tourbières de haut-marais sont alimentées principalement par les précipitations :
212 elles sont dites ombratrophes. Leur surface parfois bombée (tourbières élevées ou bom-
213 bées) peut également être plate ou en pente. Cette géométrie situe une partie au moins
214 de l'écosystème au dessus du niveau de la nappe. Elles ont une concentration en nutri-
215 ments relativement faible (oligotrophes) et renferment des eaux acides dont le pH est
216 compris entre 3.5 et 4.2. Les végétations dominantes sont constituées de sphagnes, de
217 linaigrettes, et de petits arbustes. ([Francez, 2000](#); [Rydin et Jeglum, 2013c](#)).

218 Les tourbières de bas-marais sont alimentées en eau par des nappes souterraines ou
219 des eaux de ruissellement : elles sont dites minérotrophes. Elles ont généralement un
220 niveau de nappe très proche de la surface du sol et sont généralement de forme concave
221 ou en pente. Elles sont riches en nutriments (notamment en azote et phosphore) et le pH
222 de leurs eaux de surface varie de 4 à 8. Les végétations dominantes de ces écosystèmes
223 peuvent être des bryophytes, des graminées ou des arbustes bas ([Rydin et Jeglum,](#)
224 [2013c](#)).

225 Au sein de ces écosystèmes la topographie est fortement variable et fait l'objet
226 d'une terminologie particulière : on parle de buttes (*hummock*) pour désigner des sur-
227 élévations topographiques, de gouilles (*hollow*) pour les dépressions et de replats (*lawn*)
228 pour les zones entre les deux (Figure 1.3). Ces différences micro-topographiques en-
229 traînent des différences de composition végétale, ainsi certaines espèces de sphagnes
230 se développent préférentiellement sur les buttes (*Sphagnum fuscum*) et d'autres dans
231 les gouilles (*Sphagnum cuspidatum*).

232 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

233 Fonction puits de carbone

234 Par définition les tourbières stockent ou ont stocké du carbone. Cette fonction puits
235 de carbone rend ces écosystèmes importants vis-à-vis des changements globaux malgré
236 la faible surface qu'ils représentent (pour rappel 2 à 3 % des terres émergées). En effet
237 le carbone stocké dans les tourbières tempérées et boréales est estimé entre 270 et

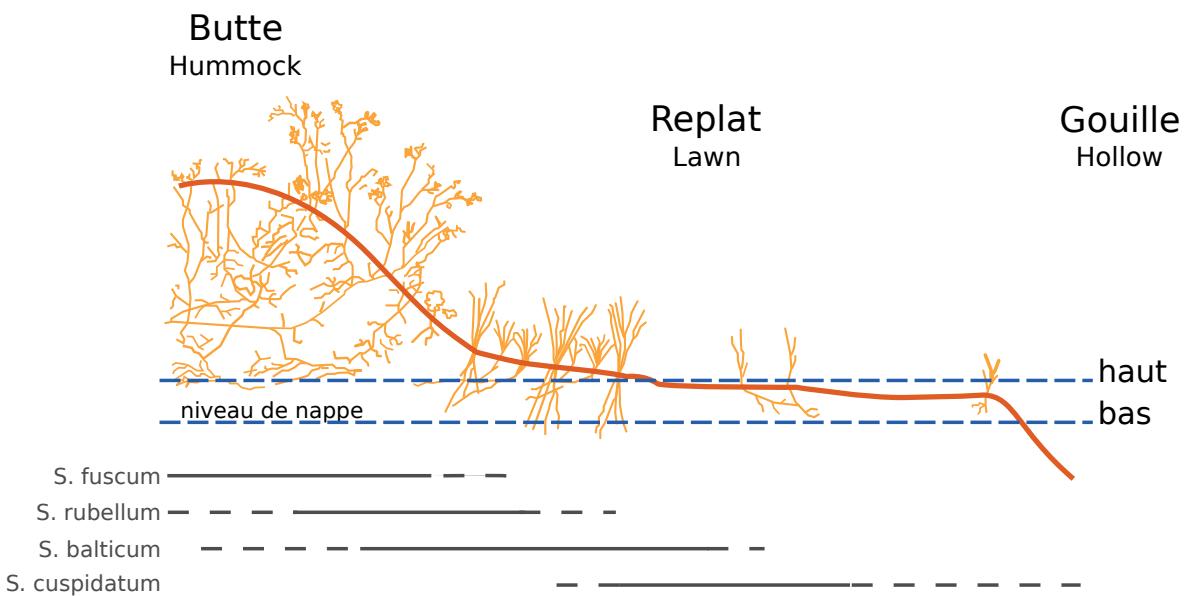


FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d’après Rydin et Jeglum (2013c)



FIGURE 1.4 – Nombre d’initiation de tourbières dans l’hémisphère nord, pendant l’holocène. Modifié d’après (MacDonald *et al.*, 2006).

²³⁸ 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les sols et
²³⁹ entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage datant
²⁴⁰ des 10 derniers milliers d’années, l’holocène, période pendant laquelle s’est formée la
²⁴¹ majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010; MacDonald *et al.*, 2006) (Figure 1.4).

²⁴² L’accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé,
²⁴³ par photosynthèse, qu’émis par l’écosystème. La production végétale des tourbières
²⁴⁴ n’est pas particulièrement élevée (Huc, 1980) et n’explique pas l’accumulation du car-
²⁴⁵ bone. La décomposition des litières végétales est en revanche plus faible que dans
²⁴⁶ d’autres écosystèmes (Rydin et Jeglum, 2013c). Ceci est rendu possible par les niveaux

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

Compartiment	Stock (PgC)	Références
Tourbières	270 – 455	Gorham (1991); Turunen <i>et al.</i> (2002)
Végétation	450 – 650	Robert et Saugier (2003)
Sols	1500 – 2000	Post <i>et al.</i> (1982); Robert et Saugier (2003); Eswaran <i>et al.</i> (1993)
CO ₂ atmosphérique	750 – 800	Robert et Saugier (2003)
Permafrost	1700	Tarnocai <i>et al.</i> (2009)

247 de nappe élevés de ces écosystèmes, minimisant les processus de dégradation aérobie en
248 limitant l'accès à l'oxygène. Cet effet est de plus renforcé par la végétation spécifique
249 de ces écosystèmes, les sphaignes, qui produisent des litières difficilement dégradables,
250 dites récalcitrantes, par rapport à celles produites par les végétaux vasculaires (Hobbie,
251 1996; Liu *et al.*, 2000; Bragazza *et al.*, 2007).

252 Végétation et biodiversité des tourbières

253 Les sphaignes sont la végétation caractéristique des tourbières. Ce sont des espèces
254 dites ingénierues, capables de modifier l'environnement dans lequel elles se développent
255 dans le but d'obtenir un avantage compétitif sur les autres végétaux (Van Breemen,
256 1995). Les sphaignes sont notamment capables de capter les nutriments apportés par
257 les précipitations via leur capitulum ⁷ et donc avant que ceux-ci n'atteignent les racines
258 des plantes vasculaires (Malmer *et al.*, 1994; Svensson, 1995). Elles ont également la
259 capacité de stocker ces nutriments ce qui diminue encore ceux qui seront disponibles
260 dans le milieu (Rydin et Jeglum, 2013d). En plus de favoriser un environnement pauvre
261 en nutriment, les sphaignes promeuvent un environnement acide en abaissant le pH. Ces
262 contraintes (pauvreté en nutriments et acidité) défavorisent l'implantation d'espèces
263 peu tolérantes.

264 Malgré tout, ces écosystèmes sont le siège d'une biodiversité importante d'espèces
265 végétales adaptées à ces milieux. Parmi les plus répandues des gramoïdes (*Eriogonum*
266 spp., *Scirpus cespitosus*, *Rynchospora alba*, *Carex* spp.) des arbustes (*Erica*
267 *tetralix*, *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium* spp.) et bien d'autres en-

7. partie apicale de la plante

268 core

269 : des Carex (*lasiocarpa, rostrata*) des herbacées (*Molinia caerulea*) des Phragmites
270 (*Phragmites australis*) Joncs (*Juncus bulbosus*) et d'autres (?)

271 Autres fonctions environnementales

272 Les tourbières jouent également un rôle important vis-à-vis du cycle de l'eau. Elles
273 permettent par exemple de tamponner les effets d'une sécheresse ou d'une inondation
274 en fournissant un peu d'eau dans le premier cas et en retenant une partie des excédents
275 dans le second, régulant ainsi les écoulements d'eau (Joosten et Clarke, 2002; Parish
276 et al., 2008). Elles ont également un effet sur la qualité de l'eau notamment en filtrant
277 les matières en suspensions, en dégradant certains micro-polluants organiques et en
278 fixant des métaux et métalloïdes grâce à leur forte capacité d'échange cationique.

279 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

284 Les contraintes anthropiques

285 Les interactions entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières
286 en particulier remontent probablement à l'aube de l'humanité. Des chemins de rondins
287 néolithiques aux crannogs de l'époque romaine (Buckland, 1993), de grandes décou-
288 vertes archéologiques ont été faites dans les écosystèmes tourbeux témoins d'époques
289 révolues. L'utilisation de la tourbe et des tourbières a dû commencer relativement tôt,
290 mais c'est à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir
291 en terres agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant
292 une récolte industrialisée de la tourbe a développé son utilisation comme combustible.
293 Enfin depuis le milieu du 20^e siècle une part importante de ces écosystèmes a été drai-

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

Tableau 1.2 – Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). 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

294 née pour développer la sylviculture. Aujourd’hui l’exploitation principale de la tourbe
295 est liée à son utilisation comme substrat horticole (Lappalainen, 1996; Chapman *et al.*,
296 2003). Ces utilisations les ont fortement perturbées car elles nécessitent généralement
297 de drainer ces écosystèmes, notamment pour pouvoir y faire rouler des engins méca-
298 nisés. Aujourd’hui la surface de tourbières altérées est estimée à 490 000 km² environ,
299 principalement du fait de leur reconversion pour l’agriculture et la sylviculture (Joos-
300 ten et Clarke, 2002 et tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement
301 agricole, la surface des tourbières a été divisée par deux entre 1945 et 1998, passant de
302 1200 km² à 600 km² (Lappalainen, 1996; Manneville, 1999).

303 Le fonctionnement de ces écosystèmes a donc été et est encore perturbé par diffé-
304 rentes activités humaines. Leur importance est cependant reconnue et elles sont l’objet
305 de nombreuses actions de préservation et/ou de réhabilitation.

306 Les contraintes climatiques

307 Comme indiqué précédemment, le stock de carbone des tourbières s’est majori-
308 tairement constitué pendant l’Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
309 influencés par le climat, et leur développement n’a pas été linéaire sur les douze der-
310 niers milliers d’années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très
311 important au début de cette période (Smith *et al.*, 2004; MacDonald *et al.*, 2006; Yu
312 *et al.*, 2009). Plus particulièrement, entre 12 000 et 8000 ans on recense la plus grande
313 proportion d’initiation de tourbières (Figure 1.4). Cette période coïncide avec le maxi-

314 mum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud
315 qu'aujourd'hui (Kaufman *et al.*, 2004). Ce constat peut sembler paradoxal : en effet,
316 dans la littérature concernant les tourbières et le réchauffement climatique actuel, il est
317 craint que ces écosystèmes ne deviennent des sources de carbone. Cependant ces mêmes
318 auteurs qui ont montré cette relation entre le HTM et le développement important des
319 tourbières, ne préjugent pas de l'effet du réchauffement actuel. Notamment Jones et Yu
320 (2010) expliquent que pendant cette période de maximum thermique, il existe égale-
321 ment une saisonnalité très importante, avec des été chauds et des hivers froids, qui a dû
322 en minimisant la respiration hivernale de ces écosystèmes, jouer un rôle important dans
323 leur développement. Cette forte saisonnalité n'est pas attendue lors du réchauffement
324 actuel. L'effet estimé sous les hautes latitudes semble plus important pendant l'hiver
325 et l'automne, et tendrait donc à minimiser cette saisonnalité (Christensen *et al.*, 2007).
326 Les effets directs attendus du réchauffement sous les hautes latitudes à l'horizon 2100,
327 sont une augmentation des températures de 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à
328 6 °C dans les zones tempérées, ainsi qu'une augmentation probable des précipitations
329 (Figure 1.5). De façon plus indirecte est attendue la fonte du permafrost, l'augmenta-
330 tion de l'intensité et de la fréquence de feux et des changements dans le recouvrement
331 des communautés végétales (Christensen *et al.*, 2013; Frolking *et al.*, 2011).

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



FIGURE 1.5 – Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par $^{\circ}\text{C}$ de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par $^{\circ}\text{C}$ de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par $^{\circ}\text{C}$ 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) dans Christensen *et al.* (2013).

336 1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs 337 contrôlants

338 Cette partie décrit dans un premier temps les relations entre les GES (CO_2 et CH_4)
 339 et les tourbières, puis les facteurs qui contrôlent ces flux dans ces écosystèmes et enfin
 340 les bilans de carbone qui ont pu y être estimés.

341 1.2.1 Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières

342 Le CO_2 et le CH_4 dans l'atmosphère

343 Dans l'atmosphère le carbone est principalement présent sous forme de dioxyde de
 344 carbone (CO_2) et de méthane (CH_4). La concentration en CO_2 dans l'atmosphère fluc-
 345 tuait avant l'ère industrielle entre 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l'ère industrielle
 346 sa concentration était de 280 ppm environ avant d'augmenter pour atteindre 391 ppm
 347 aujourd'hui (moyenne annuelle en 2011) ([Ciais et al., 2014](#)). Différents processus natu-
 348 rels permettent d'extraire du CO_2 de l'atmosphère : la photosynthèse, la dissolution du
 349 CO_2 dans l'océan⁸, les réactions avec les carbonates de calcium⁹ et enfin l'altération
 350 de silicate et les réactions avec le carbonate de calcium¹⁰. L'importance de ces pro-
 351 cessus varie selon l'échelle de temps considérée. Pour une émission de CO_2 idéalisé de
 352 100 PgC, 60 % de ce CO_2 sera extrait de l'atmosphère en un siècle par l'effet combiné
 353 de la photosynthèse et des océans, ce qui laisse 40 % de l'émission initiale dans l'atmo-
 354 sphère. À l'horizon 1000 ans 20 % de l'émission initiale sera toujours dans l'atmosphère
 355 et à 10 000 ans, 10 % ([Joos et al., 2013](#); [Ciais et al., 2014](#) et figure 1.6).

356 La concentration en CH_4 dans l'atmosphère est estimée à 350 ppb¹¹ il y a 18 000 ans
 357 environ lors de la dernière glaciation et à 720 ppb en 1750. En 2011 elle est estimée à

8. $\text{CO}_2 + \text{CO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons 2\text{HCO}_3^-$

9. $\text{CO}_2 + \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$

10. $\text{CO}_2 + \text{CaSiO}_3 \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2$

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

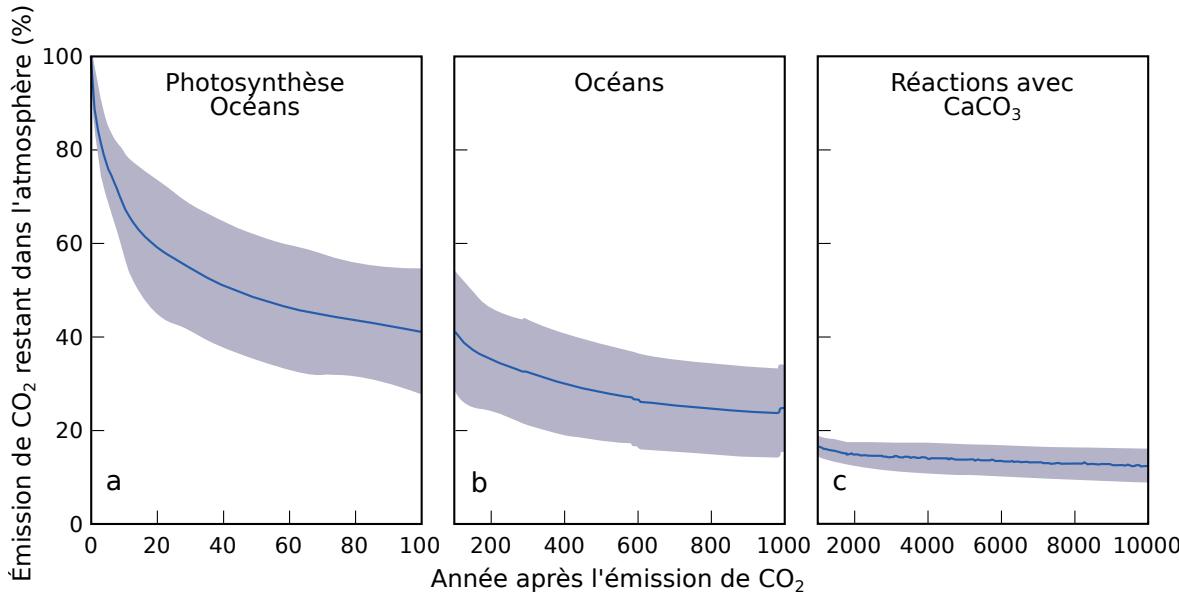


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

358 1800 ppb (Ciais *et al.*, 2014). À l'inverse du CO₂ sa durée de vie dans l'atmosphère est
 359 limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012). Cependant son
 360 potentiel de réchauffement global ¹² (PRG) est important notamment à court terme, 72
 361 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue et atteint 25 à l'horizon
 362 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de CH₄ atmosphérique
 363 avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹ (Lelieveld *et al.*, 1998;
 364 Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014). Les tourbières de l'hémisphère nord
 365 émettent environ 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991).

366 À l'échelle globale et pour l'ensemble des flux, le stockage du C par les tourbières
 367 est estimé à 70 Tg an⁻¹ (Clymo *et al.*, 1998).

368 De l'atmosphère à l'écosystème

369 Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du
 370 carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait par le processus de photosynthèse, où le CO₂
 371 est assimilé dans la matière organique. Principalement par les végétaux vasculaires et
 372 les mousses, et éventuellement, bien que dans de moindres proportions, par des algues,

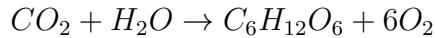
12. indice permettant de comparer le pouvoir de réchauffement des différents GES en donnant une équivalence par rapport au CO₂. Le PRG du CO₂ vaut donc 1 par définition.



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

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

373 des lichens ou des bactéries photosynthétiques (Girard *et al.*, 2011). On peut écrire la
374 réaction de photosynthèse de la façon suivante :



375 Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du CO₂¹³.

376 On définit la **Production Primaire Brute** (PPB), *Gross Primary Production*,
377 (GPP) comme :

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

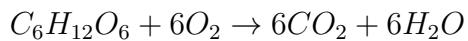
378 Quantité de carbone extraite de l'atmosphère et transformée en matières
organiques par l'écosystème principalement via la photosynthèse. Ce flux
est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

379 Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à envi-
380 ron 500 gC m⁻²; la production de la strate muscinale pouvant atteindre 80 % (Francez,
381 2000). Les productions primaires dans les tourbière ne sont pas élevées (**Réf needed**).
382 C'est la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de
383 stocker du carbone. Du fait de la production élevée de CH₄ dans les tourbières, il n'y
384 a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers cet écosystème. 90 % du CH₄ présent
385 dans l'atmosphère est extrait via des réactions avec des radicaux hydroxyles ayant lieu
386 majoritairement dans la troposphère.

387 De l'écosystème à l'atmosphère

388 Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples.
389 D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO₂ et le CH₄ des molécules
390 de carbone organique volatiles. Le processus majeur de production de CO₂ se fait par
391 respiration qui, au niveau cellulaire, peut être écrit sous la forme :

13. Il existe d'autres voies métaboliques permettant la capture du CO₂ de l'atmosphère. Par exemple les micro-organismes chemolithotrophes sont capables d'assimiler le CO₂ en utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la chimiosynthèse, mais leur importance est négligeable.



392 Ce gaz est produit principalement par la respiration aérobie et minoritairement par
 393 les respirations anaérobies, par fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore
 394 par oxydation du CH₄ (Lai, 2009). Les principales sources d'émissions du CO₂ sont
 395 représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique la respiration est séparée
 396 en deux. D'un côté la respiration végétale (des feuilles, des tiges, des racines) que
 397 l'on appelle la **respiration autotrophe**¹⁴. De l'autre, rassemblé sous le terme de
 398 **respiration hétérotrophe**¹⁵, la respiration du sol, liée à l'excrétion d'xsudats par
 399 les racines, la décomposition des litières et des matières organiques par les micro-
 400 organismes et l'oxydation du CH₄ par les organismes méthanotrophes. L'ensemble de
 401 ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

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

403 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respi-
 404 ration du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion
 405 de la partie aérienne (Luo et Zhou, 2006a). Cependant, dans la littérature la respi-
 406 ration du sol peut parfois être assimilée à la respiration de l'écosystème (RE)(Raich et
 407 Schlesinger, 1992). Les études discriminant RS et RE montrent ainsi que dans des sols
 408 tourbeux, RS compte pour plus de 60 % de RE Lohila *et al.* (2003). La production de
 409 CO₂ est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe.
 410 Le transport du CO₂ produit se fait par diffusion suivant le gradient de concentration,
 411 fort dans le sol et plus faible dans l'atmosphère. C'est cette multitude de processus
 412 qui rend l'estimation de ce flux difficile. En effet chacune des respirations n'aura pas

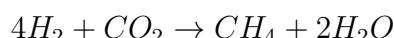
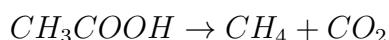
14. Production de matières organiques à l'aide de composés minéraux simples.

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

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

413 la même sensibilité vis à vis de facteurs contrôlant.

414 Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone
415 anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH₄. Il est produit
416 par des *Archaea* méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau de la
417 nappe (Garcia *et al.*, 2000). En moyenne les flux de CH₄ mesurés dans les tourbières
418 s'étendent de 0 à plus de 0,96 µmol m⁻² s⁻¹, avec généralement des flux compris entre
419 0,0048 et 0,077 µmol m⁻² s⁻¹ (Blodau, 2002). Le CH₄ est principalement produit à
420 partir d'acétate (CH₃COOH) ou de dihydrogène (H₂) + CO₂, ces deux composés étant
421 dérivés de la décomposition préalable de matières organiques (Lai, 2009).



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



427 On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

428 Quantité de carbone émise sous forme de CH₄ par l'écosystème dans l'atmosphère, suite au bilan des processus le produisant et le dégradant. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

429 Au final, on peut noter que si le flux de carbone de l'atmosphère à l'écosystème
430 a pour source quasiment unique la réaction de photosynthèse des plantes, le flux de
431 carbone de l'écosystème vers l'atmosphère est multi-sources avec un nombre important
432 de réactions de respirations et de fermentations. La variabilité du premier flux résulte

433 majoritairement de la nature et la structure des communautés végétales et de leurs
434 sensibilités aux conditions environnementales. Celle du second flux est multiple et est
435 liée à la diversité des réactions permettant la dégradation des matières organiques et des
436 communautés végétales ou microbiennes impliquées, de leur sensibilité aux conditions
437 environnementales.

438 1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES

439 Dans cette partie seront décrits les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en
440 commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l'écosystème qui
441 nous intéresse plus particulièrement.

442 Les facteurs majeurs qui contrôlent les flux de carbone sont globalement connus.
443 Comme bon nombre de réactions biochimiques, les vitesses de réactions des processus
444 décrits précédemment sont fonction de la **température**. Cette relation a été mise en
445 évidence par un chimiste suédois en 1889, Svante August Arrhenius, sur la base de
446 travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus Henricus Van't Hoff. Le
447 **niveau de la nappe d'eau**, interface entre une zone oxique et une zone anoxique,
448 et la **teneur en eau du sol** vont également influencer sur ces flux. De même que
449 la végétation, que ce soit de façon directe, comme siège de la photosynthèse et de la
450 respiration autotrophe, ou indirecte en fournissant des nutriments via les exsudations
451 racinaires et les litières.

452 Facteurs contrôlant la photosynthèse

453 À l'échelle des espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la pho-
454 tosynthèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La
455 quantité de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement,
456 avant d'être limitée par la régénération d'une enzyme, la Rubisco¹⁶, nécessaire à la
457 fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente
458 initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante

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

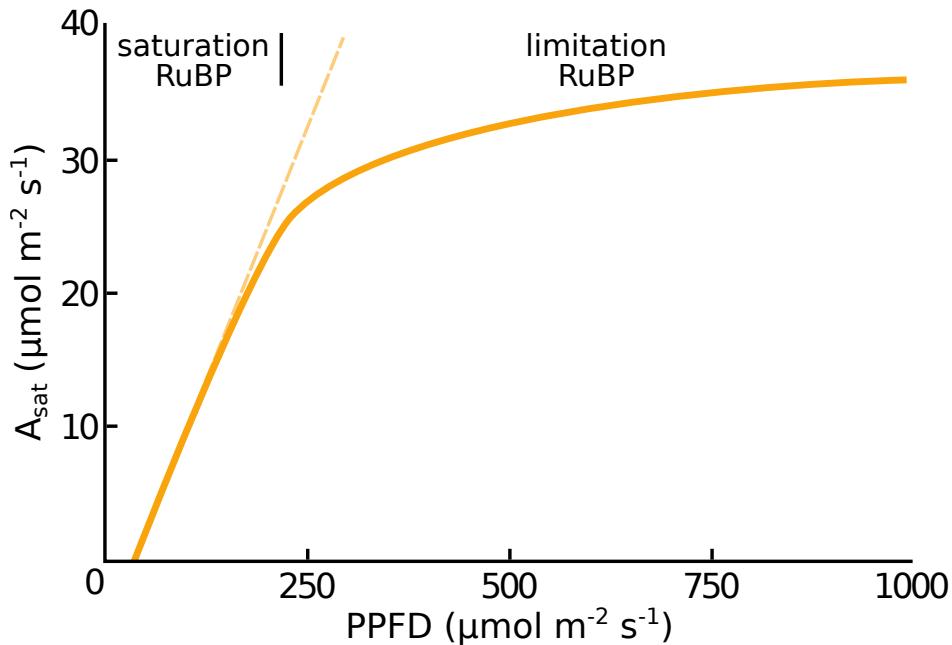


FIGURE 1.8 – todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)

en fonction de l'espèce végétale considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par une équation d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle, le niveau de l'eau va également influencer le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l'eau. Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces de sphagnes ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les gouilles est plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de re-végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montrent que différentes espèces de sphagnes se développent de façon optimale à différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est elle-même mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9). La productivité primaire varie également entre différentes communautés végétales : les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les graminées ou que les arbustes (Moore *et al.*, 2002 dans Rydin et Jeglum, 2013b).

Le niveau de la nappe d'eau et les propriétés physiques du sol contraignent égale-

476 ment la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint
477 généralement la surface du sol tant que le niveau de la nappe d'eau ne descend pas
478 en dessous de 30 à 40 cm de profondeur ([Laiho, 2006](#)). La hauteur du niveau d'eau va
479 influencer le développement des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau
480 élevé peut diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leurs racines alors
481 qu'il sera propice au développement de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau bas peut
482 faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des bryophytes
483 (**Réf needed**). Cette compétition entre espèces végétales peut déterminer l'évolution
484 à long terme des communautés et impacter la PPB. [Gornall et al. \(2011\)](#) montrent que
485 les effets des bryophytes sur le développement des plantes vasculaires sont en partie
486 positifs et en partie négatifs ; les effets négatifs étant de plus en plus prépondérants
487 quand l'épaisseur de la strate muscinale augmente. La composition des communautés
488 végétales va donc avoir un effet sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce
489 potentiel peut varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans
490 lesquelles il se trouve ([Moore et al., 2002](#)).

491 À l'échelle de l'écosystème dans son ensemble la température, la végétation et le
492 niveau de l'eau, co-varient ce qui rend la discrimination de leurs effets respectifs diffi-
493 cile. L'effet d'une variation de température peut, selon l'échelle de temps considérée,
494 influencer le niveau de nappe et la végétation. Dans l'optique de discriminer l'effet de
495 chacun de ces facteurs, [Munir et al. \(2015\)](#) isolent l'effet de la température en utili-
496 sant des OTC¹⁷ (*Open Top Chamber*). Ils montrent que le réchauffement par les OTC
497 augmente la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent
498 les effets de variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. [Cai](#)
499 *et al.* (2010) ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches d'une
500 année augmentaient la PPB. Cependant l'effet du niveau de la nappe d'eau peut varier
501 selon le contexte : dans une étude sur les effets à long terme d'une variation du niveau
502 de la nappe, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) montrent qu'une baisse du niveau de la nappe
503 entraîne une augmentation de la PPB en facilitant l'accès des plantes vasculaires à

17. OTC ou chambres à toit ouvert, ce sont des hexagones en polycarbonate permettant un rehaussement *in-situ* de la température moyenne de l'air.

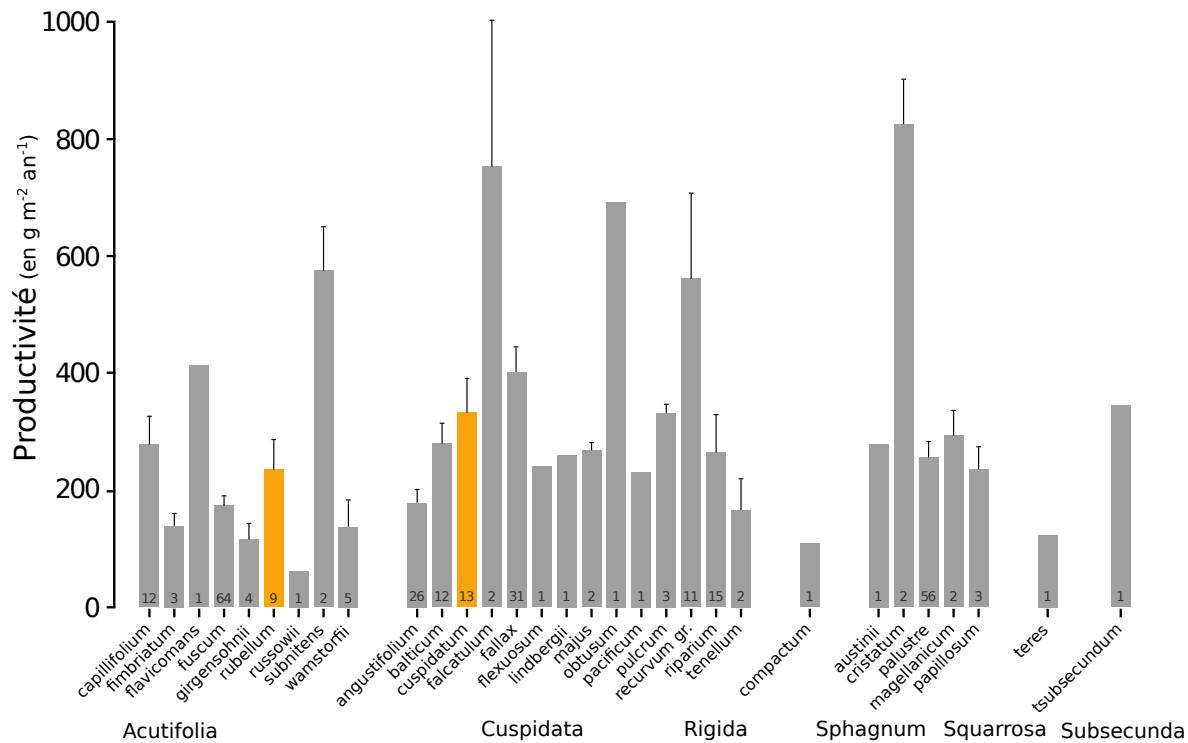


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphagnes en $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié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

504 l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement, un rehaussement du niveau de la nappe
 505 d'eau suite à un stress hydrique prolongé conduit également à une augmentation de la
 506 PPB (Strack et Zuback, 2013). Pour un gradient croissant de niveaux de nappe d'eau
 507 dans un haut-marais, Weltzin *et al.* (2000) montrent une diminution de la productivité
 508 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un
 509 gradient similaire dans un bas-marais, la productivité des arbustes n'est pas affectée
 510 tandis que celle des graminées augmente. Des résultats similaires sont également relevés
 511 pour des graminées soumises à un réchauffement simulé. La productivité des graminées
 512 diminue dans le haut-marais et augmente dans le bas-marais (Weltzin *et al.*, 2000). Les
 513 effets du niveau de la nappe d'eau peuvent donc être variables selon les communautés
 514 végétales et le contexte (l'écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

515 **Facteurs contrôlant la RE**

516 La respiration est limitée par la quantité de substrat (organique labile) et l'accès
 517 à l'oxygène. Dans les tourbières la limitation en substrat n'a de sens que vis-à-vis de
 518 communautés spécifiques. Les substrats facilement utilisables, par exemple les sucres,
 519 peuvent devenir un facteur limitant (**Réf needed**). De part la quantité de matières
 520 organiques qu'elles contiennent, les tourbières constituent un vaste réservoir de substrat
 521 organique de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur. Plus les substrats sont
 522 facilement utilisables plus leur utilisation est rapide est plus ils constituent un facteur
 523 limitant. Inversement moins les substrats sont dégradables plus leur utilisation est
 524 lente et plus ils s'accumulent. Mais l'accès à l'oxygène rendu difficile par les hauteurs
 525 élevées du niveau de la nappe est prépondérant (**Réf needed**). La qualité du substrat
 526 (la facilité qu'il aura à être dégradé) va donc déterminer la vitesse de respiration.
 527 Par ailleurs la photosynthèse en libérant des substrats, les exsudats racinaires, affecte
 528 également la respiration du sol.

529 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corrélation
 530 positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et Schle-](#)
 531 [singer, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006c](#)). Cependant la diversité cumulée des processus, des
 532 communautés et des conditions environnementales qui influencent la respiration, font
 533 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Cependant la majorité de ces études
 534 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi
 535 dans les tourbières, des observations *in-situ* ont montré que dans des conditions plus
 536 chaudes, mais également plus sèches (ces deux conditions sont difficilement séparables
 537 sur le terrain) la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#); [Cai et al., 2010](#);
 538 [Ward et al., 2013](#)). D'autres observations sur des mésocosmes¹⁸ de tourbe ont égale-
 539 ment montré une relation positive entre les variations de RE et celle de la température
 540 ([Updegraff et al., 2001](#); [Weedon et al., 2013](#)).

541 Le niveau de la nappe d'eau conditionne l'accès des micro-organismes à l'oxygène, et
 542 de ce fait joue un rôle important : un niveau d'eau qui diminue se traduit généralement

18. définition méso

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

543 par une hausse de la RE que ce soit à long terme (Strack *et al.*, 2006; Ballantyne *et al.*,
544 2014) ou à plus court terme (Aerts et Ludwig, 1997).

545 De façon plus indirecte, le type de végétation influence la vitesse de décomposition
546 des litières (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000; Gogo *et al.*, 2015). La végétation peut
547 également stimuler la respiration des micro-organismes présents dans la rhizosphère¹⁹
548 via la libération d'xsudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

549 Facteurs contrôlant l'ENE

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

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

552 Bilan de la quantité de CO₂ émise ou captée par l'écosystème, calculée
comme différence entre la Production 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.

553 Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend
554 l'atmosphère comme référence²⁰ (ENE=-NEE) (Chapin *et al.*, 2006).

555 Les facteurs contrôlant l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB
556 et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à
557 vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la
558 nature de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut être contrôlée
559 majoritairement soit par la PPB, soit par la RE, soit par les deux. Par exemple, une
560 baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE
561 (**Réf needed**). D'autres études ont montré que cette baisse de l'ENE est due à une
562 augmentation de la respiration (Alm *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008). D'autres l'attribuent
563 à une diminution de la photosynthèse (Sonnentag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014).
564 La baisse de l'ENE peut avoir un effet simultanée d'augmentation de la respiration

19. zone du sol impactée par les racines

20. Attention certains auteurs utilisent une autre convention

565 et de diminution de la photosynthèse (Strack et Zuback, 2013). Lund *et al.* (2012)
566 montrent également que dans un même site, une baisse du niveau de la nappe deux
567 années différentes entraînera une baisse de l'ENE dans les deux cas, mais que dans l'un
568 des cas cette baisse est contrôlée par une augmentation de la respiration et que dans
569 l'autre elle est contrôlée par une diminution de la photosynthèse. Enfin une étude de
570 Ballantyne *et al.* (2014) ne montre pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur
571 l'ENE, car l'augmentation de la respiration est compensée par une augmentation de la
572 photosynthèse. La réponse des flux de CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la
573 nappe d'eau n'est donc pas triviale.

574 Le CH₄

575 La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de
576 dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la **disponibilité** de ces **substrats** (Segers,
577 1998). L'ajout de substrats (acétate, glucose, éthanol) pour les méthanogènes tend à
578 augmenter les émissions de CH₄ (Coles et Yavitt, 2002). Le **niveau de la nappe d'eau**
579 est un autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement, plus le niveau d'eau est
580 élevé, plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les émis-
581 sions sont fortes (Pelletier *et al.*, 2007). Par contre, une augmentation du niveau de la
582 nappe au dessus de la surface du sol peut conduire à une diminution des émissions de
583 CH₄ (Bubier, 1995). Pelletier *et al.* (2007) montrent également que les flux sont plus
584 importants lorsque le CH₄ est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus parti-
585 culièrement des carex et des linaigrettes (Gogo *et al.*, 2011). Ce lien avec la végétation
586 est la conséquence d'une adaptation de certaines espèces aux conditions de saturation
587 en eau qui peuvent faciliter l'échange de gaz entre l'écosystème et l'atmosphère grâce
588 à un espace intercellulaire agrandi, l'Aerenchyme (Rydin et Jeglum, 2013d). Enfin la
589 **température** joue généralement un rôle important en augmentant la vitesse de pro-
590 duction du CH₄. La sensibilité à la température de la production de CH₄ varie selon
591 le processus considéré et la communauté de méthanogènes associés (Segers, 1998). La
592 température peut également faciliter le transport du CH₄ par ébullition et/ou via la

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

593 végétation ([Lai, 2009](#)).

594 Pour résumer, à l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influencer ces diffé-
595 rents flux, mais de différentes façons. Parmi ces facteurs, l'effet du niveau de la nappe
596 d'eau sur les flux de CO₂ et de CH₄ reste difficile à prédire. Ce facteur contrôle l'am-
597 plitude des zones oxiques et anoxiques de la colonne de sol et donc la proportion de
598 CO₂ et de CH₄ produite. Il influence également la végétation, que ce soit à court terme
599 (stress hydrique), ou à long terme (changement de communautés végétales). L'effet
600 d'une hausse du niveau de la nappe d'eau peut varier selon le niveau d'eau initial mais
601 également la végétation présente sur le site. Pour un même niveau moyen, plus la va-
602 riation du niveau est importante plus les flux seront fort (lesquels (**Réf needed**)). Des
603 effets de chasse ont également été observés après simulation d'événements pluvieux. La
604 question du niveau de la nappe est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre [4](#).

605 1.2.3 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

606 Le fonctionnement naturel d'une tourbière active tend à faire s'accumuler du CO₂
607 atmosphérique dans l'écosystème, sous la forme de tourbe. Ce fonctionnement est la
608 conséquence d'entrées de carbone supérieures aux sorties, on parle alors d'un bilan
609 positif, l'écosystème fonctionne en puits de carbone. Lorsque les sorties sont supérieures
610 aux entrées, le bilan devient négatif et l'écosystème fonctionne comme une source de
611 carbone

612 Par convention, dans ce document les flux (RE, PPB et F_{CH₄}) sont exprimés en
613 valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans sont établis en
614 prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème (PPB) est
615 représenté positivement et le carbone sortant (RE, F_{CH₄}) négativement.

616 L'étude de ce bilan dans les tourbières est généralement approchée de deux ma-
617 nières : (i) en évaluant la vitesse d'accumulation du carbone sur une période plus ou
618 moins longue et/ou (ii) en établissant un bilan entre les flux entrants et sortants de
619 l'écosystème actuel.

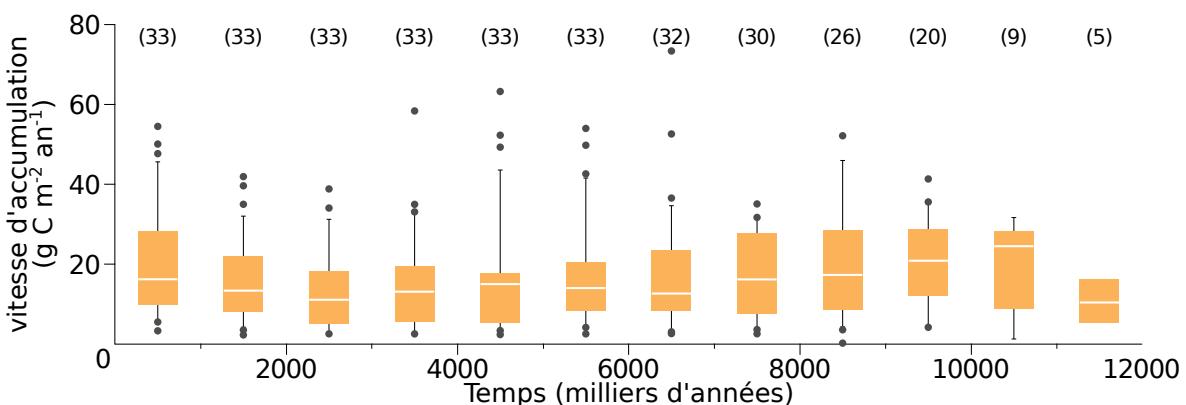


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après [Yu et al. \(2009\)](#)

620 Bilan de carbone passé

621 L’approche permettant de calculer le bilan de carbone passé d’une tourbière consiste
 622 à estimer dans l’archive tourbeuse des vitesses d’accumulation de la tourbe en datant
 623 des colonnes de tourbe et en mesurant la quantité de carbone qu’elles contiennent. Cette
 624 méthode, appelée LORCA²¹, permet d’évaluer la fonction puits sur des temps longs
 625 (derniers millénaires) de la comparer à l’actuelle et de relier d’éventuels changements
 626 dans les vitesses d’accumulation à des facteurs environnementaux. Cette approche
 627 conduit généralement à des vitesses d’accumulation comprises entre 10 et 30 gC m⁻² an⁻¹
 628 (Figure 1.10). Ces valeurs, exprimées dans la même unité que les bilans de carbone
 629 contemporains, doivent être comparées avec précaution avec ces derniers. En effet elles
 630 comprennent, à l’inverse des bilans contemporains, des milliers d’années de décompo-
 631 sition du carbone en profondeur, et ont donc des vitesses d’accumulation sous-estimées
 632 relativement à ces bilans ([Yu et al., 2009](#)). Selon l’échelle temporelle considérée, peut-
 633 être serait-il plus judicieux de dire que les bilans contemporains sont sur-estimés.

634 Bilans de carbone contemporains

635 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en esti-
 636 mer les flux actuels de carbone entrants et sortants. Rappelons que les flux principaux
 637 dans le bilan de carbone d’une tourbière sont la PPB, la RE et le flux de CH₄. Cepen-

21. Acronyme anglais pour vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme (*LOng-term apparent Rate of Carbon Accumulation*)

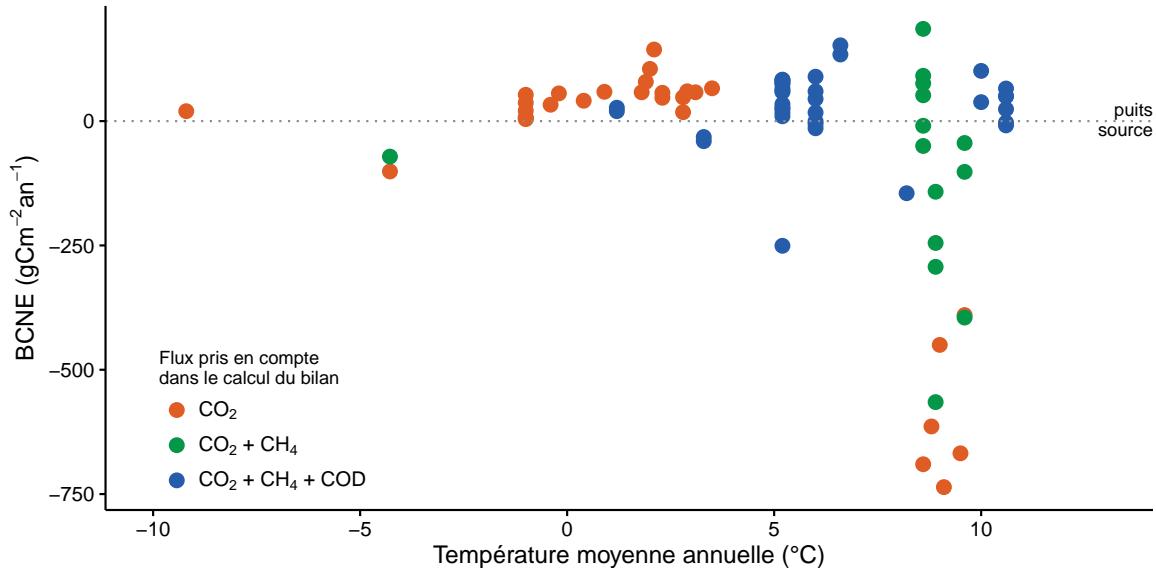


FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m⁻² an⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillée dans l’annexe I. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

638 dant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique dissout (COD), de
 639 carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dissout (CID), de Com-
 640 posés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbone (CO) ([Chapin et al.,](#)
 641 [2006](#)). Ils sont considérés comme négligeables, à l’exception du COD ([Worrall et al.,](#)
 642 [2009](#)). On définit ainsi le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème (BCNE) comme :

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

643 Avec :

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

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

652 lans de carbone rencontrés dans la littérature sont généralement compris entre 100 et
653 $-100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le stockage de carbone ($\text{NECB} > 0$) ne dépasse
654 que peu de ces valeurs, le déstockage ($\text{NECB} < 0$) peut être beaucoup plus important
655 avec des émissions de carbone de plus de $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone
656 ont été faits dans les tourbières en dessous de 50° de latitude (le nord de la France ap-
657 proximativement). Le comportement de ces tourbières les plus au sud reste peu connu
658 par rapport à celles situées à des latitudes plus hautes (en Europe) ou dans des climats
659 plus froids (au Canada).

660 CHAPITRE 2 _____

661 SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODOLOGIES EMPLOYÉES

662

663 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	40
664 2.2 Autres sites du service national d'observation	45
665 2.3 Mesures de flux de gaz	46
666 2.3.1 Présentation des méthodologies principales	46
667 2.3.2 Les mesures de CO ₂	47
668 2.3.3 Les mesures de CH ₄	50
669 2.3.4 Le calcul des flux	52
670 2.4 Facteurs contrôlants	52
671 2.4.1 acquisitions automatisées	52
672 2.4.2 acquisitions manuelles	53
673	
674	
675	

676 2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

677 Le site d'étude, la tourbière de La Guette, est l'un des quatre sites du service
678 national d'observation des tourbières (SNOT) qui vise à étudier la fonction puits de
679 carbone des tourbières tempérées notamment vis-à-vis des changements globaux (<http://www.sno-tourbières.cnrs.fr/>).
680



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

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

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

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

698 Le site a subi un certain nombre de perturbations au cours de son existence. D'abord
699 la construction avant 1945 d'une route, la D 926, qui coupe l'extrémité sud de la
700 tourbière favorisant son drainage. Le site a également subi un incendie en 1976. En
701 1979 des pins noirs (*Pinus nigra*) sont plantés au nord du site. Enfin en 2008 le récurage
702 du fossé de drainage bordant la route semble entraîner une augmentation significative
703 des pertes d'eau du système.

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

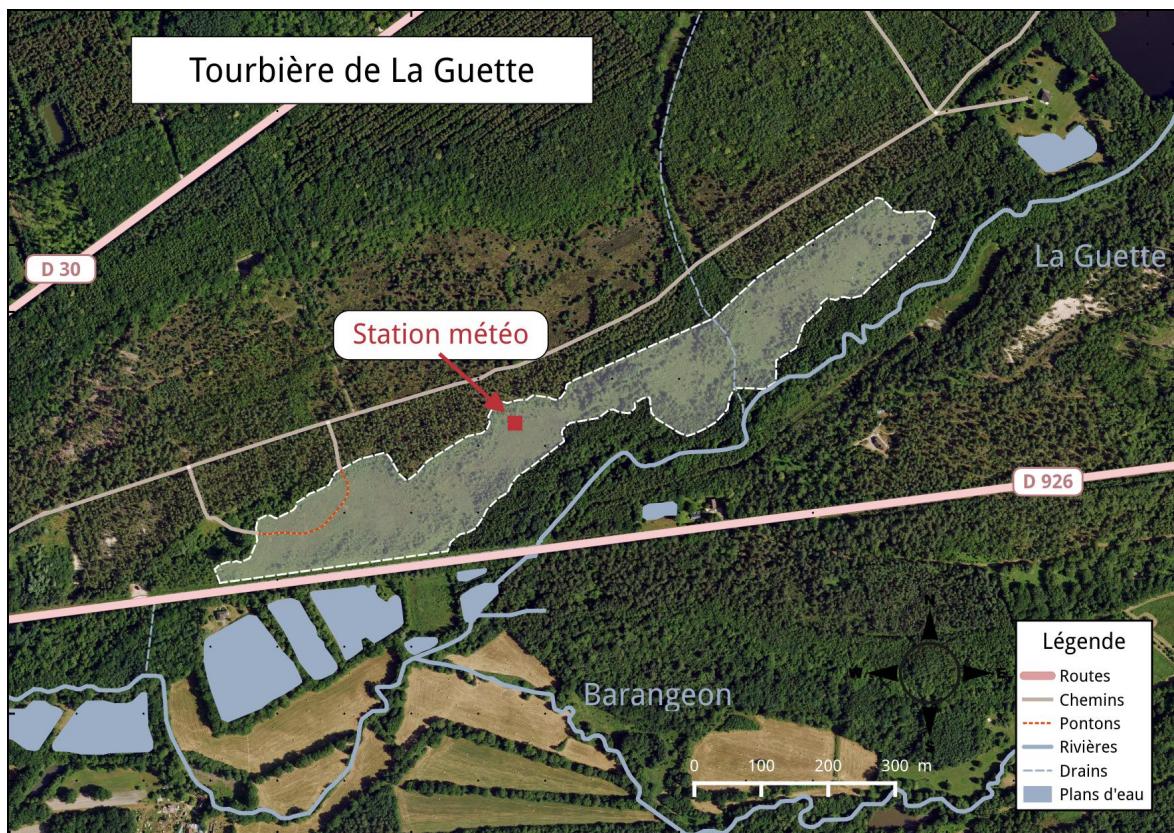


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)

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

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



(a) *Sphagnum – Eriophorum angustifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette



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



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



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

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

736 2.2 Autres sites du service national d'obser- 737 vation

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

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

⁷⁵² 2.3 Mesures de flux de gaz

⁷⁵³ 2.3.1 Présentation des méthodologies principales

⁷⁵⁴ Différentes techniques existent pour estimer les flux de gaz nécessaires pour le calcul
⁷⁵⁵ des bilans de carbone. Les méthodes les plus utilisées sont les techniques de chambres
⁷⁵⁶ et les techniques micro-météorologiques.

⁷⁵⁷ De façon générale les méthodes de chambre consistent à placer une enceinte (ou
⁷⁵⁸ chambre) sur une zone de l'écosystème dont où souhaite mesurer les flux. Ces chambres
⁷⁵⁹ peuvent être ouvertes : la mesure se fait lorsque le gaz à l'intérieur de la chambre est à
⁷⁶⁰ l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées : le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas
⁷⁶¹ à l'équilibre avec celui à l'extérieur. Elles peuvent également être dynamiques, lorsqu'un
⁷⁶² système de pompe permettant notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur est
⁷⁶³ présent, ou statique si le système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de
⁷⁶⁴ chambre existent. D'abord les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un
⁷⁶⁵ état d'équilibre et mesurent une différence de concentration d'un gaz dont une partie
⁷⁶⁶ passe par la chambre et l'autre non. Cette méthode nécessite un système de pompe et
⁷⁶⁷ donc l'existence d'un flux. Ensuite les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent
⁷⁶⁸ l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de
⁷⁶⁹ pompe permettant l'envoi du gaz dans un analyseur externe mais en utilisant une boucle
⁷⁷⁰ fermée. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent également l'évolution de
⁷⁷¹ la concentration du gaz au sein de la chambre sans système de pompe. Dans ce cas soit
⁷⁷² l'analyseur est présent dans la chambre, soit des prélèvements sont faits à intervalles
⁷⁷³ réguliers puis analysés par la suite en chromatographie gazeuse.

⁷⁷⁴ Il faut noter que les dénominations anglaises de ces méthodes doivent faire l'objet
⁷⁷⁵ d'une attention particulière. *Closed chamber* par exemple est parfois utilisé pour se
⁷⁷⁶ référer à l'état ou non d'équilibre, comme défini dans ce document, mais parfois égale-
⁷⁷⁷ ment pour désigner les méthodes de chambre sans système de flux ce qui peut prêter
⁷⁷⁸ à confusion ([Pumpenan et al., 2004](#)). Souvent utilisées, les dénominations *open/closed*

779 et *dynamic/static* sont décrites dans ([Luo et Zhou, 2006d](#)), une autre convention peut
780 être rencontrée : *flow-through/non-flow-through* et *steady state/non-steady state* ([Li-](#)
781 [vingston et Hutchinson, 1995](#)).

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

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

798 2.3.2 Les mesures de CO₂

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

2.3. Mesures de flux de gaz

807 Avant toute mesure, des embases sont installées sur le site. Ce sont des cylindres
808 de PVC d'une hauteur de 15 cm pour 30 cm de diamètre, insérés dans le sol sur 8 à
809 10 cm de profondeur. La partie basale et enterrée de ces cylindres a été préalablement
810 percée d'une quarantaine de trous (1 cm de diamètre) afin de minimiser les impacts de
811 l'embase sur le développement racinaire et permettre les écoulements d'eau.

812 La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système
813 de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement
814 léger, facilement transportable et permettant une mise en œuvre sur l'ensemble du
815 site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : la chambre est posée sur
816 l'embase, l'analyseur de CO₂ et la sonde humidité/température sont insérées à l'inté-
817 rieur. Un ventilateur de faible puissance est également positionné à l'intérieur de la
818 chambre au préalable afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de stabilisation sont néces-
819 saires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés, le plus
820 souvent la perturbation d'un gradient de concentration. L'enregistrement est ensuite
821 lancé, les données (concentration en CO₂, température, humidité) sont acquises toutes
822 les 5 s pendant 5 min. La mesure se déroule donc sur une période de temps relative-
823 ment courte afin de minimiser les perturbations possibles et d'éviter de s'éloigner des
824 conditions naturelles extérieures. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement
825 raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci
826 notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient
827 supposer une différence importante vis-à-vis des conditions extérieures. Généralement,
828 deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase. La première,
829 avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.7-
830 a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la
831 chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer
832 les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

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

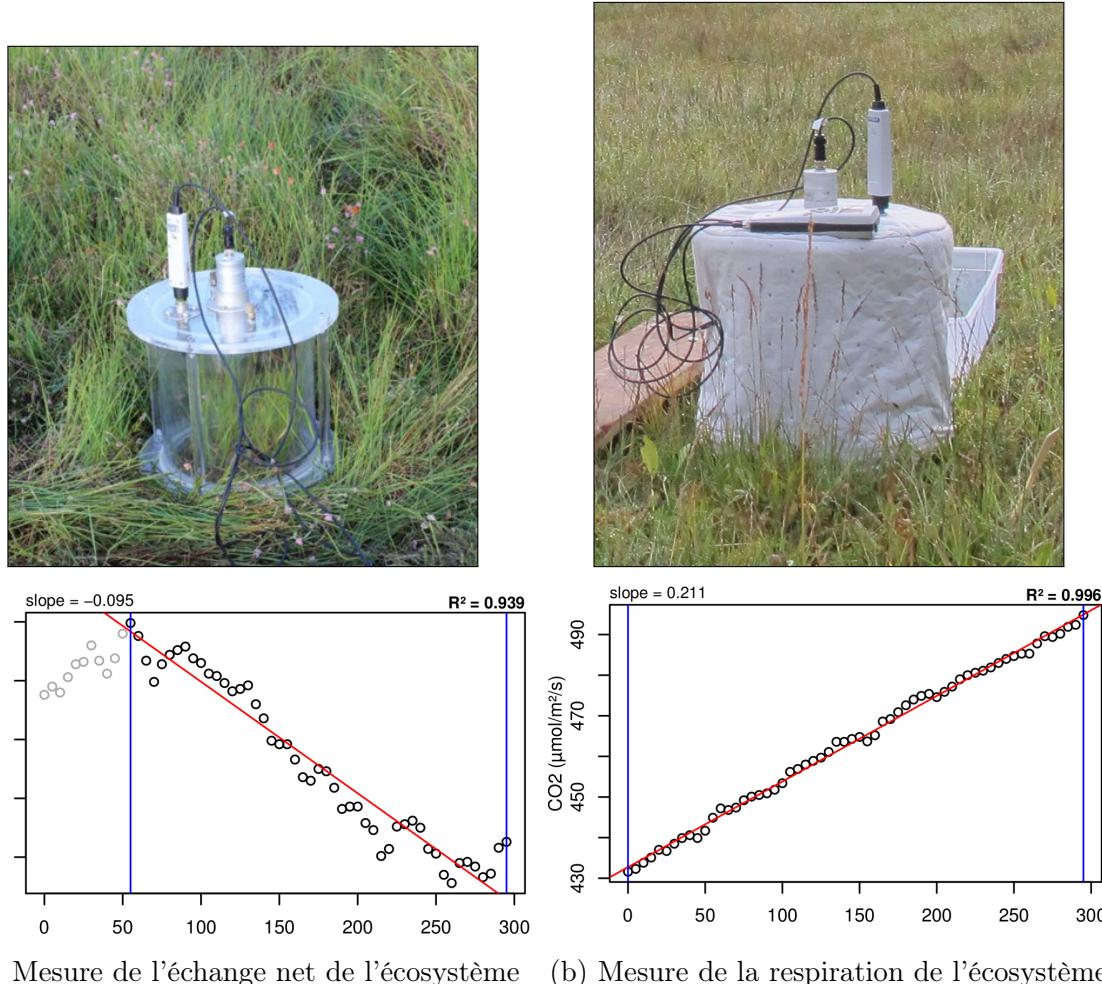


FIGURE 2.7 – Mesures de CO_2

2.3. Mesures de flux de gaz



FIGURE 2.8 – SPIRIT

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

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

847 2.3.3 Les mesures de CH₄

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

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

856 Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectro-
857 méttrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge
858 par des molécules. Pour une molécule, cette absorption est variable selon les longueurs
859 d'ondes permettant de la caractériser, son intensité étant fonction de la concentration
860 (Loi de Beer-Lambert). Cet instrument profite de l'expertise acquise par le laboratoire
861 dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le développement de son
862 ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption de Lasers Embarqués).
863 Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé en différentes versions, fonc-
864 tion des usages. Il existe actuellement une version sol et une version avion de l'appa-
865 reil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées à deux éléments. Premièrement
866 l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le LPC2E (Robert, 2007), permettant
867 d'adapter facilement la longueur du parcours optique en fonction de la concentration des
868 gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de lasers à cascades quantique (QCL), dont
869 la puissance permet d'augmenter le nombre de réflexion et la sensibilité des mesures
870 d'absorption. Les QCL installés émettent séquentiellement dans le moyen infra-rouge
871 (2,5 à 25 μm), dans une gamme spécifique aux espèces que l'on souhaite mesurer. Ce
872 choix est dicté par l'absorbance à ces longueurs d'ondes d'un grand nombre d'espèces
873 d'intérêt et l'intensité importante de leurs raies d'absorption. Après son émission, le
874 laser est divisé en deux : la première partie traverse une cellule de référence, conte-
875 nant un gaz de concentration connue. La seconde partie traverse une cellule de mesure,
876 contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du laser débouchent finalement sur les
877 détecteurs. Le spectre d'absorption est divisé par le spectre de référence, ce qui per-
878 met de conserver uniquement le signal lié à l'absorption moléculaire. Ce spectre est

2.4. Facteurs contrôlants

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

2.3.4 Le calcul des flux

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

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

Avec :

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

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

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

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

T : la température dans la chambre en K

V : le volume de la chambre en m³

S : la surface occupée par l'embase en m²

2.4 Facteurs contrôlants

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

2.4.1 acquisitions automatisées

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

901 centre de la tourbière de La Guette en 2008 (Figure 2.2). Jusqu'au 20 février 2014
902 l'acquisition des variables s'est effectuée à une fréquence horaire. Depuis cette date la
903 fréquence d'acquisition a été augmentée à une demie heure. Les paramètres enregistrés
904 sont la pression atmosphérique, l'humidité relative de l'air, la pluviométrie, l'irradia-
905 tion solaire, la vitesse et la direction du vent. Cette même station a également permis
906 l'acquisition de la température de l'air et de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm.
907 Installées à la même époque, quatre sondes de mesure du niveau de la nappe d'eau
908 permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.

909 **2.4.2 acquisitions manuelles**

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

912 CHAPITRE 3 _____

913 BILAN DE C DE LA TOURBIÈRE DE LA GUETTE

914

915 3.1 Introduction	56
916 3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
917 3.2.1 Design expérimental	57
918 3.2.2 Variables élaborées utilisées	61
919 3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C	62
920 3.2.4 Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan	
921 de C	66
922 3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	67
923 3.2.6 Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	68
924 3.3 Résultats	69
925 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES	69
926 3.3.2 Estimation des flux de GES	76
927 3.3.3 Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	86
928 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	91
929 3.4 Discussion	97
930 3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème	98
931 3.4.2 Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	100
932 3.4.3 Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tour-	
933 bière de La Guette	105
934 3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	106
935	
936	
937	

⁹³⁸ 3.1 Introduction

⁹³⁹ Les tourbières jouent un rôle important de stockage du carbone à l'échelle globale
⁹⁴⁰ (cf chapitre 1). En outre, ces écosystèmes ont une diversité importante que ce soit dans
⁹⁴¹ leur fonctionnement naturel ou les perturbations qu'elles subissent. Cependant il existe
⁹⁴² peu d'estimations de leur bilan de carbone prenant en compte à la fois la contribution
⁹⁴³ du CO₂, du CH₄ et du COD. La majorité des écosystèmes tourbeux pour lesquels un
⁹⁴⁴ bilan de carbone a été estimé se situe sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord
⁹⁴⁵ comme en Suède (Waddington et Roulet, 2000; Peichl *et al.*, 2014), en Finlande (Alm
⁹⁴⁶ *et al.*, 1997), au Canada (Trudeau *et al.*, 2014). Les estimations du bilan de carbone de
⁹⁴⁷ tourbières situées plus au sud, notamment en Europe, sont plus rares (exemple d'une
⁹⁴⁸ tourbière du Jura français, Bortoluzzi *et al.*, 2006). De nombreuses études ont été faites
⁹⁴⁹ sur les tourbières au Canada, mais le climat y est différent, avec des hivers plus froids
⁹⁵⁰ pour des latitudes équivalentes. L'étude de ces écosystèmes présents à la limite sud de
⁹⁵¹ leur extension est importante. En effet, ils expérimentent des conditions plus extrêmes
⁹⁵² que les autres et qui, sans être identiques, peuvent se rapprocher de celles que subiront
⁹⁵³ d'autres écosystèmes tourbeux suite au réchauffement climatique.

⁹⁵⁴ Plus spécifiquement le site d'étude, la tourbière de La Guette, est représentative
⁹⁵⁵ d'une grande partie des tourbières vis-à-vis des perturbations qu'elle subie : drainage et
⁹⁵⁶ envahissement par une végétation vasculaire (Les caractéristiques du site sont détaillées
⁹⁵⁷ dans le chapitre 2). On attend que cet envahissement se traduise par une aération du
⁹⁵⁸ milieu plus importante, liée au développement des racines. Cette aération favoriserais
⁹⁵⁹ une RE élevée et un fonctionnement en source de carbone.

⁹⁶⁰ Le **premier objectif** de ce chapitre est donc d'**établir le bilan de C** de la
⁹⁶¹ tourbière de La Guette, afin de mieux comprendre comment fonctionne cet écosystème
⁹⁶² et de mettre en perspective ce fonctionnement par rapport aux tourbières des hautes
⁹⁶³ latitudes.

⁹⁶⁴ Le **second objectif** est de **caractériser la variabilité spatiale** de ces flux de

GES à travers ce bilan de C. En effet les tourbières sont des écosystèmes avec des conditions environnementales qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple le niveau de la nappe d'eau peut, à cause de variation micro-topographique, être plus ou moins élevé, immerger la surface du sol avec des zones d'eau libre ou au contraire être quelques dizaines de centimètres sous la surface du sol. La conséquence de ces variations, est l'existence de micro-environnements différents qui abritent des communautés végétales et microbiennes différentes. Finalement les variations des conditions environnementales contrôlant les flux, entraîne la variation des flux. Estimer ces variations est donc nécessaire afin de préciser dans quelle mesure elles influent sur le bilan de C.

3.2 Procédure expérimentale et analytique

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

3.2.1 Design expérimental

En juin 2011, 20 placettes ont été installées selon un échantillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière active (13 ha) a été divisée selon une grille de 20 mailles et un point, choisi aléatoirement dans chaque maille, localise chaque placette (Figure 3.1). La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en ayant une représentativité spatiale homogène du site. Les placettes, délimitées par des piquets, occupent une surface de 4 m^2 ($2 \times 2 \text{ m}$). Usuellement, les placettes sont séparées

3.2. Procédure expérimentale et analytique

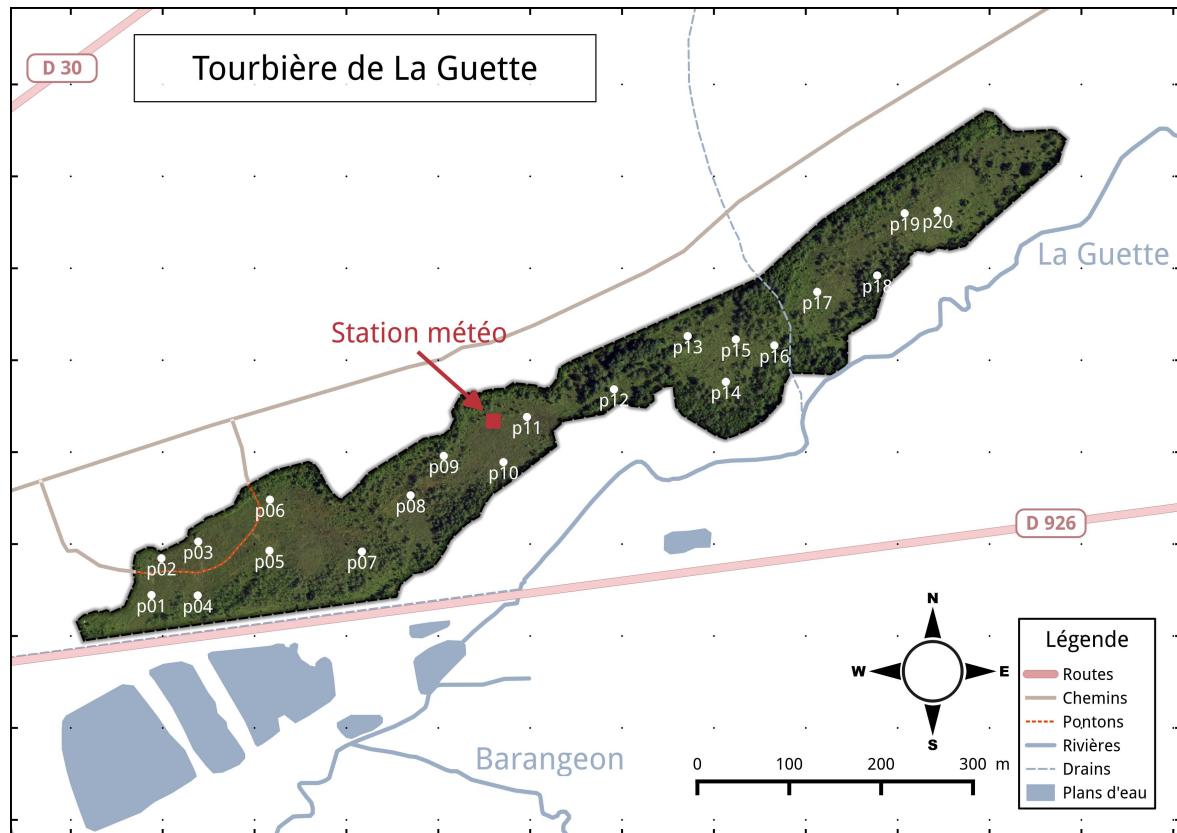


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

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 ré-habilite, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Cette méthodologie présente l'avantage de permettre une distinction fine des capacités sources/puits entre ces traitements. Cependant elle implique généralement un placement des embases proches les unes des autres au sein d'un même traitement, limitant la représentativité spatiale des mesures. Le placement des 20 embases sur l'ensemble de site, sa taille l'autorisant, permet de gagner en représentativité spatiale. Sur ces placettes ont été réalisées des mesures de **flux de gaz** et de **facteurs contrôlant**.

1001 **Mesures des flux de gaz**

1002 Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant les méthodes
1003 de chambre décrites dans la partie 2.3. À l'intérieur de chaque placette ont été installé
1004 de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure des flux de
1005 gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.2).

1006 Initialement, les flux de CO₂, CH₄ et N₂O devaient être mesurés et étudiés (Ta-
1007 bleau 3.1). Cependant, suite à des tests préliminaires effectués sur la tourbière montrant
1008 des émissions très faibles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂ ont
1009 été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle
1010 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures, sur les 20 placettes). Chaque campagne de
1011 mesure s'étend sur deux journées et nécessite la présence de deux personnes afin de
1012 pouvoir mesurer l'ensemble des 20 placettes. Les mesures de CH₄ ont été effectuées
1013 avec une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases).
1014 Ceci a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT : il
1015 est lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux et nécessite entre chaque
1016 déplacement un temps de mise en marche/arrêt important (plus de 30 min). Les me-
1017 sures se sont donc limitées aux placettes accessibles depuis le ponton (placette n°1 à 6,
1018 figure 3.1).

1019 **Mesures du COD**

1020 Des échantillons d'eau prélevés à l'exutoire de la tourbière ont été prélevés, et leur
1021 concentration en COD a été mesurée moins de 24 heures après le prélèvement. Les
1022 analyses de COD ont été faite, après filtration à 0,45 µm en utilisant la technique dite
1023 NPOC (*Non Purgeable Organic Carbon*) dans laquelle le carbone inorganique présent
1024 dans l'échantillon est transformé en CO₂ par l'ajout d'un acide puis évacué (purgé)
1025 avant que l'échantillon ne soit injecté dans un four et analysé par un détecteur Infra-
1026 rouge.

3.2. Procédure expérimentale et analytique

Tableau 3.1 – Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement sont réalisées sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement sont réalisées par la station météorologique (1 seul point).

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

1027 Mesures des facteurs contrôlant

1028 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
 1029 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
 1030 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
 1031 le niveau de la nappe d'eau (Tableau 3.1). La pression atmosphérique est mesurée au dé-
 1032 but et à la fin des mesures de flux. Le PAR est mesuré au début et à la fin des mesures
 1033 de l'ENE. Le recouvrement de végétation est estimé visuellement. Des prélèvements
 1034 d'eau ont été effectués chaque mois pour mesurer le pH et la conductivité (mesures
 1035 effectuées sur le terrain après les mesures de flux). Les échantillons d'eau prélevés dans

les 20 placettes ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration en carbone organique dissout (COD). Dans les tourbières la quantité de carbone inorganique est généralement considéré comme négligeable (Worrall *et al.*, 2009).

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

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

3.2.2 Variables élaborées utilisées

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

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

Avec :

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

Le niveau de nappe est composé de deux mesures, l'une du haut du piézomètre jusqu'au niveau de la nappe et l'autre du haut du piézomètre jusqu'à la surface du sol.

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1061 Par la suite, et en l'absence de précisions, le niveau de nappe se réfère à la différence
1062 entre ces deux mesures et donc à la distance entre la surface du sol et le niveau de la
1063 nappe (Négative sous la surface du sol et inversement). En cas de présence de Sphaignes,
1064 le haut des capitulums est pris comme référence ($z=0$)

1065 3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C

1066 L'estimation des flux de GES pour calculer un bilan de carbone se fait en trois
1067 étapes. La première consiste à établir des relations empiriques entre les flux et un ou
1068 plusieurs facteurs contrôlant. C'est la phase de **calibration**. La seconde, l'**évaluation**,
1069 teste la pertinence de ces relations sur un jeu de données indépendantes. La troisième,
1070 l'**interpolation**, utilise ces relations empiriques et les données acquises à plus haute
1071 fréquence, pour intégrer dans le temps les mesures ponctuelles sur l'ensemble des deux
1072 années de mesure. La chronique ainsi reconstituée permet ensuite d'estimer les quantités
1073 de carbone annuelles déplacées via des différents flux et d'en calculer leur bilan.

1074 Calibration

1075 Pour estimer le bilan de carbone du site il est donc nécessaire d'établir des mo-
1076 dèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées
1077 à haute fréquence (par exemple entre la respiration de l'écosystème et la température
1078 de l'air). Pour établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées
1079 par campagne de mesure ; ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la
1080 variabilité spatiale des flux et ne considérer que la variabilité temporelle. Les relations
1081 entre flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux, notamment en
1082 réalisant une analyse en composante principale (ACP). Cette analyse permet de déter-
1083 miner quels sont les relations entre les variables et plus particulièrement quelles sont
1084 celles qui détermine le plus les flux de GES. Le nombre de données acquises pour le
1085 CO₂ et le CH₄ étant différent, une ACP a été réalisée pour chacun de ses gaz (An-
1086 nexe D). Une fois le facteur de contrôle prépondérant d'un gaz établi, grâce à l'ACP et
1087 à la littérature, une relation empirique est établie entre les deux. Elles sont évaluées à

1088 l'aide du coefficient de détermination (R^2) et de la racine carré de l'erreur quadratique
 1089 normalisée par la moyenne (*Normalised Root Mean Square Error*, NRMSE). Le R^2 est
 1090 utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée par
 1091 le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1 (pour les équations linéaires) :

$$R^2 = 1 - \frac{\sum(y - \hat{y})^2}{\sum(y - \bar{y})^2}$$

1092 Avec :

1093 — y : données mesurées

1094 — \hat{y} : données modélisées

1095 — \bar{y} : la moyenne des données mesurées

1096 La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisés comme indica-
 1097 teur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées :

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum(y - \hat{y})^2}{N}}$$

$$NRMSE = 100 \times \frac{RMSE}{\bar{y}}$$

1098 Avec les notations précédentes et :

1099 — N : le nombre d'observations

1100 Les résidus¹ sont également étudiés dans le but d'éviter un biais ou une hétéroscédas-
 1101 ticité² dans les données (Figure 3.2).

1102 Puis les résidus de ces modèles de base ont été étudiés en fonction des facteurs de
 1103 contrôle restant. Dans le cas où une tendance est visible avec l'un d'entre eux, le facteur
 1104 est ajouté (Bortoluzzi *et al.*, 2006). En plus des indicateurs précédent, la pertinence
 1105 de l'ajout d'un paramètre est évalué à l'aide du critère d'information d'Akaike (*Akaike*
 1106 *Information Criterion*, AIC) (Akaike, 1974; Burnham et Anderson, 2002) :

1. Les résidus sont défini comme la différence entre les valeurs mesurées et celles calculées par un modèle.

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

3.2. Procédure expérimentale et analytique

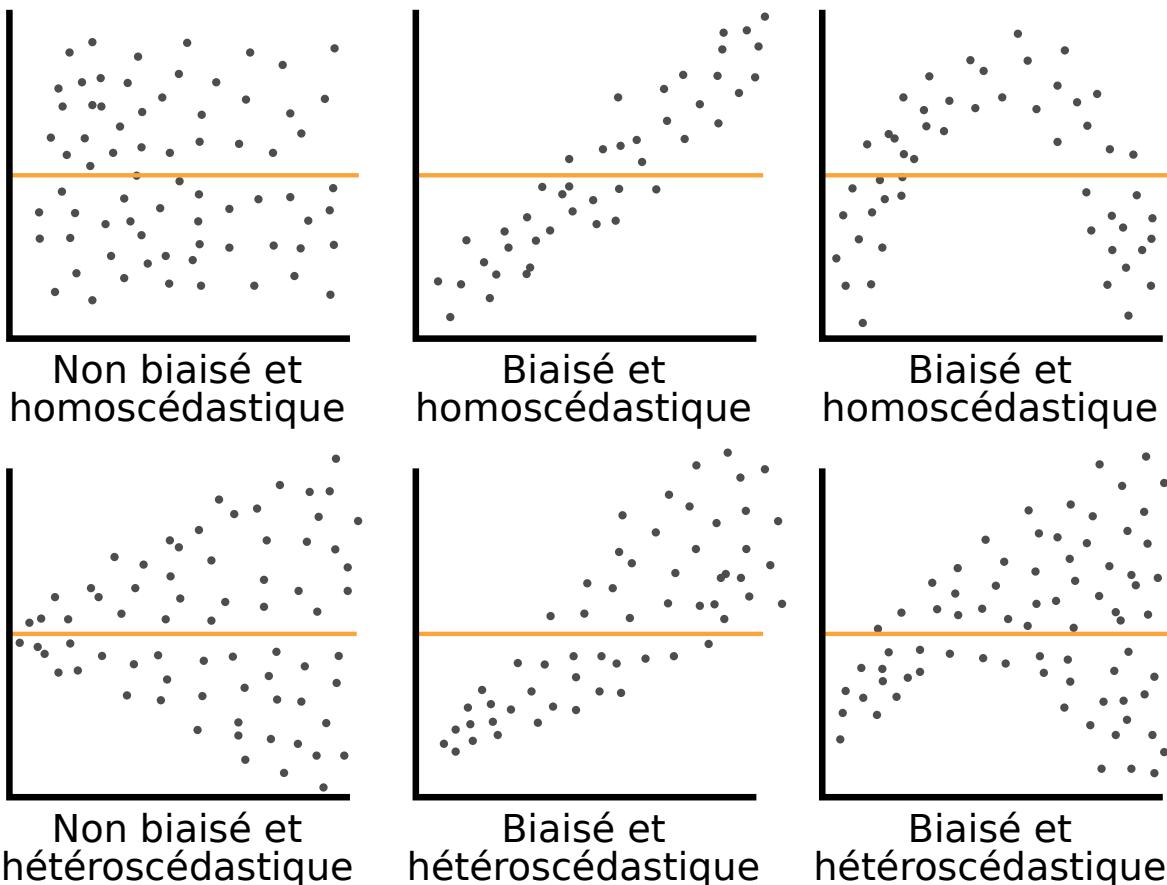


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : <https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/>

$$AIC = -2 \times \log(L) + 2 \times k$$

1107 Avec :

1108 — L : le maximum de la fonction de vraisemblance

1109 — k : le nombre de paramètres à estimer

1110 — \bar{y} : la moyenne des données mesurées

1111 L'AIC est un indicateur qui permet de déterminer si l'ajout d'un paramètre dans
 1112 un modèle est pertinent (autrement dit, si l'ajout d'un paramètre vaut l'information
 1113 qu'il apporte), afin d'éviter de le sur-ajuster. Pour cela on considère la valeur la plus
 1114 faible de l'AIC comme le meilleur indicateur.

1115 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles
 1116 de RE et PPB, car (i) c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué dans la

1117 littérature et (ii) les corrélations avec les flux étaient les plus forte (cf ACP, annexe D).

1118 **Remarque :** La RE, et l'ENE sont des flux mesurés directement sur le terrain à l'inverse de la PPB. Cette dernière est déduite des deux flux précédents en utilisant l'équation $PPB = ENE - RE$. Elle sera néanmoins appelée PPB mesurée, par opposition aux flux modélisés. Afin d'établir le bilan de carbone tout en gardant une discrimination entre les flux entrants et sortants de l'écosystème la RE et la PPB ont été estimés séparément.

1119 Concernant la respiration de l'écosystème, les températures utilisées dans la litté-
1120 rature sont variables. La température la plus utilisée est la température du sol à -5 cm
1121 ([Ballantyne et al., 2014](#)). D'autres auteurs utilisent aussi la température de l'air et la
1122 température du sol à -10 cm ([Bortoluzzi et al., 2006](#); [Kim et Verma, 1992](#)). L'utili-
1123 sation de ces profondeurs sont justifiées par le fait que dans la tourbe, la respiration
1124 du sol est la plus importante au dessus du niveau de l'eau et donc en surface ([Luo et](#)
1125 [Zhou, 2006b](#)). C'est également en surface que se situent la majorité des racines ([Rydin](#)
1126 [et Jeglum, 2013a](#)). La respiration des racines contribue à la respiration de l'écosystème
1127 pour 35 à 60 % ([Silvola et al., 1996](#); [Crow et Wieder, 2005](#)).

1128 Il ne semble pas émerger de consensus dans la littérature quant aux facteurs contrô-
1129 lant les émissions de CH_4 . Différents facteurs sont utilisés comme la température, ([Alm](#)
1130 [et al., 1999](#); [Bubier et al., 1995](#)), le niveau de la nappe ([Bubier et al., 1993](#)) ou encore la
1131 végétation ([Bortoluzzi et al., 2006](#)). Ces facteurs peuvent être utilisés seuls ou conjoin-
1132 tement.

1133 Évaluation/validation

1134 Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles
1135 ont été évalués à l'aide de données indépendantes acquises en 2014, dans le cadre
1136 d'un suivi expérimental mis en place sur la tourbière de La Guette pour le projet
1137 CARBIODIV (cf annexe E). Les méthodes de mesures des flux de CO_2 et de CH_4
1138 sont strictement identiques (ainsi que les opérateurs) à celles utilisées pour établir
1139 le bilan de carbone. En revanche le positionnement des placettes est beaucoup plus
1140 classique : proches les unes des autres, et avec différents traitements. Afin de pouvoir
1141 les comparer, seule les placettes de contrôles, (n'ayant donc subie aucune manipulation)

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1142 de cette expérimentation seront utilisées soit 4 placettes dans une station en amont et
1143 4 en aval de la tourbière de La Guette (plus de détails dans l'annexe E). Le terme
1144 d'évaluation est ici préféré à celui de validation car le nouveau jeu de données utilisé,
1145 bien qu'indépendant de celui utilisé pour la calibration, n'a pas été acquis de manière
1146 strictement identique, notamment au niveau de la représentativité spatiale (répartition
1147 des embases sur le site).

1148 **Interpolation**

1149 Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés à une fréquence horaire identique
1150 à celle de la station météo présente sur le site : Pour des données dont l'acquisition
1151 est manuelle uniquement, comme la végétation, une interpolation linéaire est faite
1152 entre les points de mesures. Pour les données acquises à la fois automatiquement par
1153 la station météorologique et manuellement, comme la température de l'air ou de la
1154 tourbe, l'interpolation est faite à partir de la relation entre les mesures continues et
1155 ponctuelles. Les flux sont ensuite recalculés (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) à l'échelle horaire sur les
1156 deux années de mesure puis sommés afin d'estimer les bilans de carbone. Ces bilans sont
1157 par la suite exprimés en gC m^{-2} par période de temps à l'année, sauf quand précisé.

1158 Le détails des équations utilisées et de la qualité des différents modèles est présenté
1159 dans la partie résultat.

1160 **3.2.4 Estimation des flux de carbone organique dissout dans le 1161 bilan de C**

1162 En plus des flux gazeux, les flux de COD sont pris en compte dans le bilan de
1163 carbone. Le flux de COD entrant dans la tourbière est estimé à partir des précipitations
1164 et de leur concentration en COD. La concentration en COD des eaux de pluie est
1165 généralement comprise entre 0,5 et 2,5 mg l^{-1} ((Sigg *et al.*, 2014)). Le flux de COD
1166 sortant est calculé à partir des résultats du modèle de Binet *et al.* (2013) permettant
1167 d'estimer une quantité d'eau sortant à l'exutoire du bassin versant de l'écosystème et
1168 des concentrations en COD mesurées pendant les deux années de mesure.

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

1169 Avec :

- 1170 — F_{COD} : le flux de COD
- 1171 — P : Les précipitations en lm^{-2}
- 1172 — $[COD]_P$: La concentration en COD des précipitations (fixé à 1 mg l^{-1})
- 1173 — D : La décharge en eau du système à l'exutoire (quantité d'eau qui sort du bassin versant en l)
- 1175 — $[COD]_E$: La concentration en COD de l'eau à l'exutoire

1176 3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone

1177 La variabilité spatiale des flux a été caractérisée en utilisant deux approches. La

1178 première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la modéli-

1179 sation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi calculer des flux par

1180 placette. L'inconvénient de cette méthode est le faible nombre de points utilisé pour

1181 chaque calibration, ce qui peut conduire à une erreur importante sur l'estimation des

1182 paramètres voire à la non convergence des modèles. La seconde approche permet de

1183 palier en partie à ce problème en calibrant les modèles à partir de groupes de placettes.

1184 Ces ensembles ont été fait en regroupant les placettes ayant la composition végétale la

1185 plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation joue un rôle important sur

1186 les flux de carbone (photosynthèse, transport) La température, plus facile à mesurer,

1187 et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblaient des choix moins pertinent.

1188 Le partitionnement a été faite par classification hiérarchique ascendante. C'est une mé-

1189 thode déterministe qui consiste, à partir de l'ensemble des individus (ici nos différentes

1190 placettes de mesure), de les regrouper en classes de plus en plus grande. Les points

1191 sont regroupés par similarité, les deux points les plus proches sont fusionnés, puis les

1192 deux suivants et ce jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule classe. Cette classification est

1193 généralement représentée par un dendrogramme, elle a été appliquée sur les recouvre-

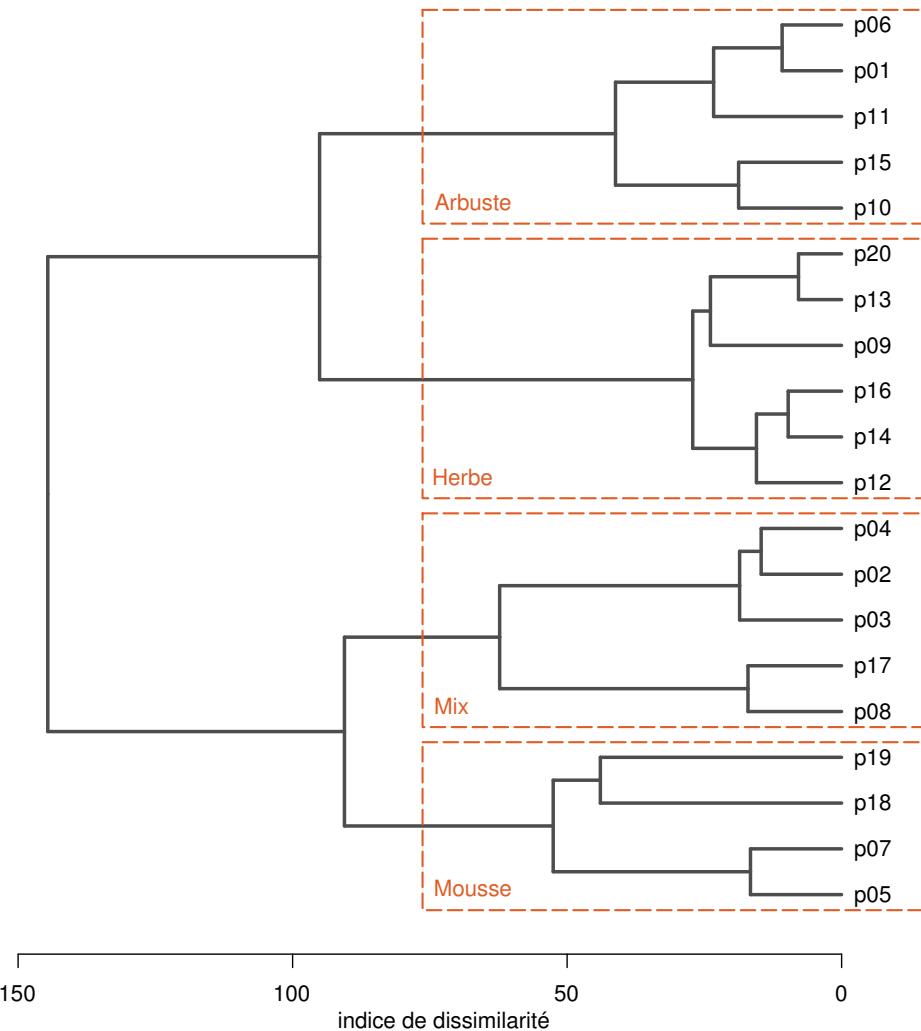


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

¹¹⁹⁴ ments végétaux mesurés et permet de distinguer quatre groupes (Figure 3.3). Le nom
¹¹⁹⁵ de ces groupes (Arbuste, Herbe, Mix et Mousse) reflète la végétation majoritaire.

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

¹¹⁹⁷ Pour chaque flux, l'erreur sur le bilan annuel est calculé en multipliant ce flux par
¹¹⁹⁸ l'erreur quadratique normalisée, calculée lors de la calibration. Pour les bilans, l'erreur
¹¹⁹⁹ associée est calculée comme la somme des erreurs associées aux flux composant le bilan.
¹²⁰⁰ Chacune de ces erreurs est pondérée en fonction de leur importance relative par rapport
¹²⁰¹ à la somme des flux en valeur absolue (Waddington et Roulet, 2000).

$$E_{(bilan)} = (\chi_{PPB} \times NRMSE_{PPB}) + (\chi_{RE} \times NRMSE_{RE}) + (\chi_{F_{\text{CH}_4}} \times NRMSE_{F_{\text{CH}_4}}) \quad (3.3)$$

1202 Avec :

- 1203 — $E_{(bilan)}$ l'erreur associée au bilan
- 1204 — χ_{flux} la fraction du flux par rapport à la somme en valeurs absolue de tous les
- 1205 flux compris dans le bilan
- 1206 — $NRMSE_{flux}$ la racine carré de l'erreur quadratique normalisée à la moyenne
- 1207 associée au flux

1208 Ces erreurs ne sont qu'une part de l'erreur totale qui devrait être associée à ces flux.

1209 Elle ne considère pas les erreurs aléatoires et systématiques liées aux mesures, qui sont

1210 supposées négligeable par rapport à l'erreur provenant de l'estimation des paramètres

1211 des équations et de la variabilité spatiale des flux.

1212 3.3 Résultats

1213 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux de GES

1214 Facteurs contrôlant

1215 L'évolution du niveau de la nappe d'eau mesuré manuellement dans les 20 placettes

1216 est marquée par un étiage d'une vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et

1217 l'absence d'un étiage net en 2014 (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend

1218 pas en dessous de -10 cm avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8$ cm respectivement pour 2013 et

1219 2014. Ces observations sont cohérentes avec les mesures acquises automatiquement et

1220 à plus haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage particulièrement important

1221 de ces deux années par rapport aux précédentes.

1222 L'évolution saisonnière de la végétation sur la tourbière de La Guette est visible

3.3. Résultats

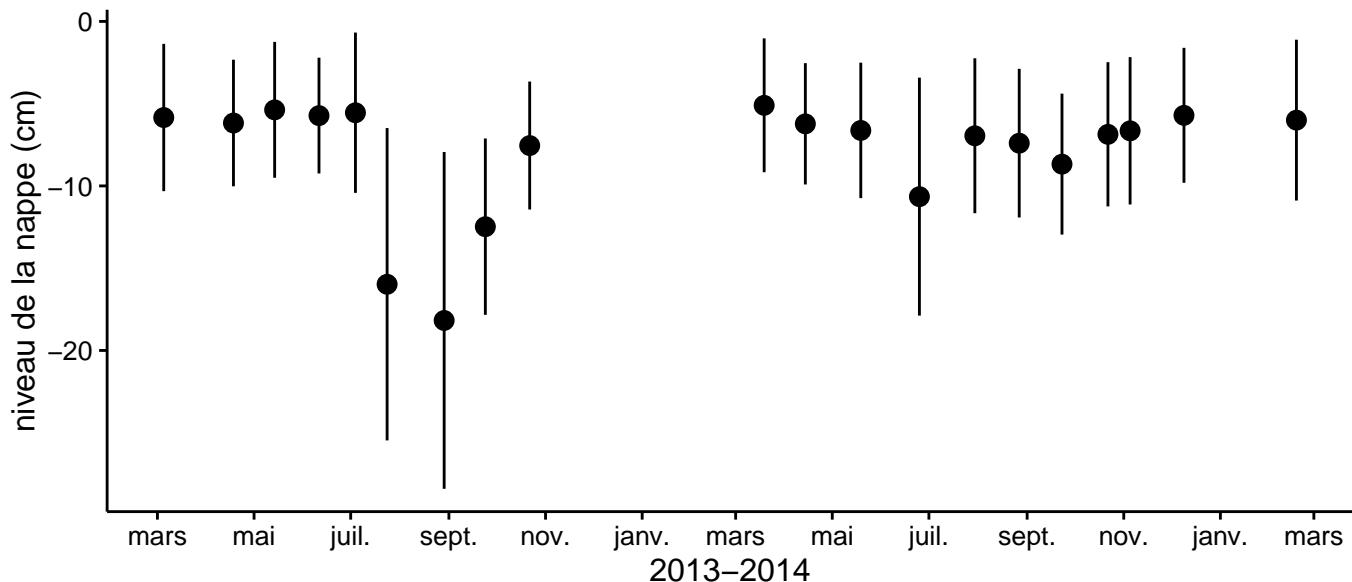


FIGURE 3.4 – Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).

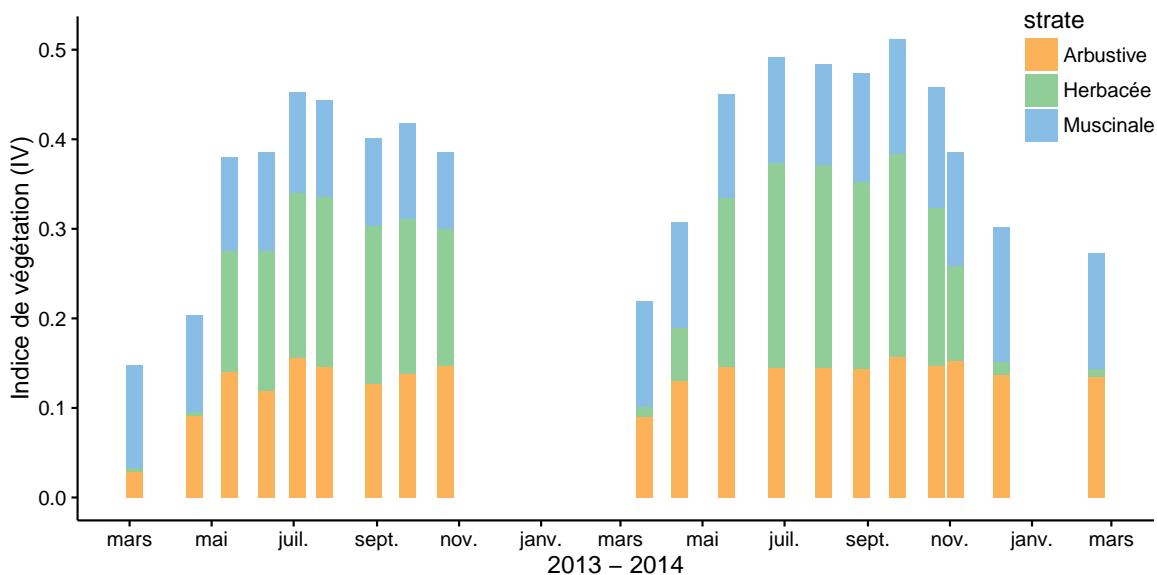


FIGURE 3.5 – Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015. Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le compose

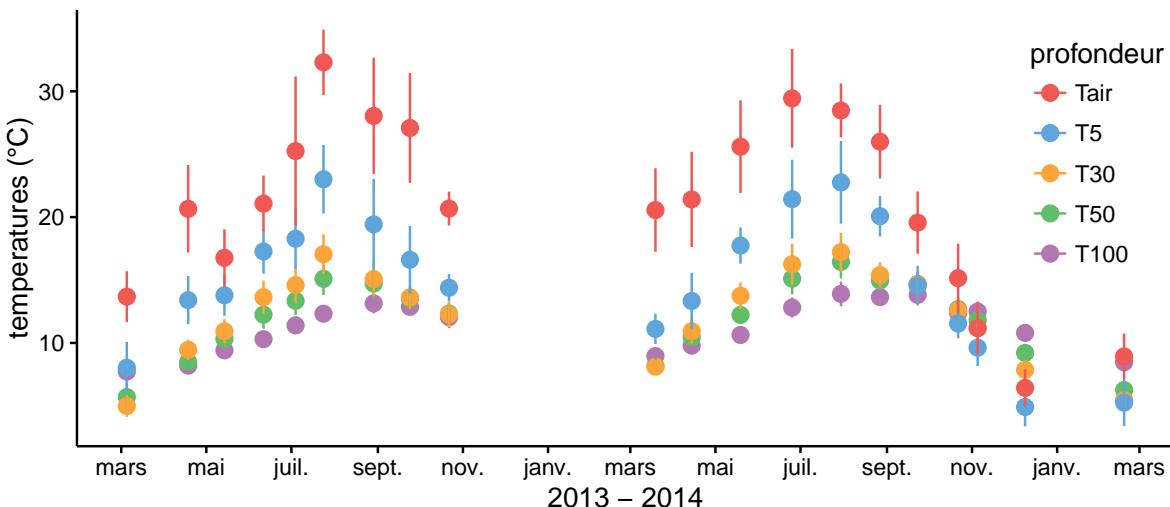


FIGURE 3.6 – Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air (Tair) et du sol à -5 , -30 , -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) mesurée dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015

(Figure 3.5). Cette variabilité est majoritairement contrôlée par la strate herbacée qui meurt à la fin de la saison de végétation tandis que les arbustes et les mousses sont pérennes. La saison de végétation, pour les herbacées, a commencé un peu plus tôt en 2014 (Figure 3.5) avec une végétation qui commence à croître en avril tandis qu'il faut attendre la campagne de mai en 2013. L'indice de végétation est également légèrement plus important en 2014.

La température de l'air mesurée manuellement dans les 20 placettes montre une variabilité saisonnière comprise entre 6 et 32°C cohérente avec celle mesurée par la station météorologique. La variabilité saisonnière de la température est également visible quand elle est mesurée dans le sol avec un amortissement et une diminution de la variabilité spatiale avec la profondeur : les températures varient de 5 à 17°C et de 8 à 14°C à -30 et -100 cm respectivement (Figure 3.6).

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

3.3. Résultats

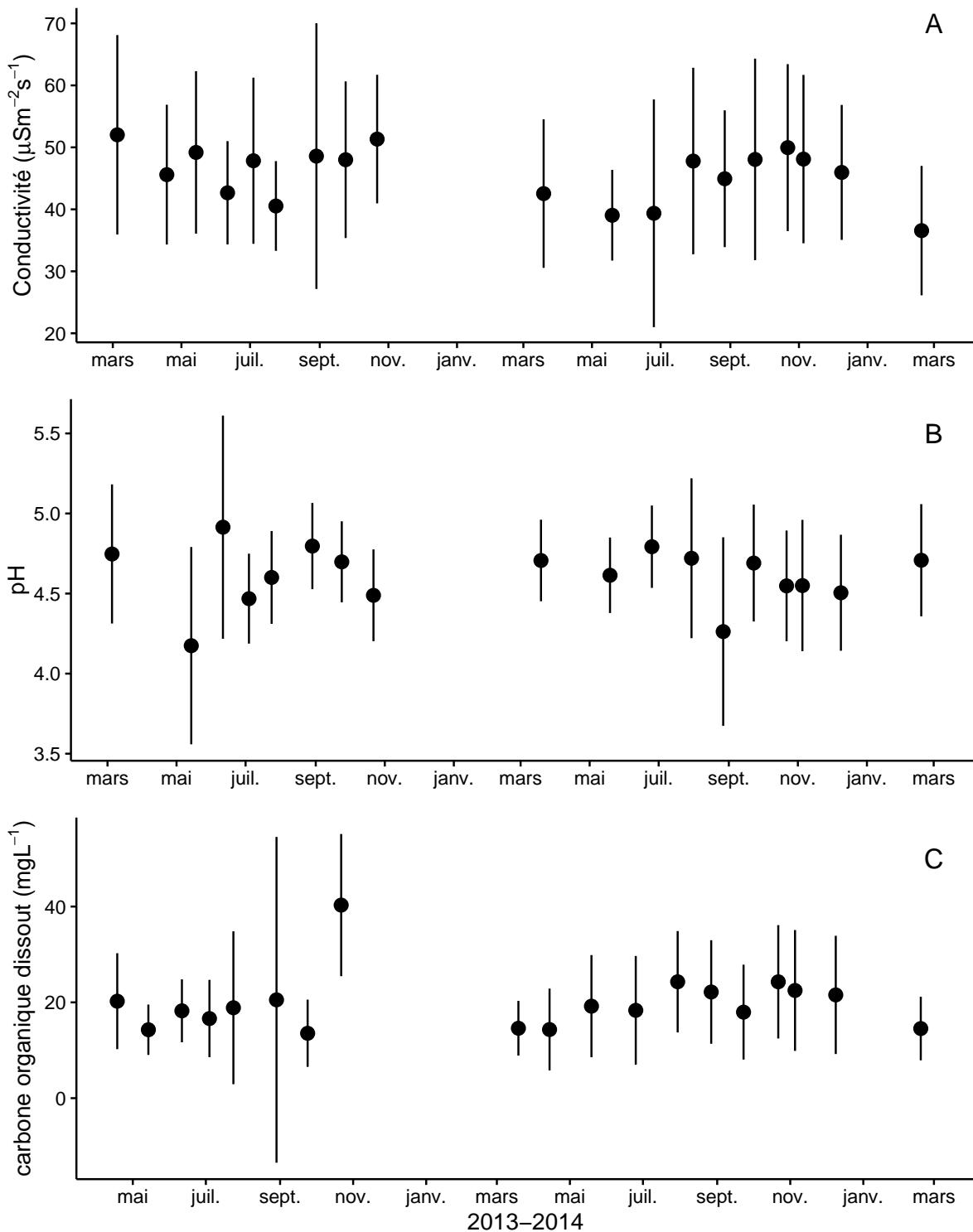


FIGURE 3.7 – Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.

1241 Flux de carbone

1242 Comme pour les facteurs contrôlant des mesures de CO₂ ont été effectuées de mars
1243 2013 à février 2015. De novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompue
1244 suite à des problèmes techniques. Cependant les deux saisons de végétation, ont pu
1245 être mesurées dans leur ensemble, permettant d'avoir un jeu de données représentatif
1246 sur le fonctionnement de l'écosystème.

1247 En 2013, les valeurs de la **PPB** (flux de CO₂ entrant dans l'écosystème) augmentent
1248 au printemps et une partie de l'été avec un maximum de $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at-
1249 teint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.8–A). En 2014 la PPB
1250 maximale est atteinte fin juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus
1251 tôt que l'année précédente. Pendant la deuxième partie de l'été et l'automne les va-
1252 leurs décroissent jusqu'à être proches de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de
1253 $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2013 et de $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014.

1254 La **RE** (flux de CO₂ sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le prin-
1255 temps et une partie de l'été (Figure 3.8–B). Elle atteint $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, son
1256 maximum, en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son
1257 maximum plus tôt, en juin avec une valeur moyenne de $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant
1258 de décroître en automne et en hiver où elle approche de valeurs nulles. Les valeurs
1259 moyennes de RE sont de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2013, ce qui est légèrement supé-
1260 rieure à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

1261 En 2013 les valeurs de l'**ENE** (bilan des flux de CO₂ entrant et sortant, les valeurs
1262 négative correspondent à une source de carbone et les valeurs positives à un puits)
1263 montrent un maximum en juin, atteignant $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ puis elles diminuent
1264 jusqu'à la fin de l'année. Cependant, cette baisse est moins uniforme que celle des
1265 deux flux précédents, avec notamment une augmentation de l'ENE entre juillet et août
1266 2013. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet avec $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1267 (Figure 3.8–C). les valeurs moyennes annuelles de l'ENE sont très proches et sont
1268 de $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2013 et $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2014. À noter
1269 également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente avec les valeurs

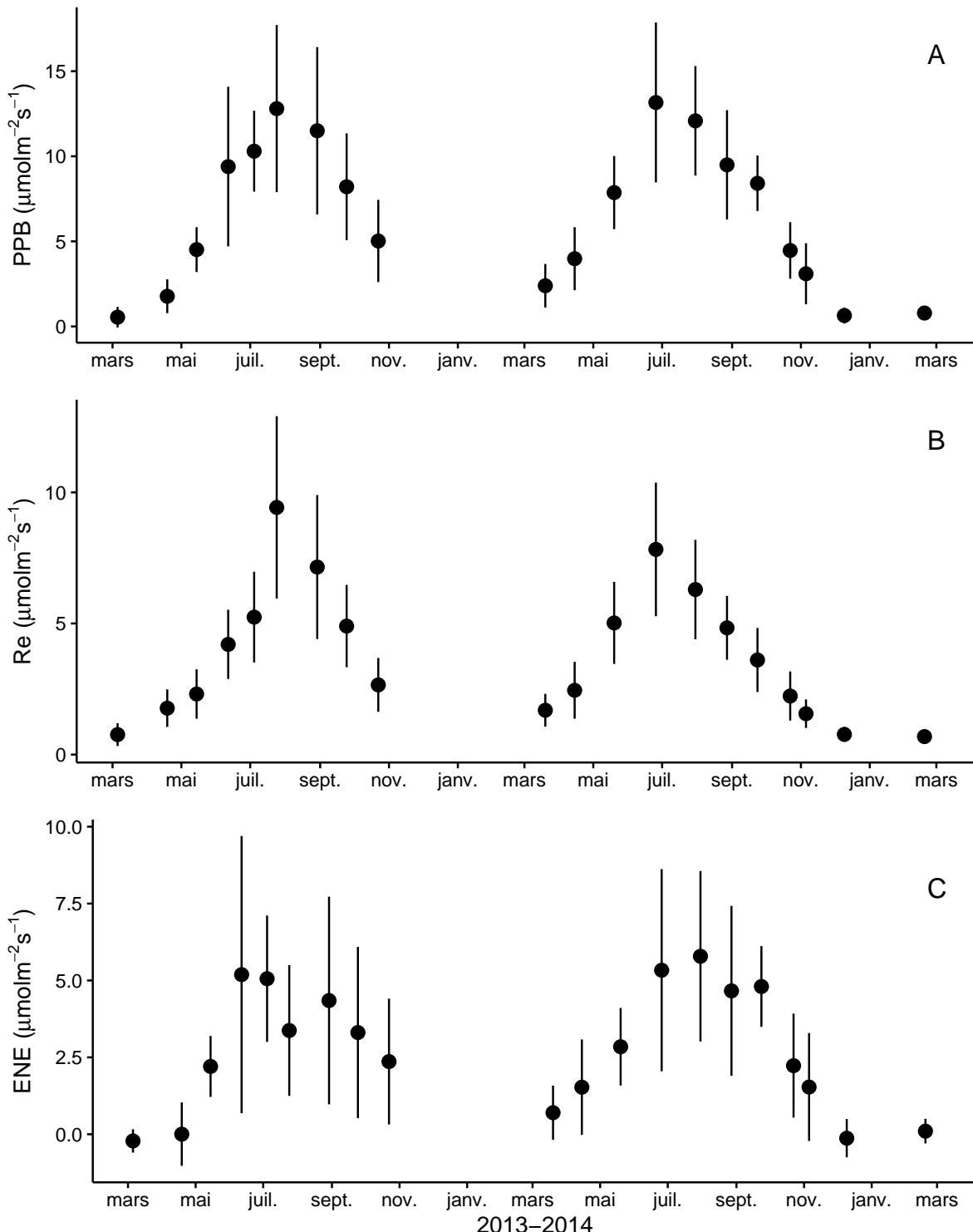


FIGURE 3.8 – Variabilité temporelle des flux de CO₂ moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent la déviation standard.

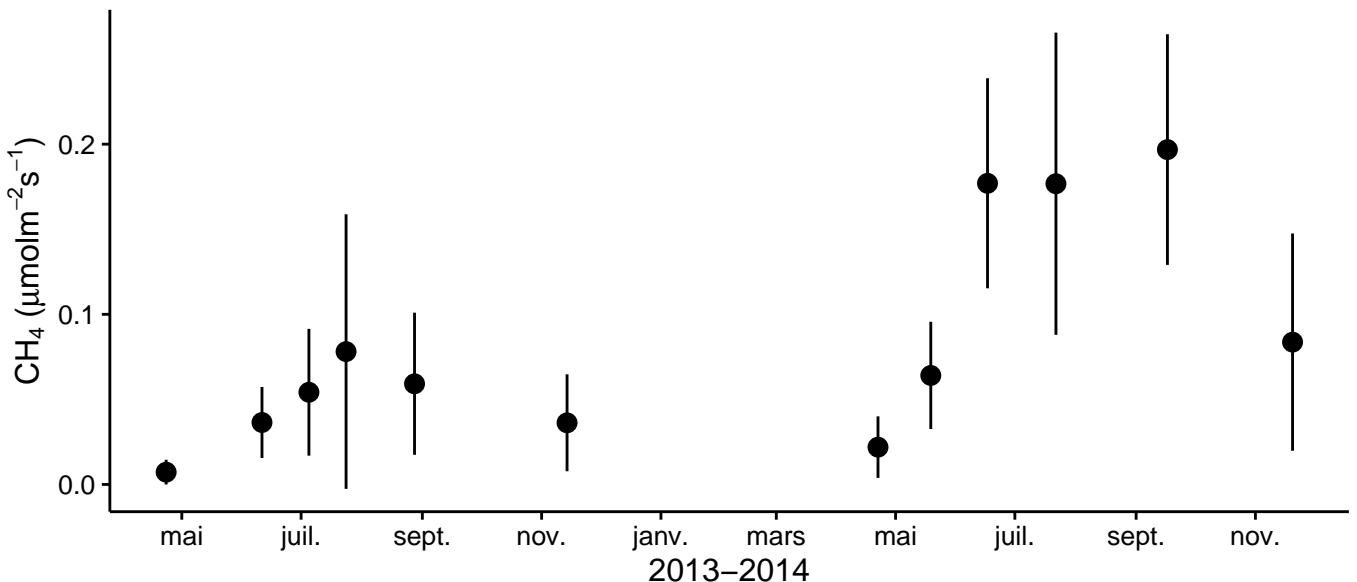


FIGURE 3.9 – Évolution des flux de méthane moyen sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. les barres d'erreur représentent la déviation standard.

1270 mesurées.

1271 Les flux de **CH₄**, comme ceux du CO₂, montrent une variabilité saisonnière im-
 1272 portante, même si les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de
 1273 ceux mesurés pour le CO₂ (Figure 3.9). À l'inverse de ce dernier, les flux de CH₄ me-
 1274 surés en 2013 sont nettement inférieurs à ceux mesurés en 2014 avec une moyenne
 1275 de $0,04 \pm 0,03$ et de $0,10 \pm 0,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement. Les valeurs moyennes
 1276 maximales atteignent 0,078 en 2013 et 0,196 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014.

1277 Relations entre flux gazeux et facteurs contrôlant

1278 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe d'eau a très peu varié pendant
 1279 les deux années de mesures, hormis un faible étiage d'août à octobre 2013. De ce fait
 1280 aucune relation claire n'est identifiable entre les flux et le niveau de la nappe que ce
 1281 soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄ (Figure 3.10–B,E et H). La relation entre
 1282 les flux de carbone (PPB et Re) et la température de l'air est de type exponentielle
 1283 (Figure 3.10–C et F). Une tendance similaire est visible entre les flux de PPB et l'indice
 1284 de végétation (IV), et dans une moindre mesure pour RE et CH₄ (Figure 3.10–A,D et
 1285 G). Pour le CH₄, aucune tendance n'est visible avec la température ou le niveau de
 1286 la nappe, même si pour ce dernier il semble y avoir un maximum d'émission entre

3.3. Résultats

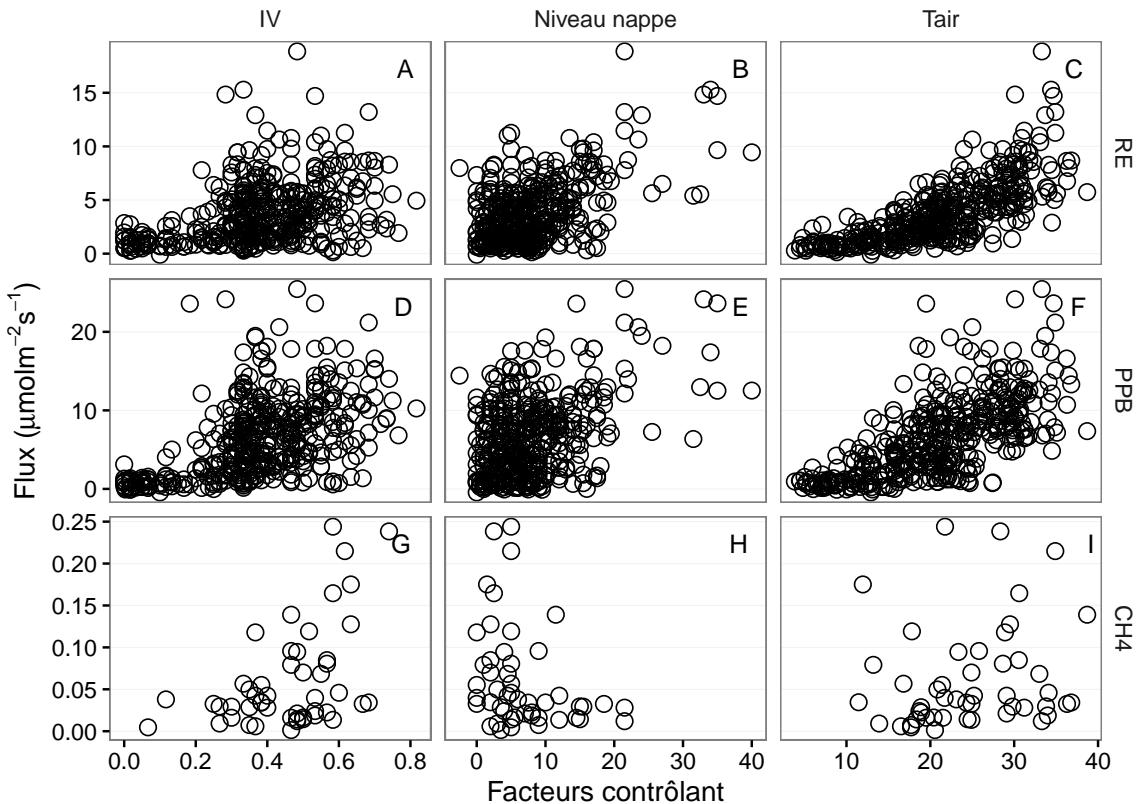


FIGURE 3.10 – Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et une sélection de facteurs contrôlant : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en $^{\circ}\text{C}$)

1287 0 et -10 cm . Les flux de CH_4 montrent une tendance exponentielle avec l'indice de
1288 végétation.

1289 L'ensemble de ces observations sont cohérentes avec les résultats des ACP (An-
1290 nexe E)

1291 3.3.2 Estimation des flux de GES

1292 Production primaire brute

1293 L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le
1294 potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière
1295 saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et
1296 a été déterminé en utilisant une équation qui relie la vitesse de transport des électrons
1297 photosynthétiques à lumière saturante à la température (June *et al.*, 2004) :

$$PPB_{sat} = a * \exp \left(\frac{T_{air} - b}{c} \right)^2 \quad (3.4)$$

1298 Avec :

- 1299 — a : vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante
- 1300 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- 1301 — b : température optimale pour ce transport ($^{\circ}\text{C}$)
- 1302 — c : différence de température à laquelle à laquelle PPB_{sat} vaut e^{-1} de sa valeur
- 1303 à la température optimale ($^{\circ}\text{C}$)

1304 À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en
 1305 compte la luminosité. On a utilisé l'équation 3.5 proposée par (Bubier *et al.*, 1998) et
 1306 utilisée par de nombreux auteurs (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Worrall *et al.*, 2009) :

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

1307 L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme va-
 1308 riable explicative de la PPB_{sat}, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec
 1309 une NRMSE de 32 % (Figure 3.11-a) et un AIC de 95 (Tableau 3.2). Les résidus de ce
 1310 modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-b).
 1311 Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante
 1312 (Figure 3.11-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herba-
 1313 cée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.11-d). Par contre aucune
 1314 relation n'est visible avec le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.11-e). Le pourcentage de
 1315 recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec
 1316 les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir des équations 3.4 et 3.5 a une
 1317 NRMSE de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPB_{sat} (Figure 3.11-f) et les
 1318 résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-g).
 1319 Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests a une NRMSE plus forte qui
 1320 atteint 47 % (Figure 3.11-h). Par ailleurs une forte incertitude est présente concernant
 1321 l'estimation des paramètres qui ont tous une erreur standard importante, (parfois plus

3.3. Résultats

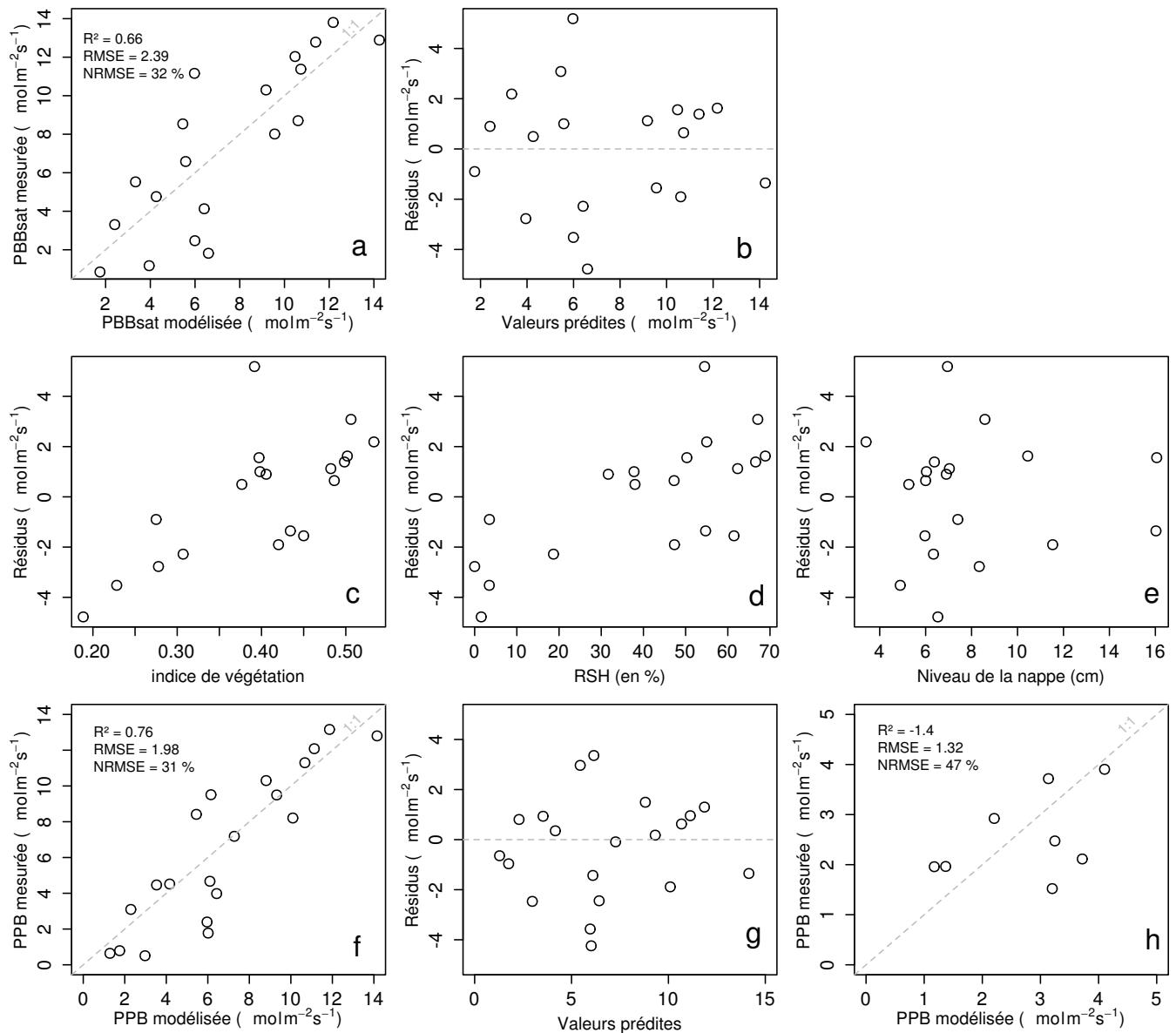


FIGURE 3.11 – Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée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

importante que la valeur du paramètre), et une faible significativité (Tableau 3.2). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) nous avons adapté le modèle, à la manière de Bortoluzzi *et al.* (2006), pour y intégré une fonction linéaire de la végétation :

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

Cette nouvelle équation permet d'expliquer une part plus importante des variations de PPBsat ($R^2 = 0,85$) et augmente la proximité entre les données mesurées et les données modélisées : la NRMSE diminue à 21 %. (Figure 3.12-a). Par ailleurs son AIC est plus faible que pour l'équation précédente : 80 (Tableau 3.2). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. Avec notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de valeur supérieur à 4 (Figure 3.12-b). Le biais reste malgré tout faible au regard de l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont mis en relation avec des facteurs contrôlant tels que les recouvrements végétaux (que ce soit celui des sphagnes ou des herbacées), ou le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.12-c,d,e). Comme précédemment, la NRMSE de la PPB, de 19 %, est du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f). La NRMSE de PPBsat et PPB diminue avec la prise en compte de l'indice de végétation lors de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une NRMSE importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation (Figure 3.12-h). Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle, intégrant la végétation, permet de diminuer de façon importante l'erreur associée à l'estimation des paramètres de l'équation.

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

3.3. Résultats

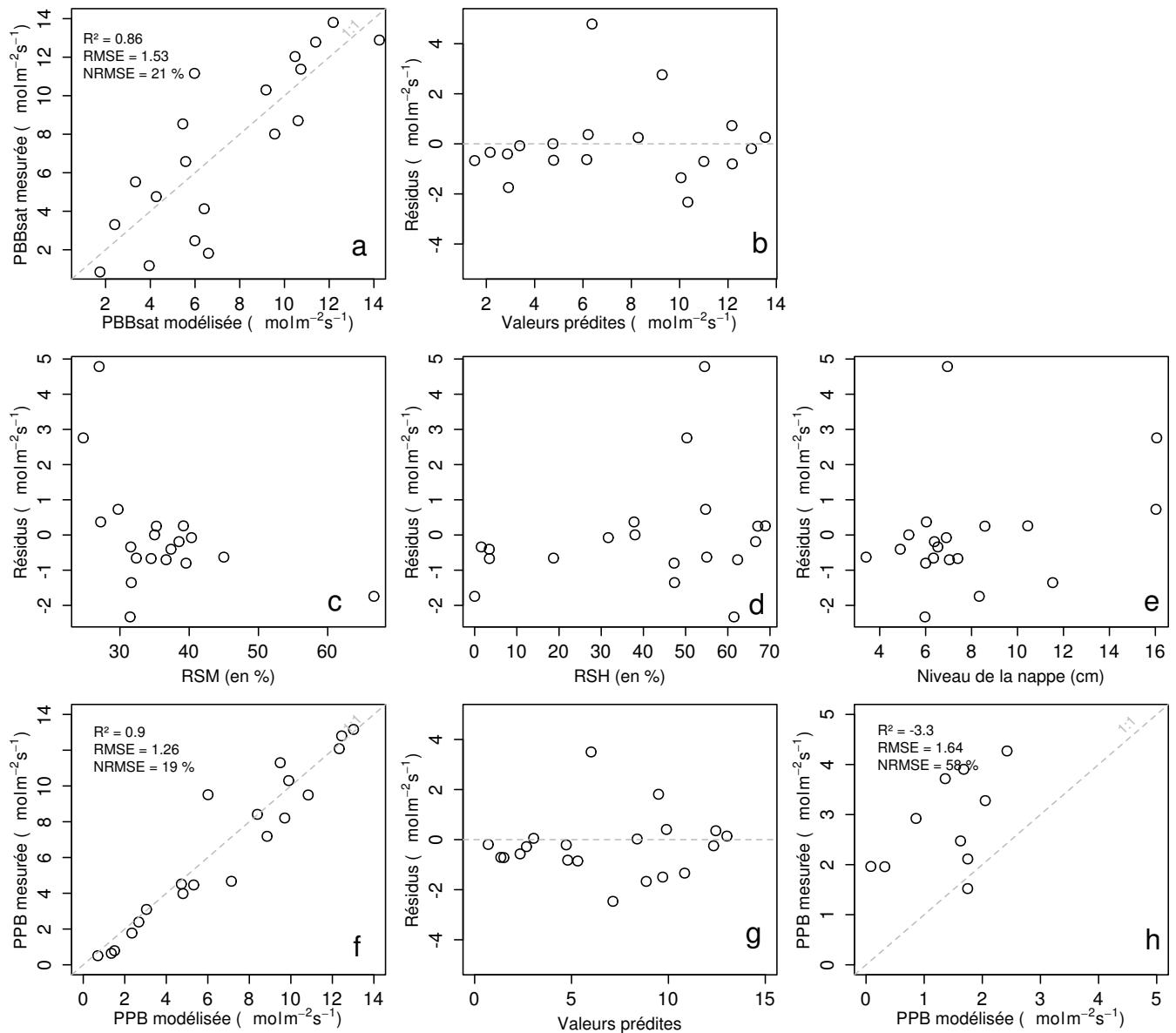


FIGURE 3.12 – Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage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

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

par	valeur	se	pval	-10 %	+10 %	AIC
PPB-1 – équations 3.4 et 3.5						95
a	26.23	62.07	0.68	-9.7	+9.6	
b	53.68	61.27	0.39	+43.7	-35.1	
c	27.21	28.56	0.35	-22.5	+21.9	
i	1.84	21.6	0.93	-0.4	+0.4	
PPB-2 – équations 3.6 et 3.5						80
a	39.44	18.89	0.05	-11.8	+11.5	
b	40.27	19.11	0.05	+15.8	-17.2	
c	25.23	14.35	0.1	-8.1	+6.7	
d	-3.73	3.49	0.3	+2.8	-2.8	
i	0.26	0.25	0.31	-1.3	+1.1	
RE-1 – équation 3.7						47
a	0.34	0.08	0	-10	+10	
b	0.10	0.01	0	-22.6	+29.9	
RE-2 – équation 3.8						37
a	0.92	0.34	0.02	-7.3	+7.3	
b	0.09	0.01	0.00	-19.5	24.7	
c	0.14	0.09	0.14	+2.7	-2.7	
RE-3 – équation 3.9						35
a	0	0	0.01	-3.9	+3.9	
b	0.08	0.01	0	-18.8	+23.6	
c	0.33	0.06	0	-6.1	+6.1	
FCH4 – équation 3.10						
a	0	0	0.48	-10	+10	
b	13.01	2.82	0	-43.9	+79.2	

3.3. Résultats

1348 **Respiration de l'écosystème**

1349 La relation exponentielle entre la RE et la température est reconnue ([Luo et Zhou](#),
1350 [2006c](#)), et la RE est estimée avec l'équation :

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

1351 La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 %
1352 des variations de la respiration de l'écosystème avec une NRMSE de 18 % (Figure [3.13](#)–
1353 a) et un AIC de 47. Les résidus de cette équation sont répartis de façon non-biaisée
1354 (Figure [3.13](#)–b). L'évaluation de ce modèle montre une NRMSE de 35 % avec une
1355 tendance à sous-estimer les valeurs mesurées (Figure [3.13](#)–c). Une légère tendance, est
1356 visible entre les résidus et l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la
1357 strate herbacée (Figure [3.13](#)–d,e) mais pas avec le niveau de la nappe (Figure [3.13](#)–f).
1358 Très souvent utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proches mais moins
1359 bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus (Annexe F, figure [14](#)). On
1360 adapte l'équation [3.7](#) pour intégrer le signal de végétation de deux façon, avec l'IV :

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

1361 Et avec le seul pourcentage de recouvrement des herbacées (RSH) qui contrôle en
1362 grande partie l'IV (Figure [3.5](#))

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

1363 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure [3.14](#)-a,b
1364 et [3.14](#)-d,e respectivement. Dans les deux cas, la NRMSE diminue pour avoisiner 13 %,
1365 avec des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'AIC diminue également
1366 jusqu'à 37 et 35 respectivement pour les équations [3.8](#) et [3.9](#). L'évaluation de ces deux
1367 équations montre cependant des différences : D'une part l'équation [3.8](#) ne permet pas
1368 de diminuer la NRMSE (34 %) et est très proche des 35 % calculé pour l'évaluation

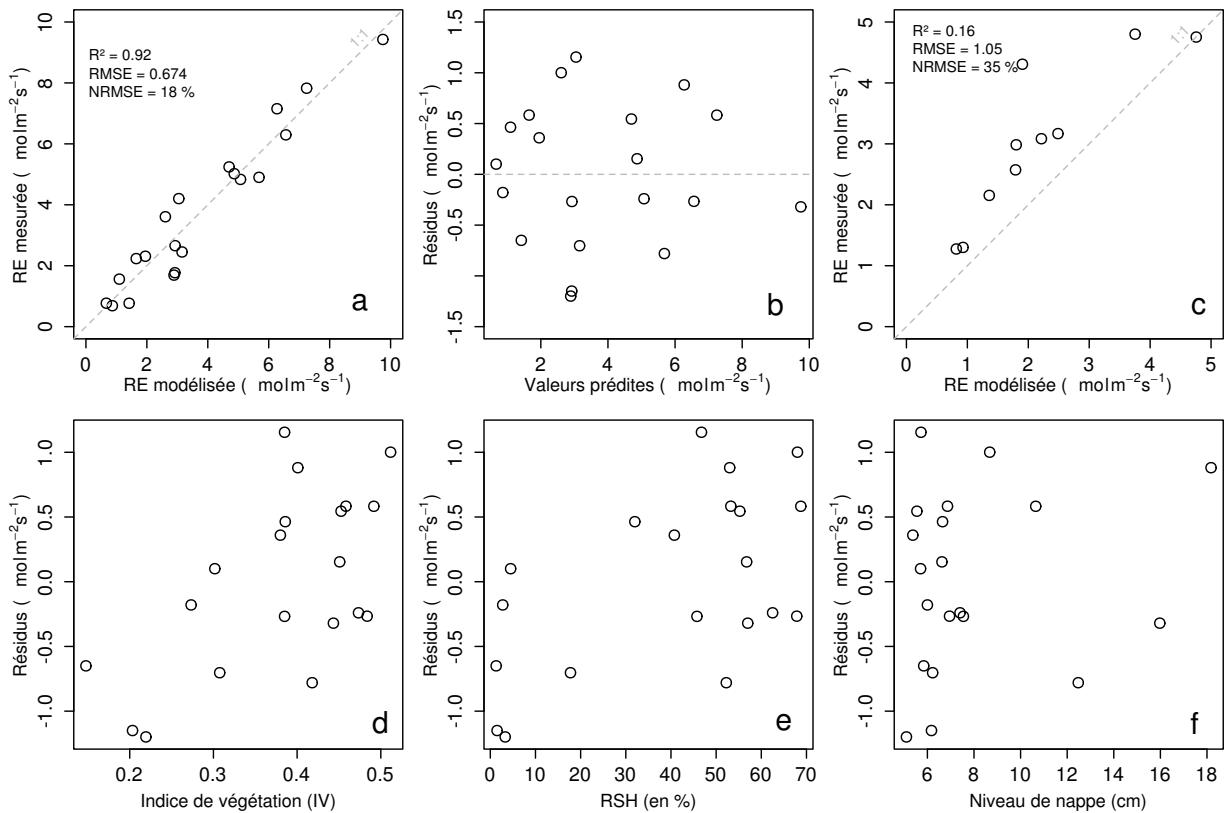


FIGURE 3.13 – Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E)). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de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

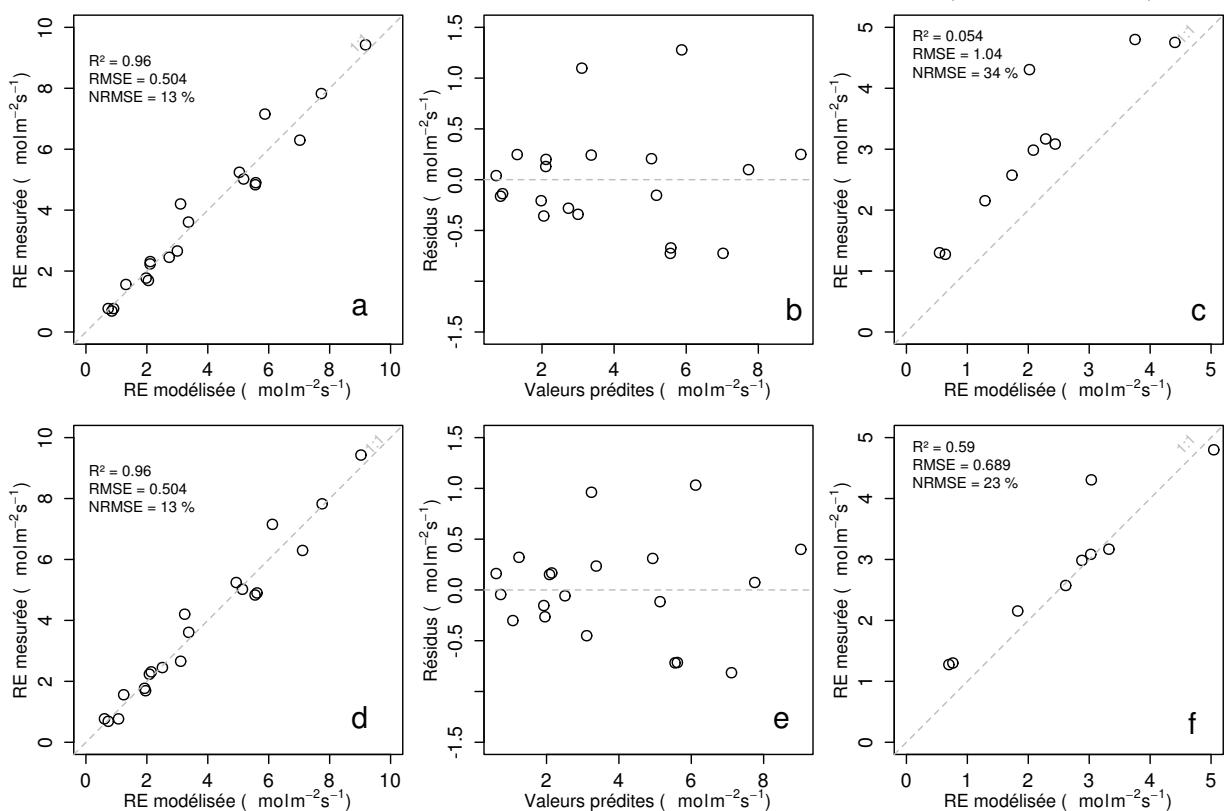


FIGURE 3.14 – Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de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

3.3. Résultats

du modèle n'intégrant pas la végétation (Figure 3.14-c). D'autre part l'évaluation de l'équation 3.9 montre une NRMSE plus faible de 23 % (Figure 3.14-f). Les paramètres des différentes équations sont présentés dans le tableau 3.2 ; les modèles **RE-1**, **RE-2**, et **RE-3** correspondent respectivement aux équations 3.7, 3.8 et 3.9. À l'inverse de la PPB les paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2, une significativité importante (p-value < 0,05) et une NRMSE faible (Tableau 3.2).

Flux de CH₄

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

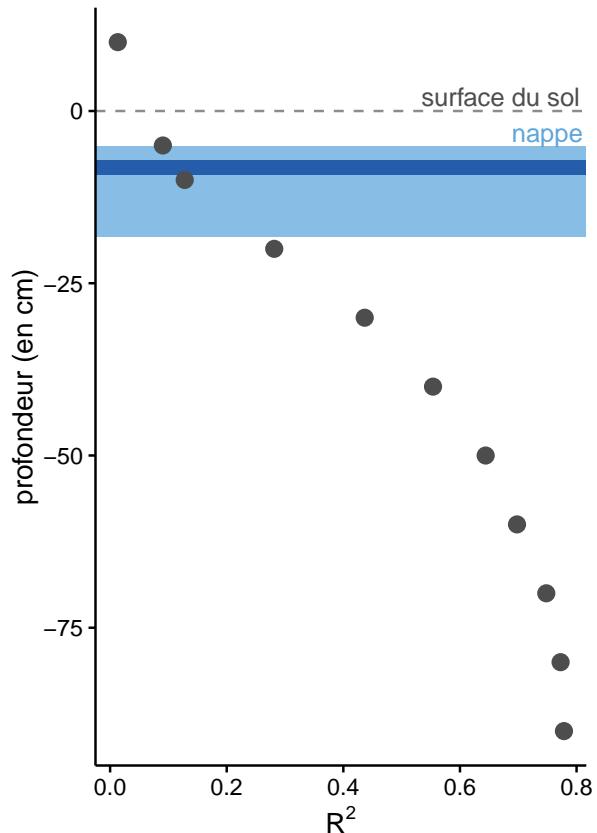


FIGURE 3.15 – Évolution du R² de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu claire représente la gamme des niveau moyen relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et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

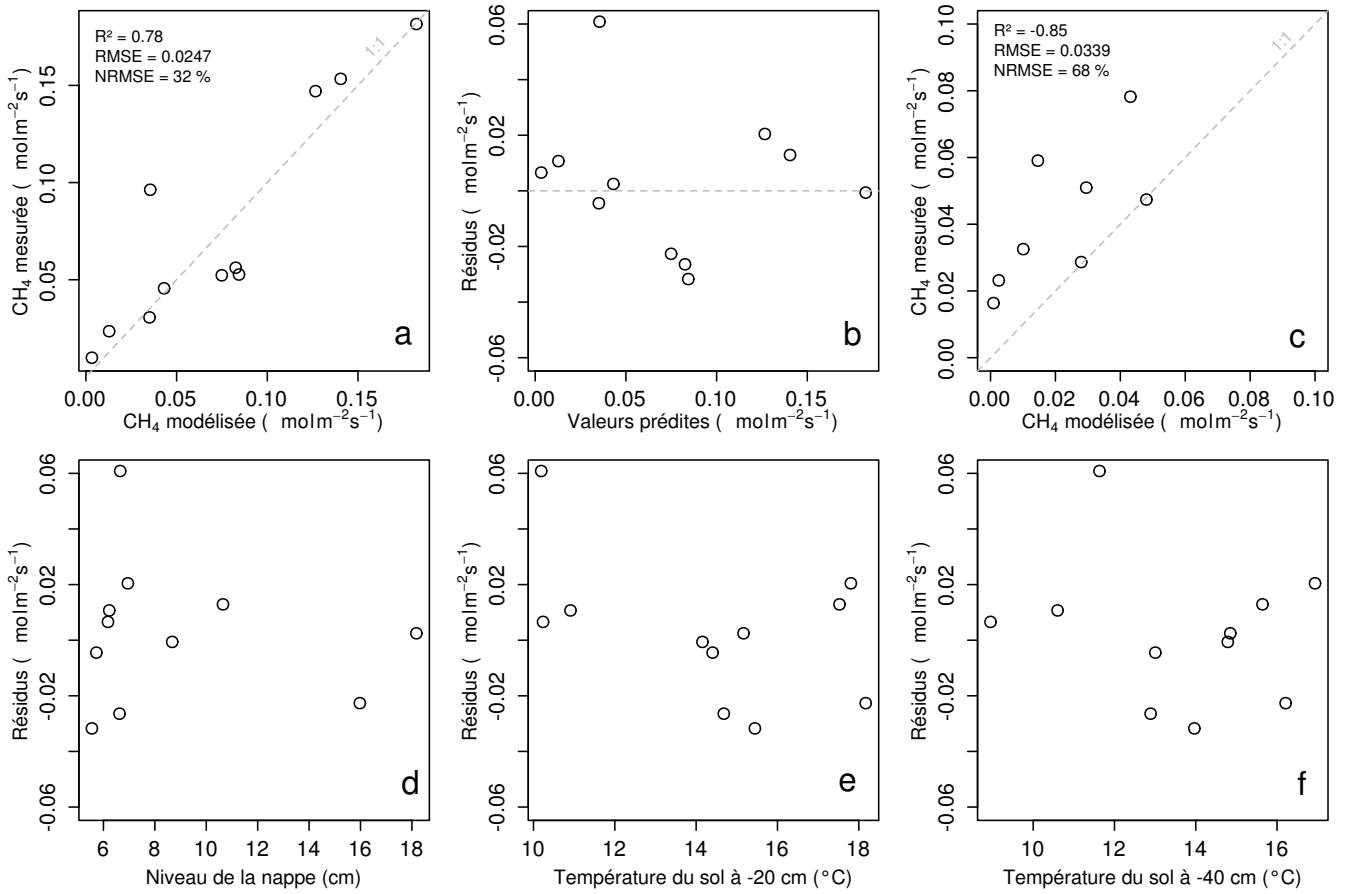


FIGURE 3.16 – Calibration des flux de CH₄ avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau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

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

1396 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-
 1397 gure 3.16), car il explique 78 % de la variabilité des flux CH₄ avec une NRMSE de
 1398 32 % (Figure 3.16-a). Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette
 1399 équation et les facteurs contrôlant mesurés (Figure 3.16-d,e,f).

1400 L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer les flux de CH₄
 1401 et une NRMSE qui double par rapport à la phase de calibration en atteignant 68 %
 1402 (Figure 3.16-c). Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.10 est visible
 1403 dans le tableau 3.2 sous le nom FCH4.

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

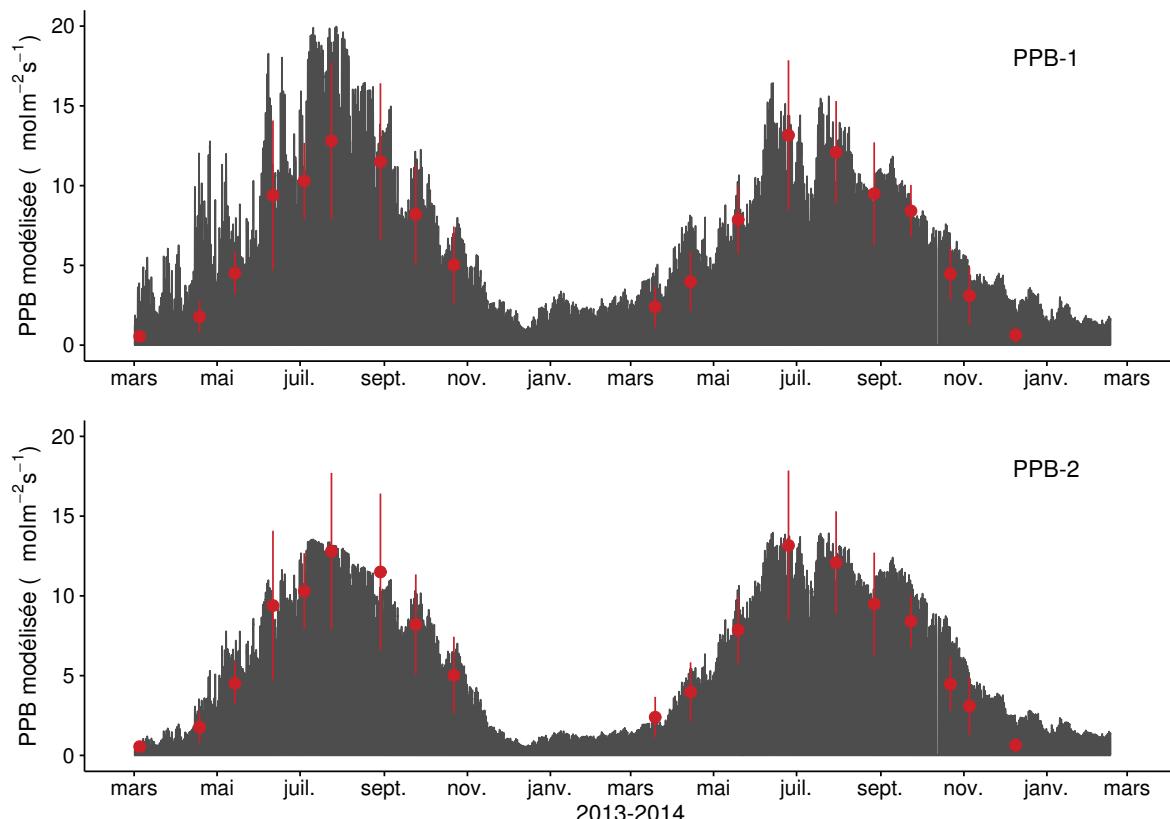


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

¹⁴⁰⁵ Les interpolations des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de
¹⁴⁰⁶ celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les surfaces grises présentes sur la figure 3.17
¹⁴⁰⁷ sont liées au fait que la PPB tombe à zéro toutes les nuits. Globalement le modèle PPB-
¹⁴⁰⁸ 2 semble mieux représenter les moyennes des flux mesurés sur le site. Dans les deux cas
¹⁴⁰⁹ les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014 et sous-estimer
¹⁴¹⁰ la PPB en été (en 2013 principalement pour PPB-1 et les 2 années pour PPB-2).

¹⁴¹¹ Pour la RE, l'interpolation reproduit également les variations saisonnières mesurées
¹⁴¹² (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proches des gammes interpo-
¹⁴¹³ lées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'interpo-
¹⁴¹⁴ lation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).
¹⁴¹⁵ L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue les valeurs maxi-
¹⁴¹⁶ mum de la RE modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

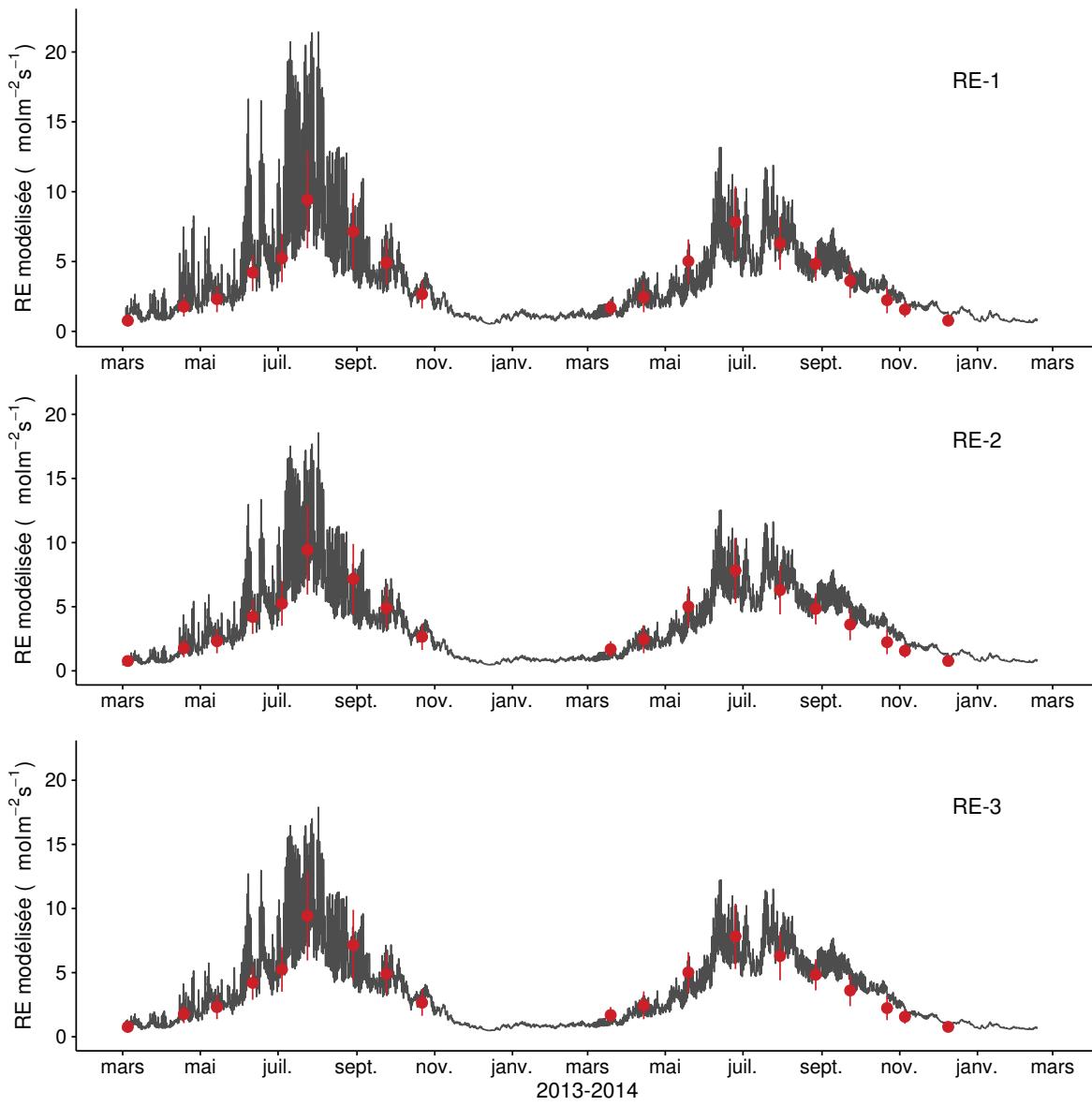


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

3.3. Résultats

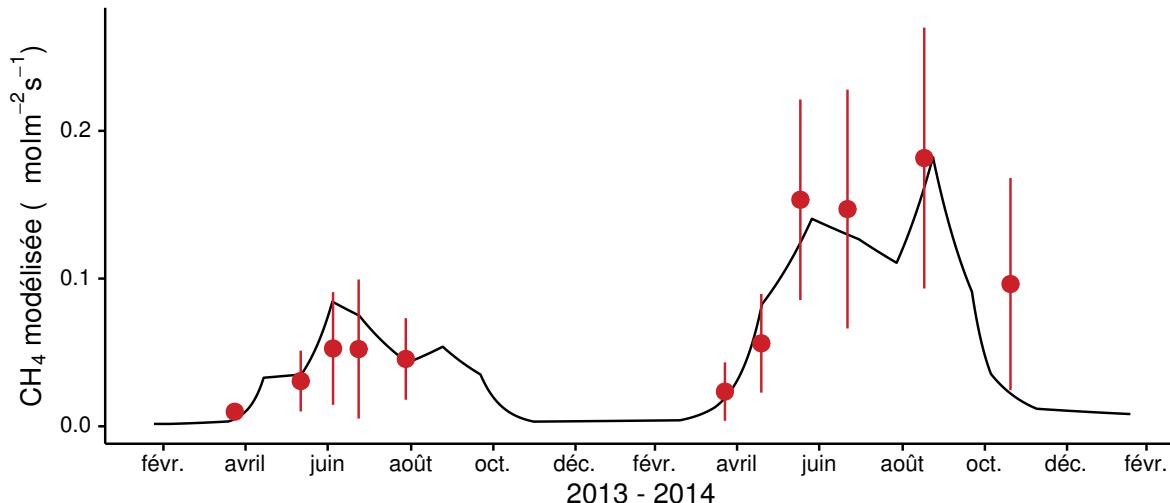


FIGURE 3.19 – Flux de CO₂ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur déviation standard

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

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

¹⁴¹⁷ Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

¹⁴¹⁸ Dans l'ensemble l'estimation du CH₄ semble rendre compte de la différence de flux
¹⁴¹⁹ mesuré en 2013 et en 2014.

¹⁴²⁰ La différence sur les cumuls quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation
¹⁴²¹ est moindre : environ 26 gC m⁻² an⁻¹ (tableau 3.4).

¹⁴²² Les flux interpolés à une fréquence horaire puis sommés par année sont présentés
¹⁴²³ dans le tableau 3.3 pour les différents modèles utilisés. Sur les deux années, selon le mo-
¹⁴²⁴ dèle utilisé, le flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour
¹⁴²⁵ PPB-2 et PPB-1 respectivement. On observe une différence entre les deux modèles :
¹⁴²⁶ celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus
¹⁴²⁷ important en 2013 qu'en 2014, tandis que le modèle prenant en compte la végétation

Tableau 3.4 – Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan

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

¹⁴²⁸ (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation
¹⁴²⁹ minimise également l'incertitude de l'estimation, la divisant approximativement par
¹⁴³⁰ deux.

¹⁴³¹ L'intégration de la végétation change également la différence entre 2013 et 2014 de
¹⁴³² la RE. Lorsque la végétation est intégrée (RE-2 et RE-3) la RE est supérieure en 2014.
¹⁴³³ Lorsqu'elle ne l'est pas elle est supérieure en 2013. Ces différences restent inférieures à
¹⁴³⁴ l'incertitude liée aux flux estimés et on observe une grande proximité dans les valeurs
¹⁴³⁵ des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart maximum
¹⁴³⁶ de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

¹⁴³⁷ Les flux de CH_4 estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faibles que
¹⁴³⁸ les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH_4 est au moins deux fois plus important
¹⁴³⁹ en 2014 qu'en 2013.

¹⁴⁴⁰ Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-2, non
¹⁴⁴¹ présenté car très proche de RE-3) varient de $-245 \pm 44 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à $0 \pm 3 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
¹⁴⁴² stocké dans la tourbière (Tableau 3.4). L'intégration de la végétation dans la modélisa-
¹⁴⁴³ tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà
¹⁴⁴⁴ 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.

¹⁴⁴⁵ Carbone organique dissout

¹⁴⁴⁶ La quantité de COD sortant de la tourbière est estimée à $8 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2013 et
¹⁴⁴⁷ $16 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2014 (Tableau 3.3). Les concentrations moyennes en COD mesurées
¹⁴⁴⁸ à l'exutoire sont très proche pour les deux années $18,6$ et $18,3 \text{ mg l}^{-1}$ respectivement.
¹⁴⁴⁹ Par contre la quantité d'eau sortant de l'écosystème est plus importante en 2014 avec

3.3. Résultats

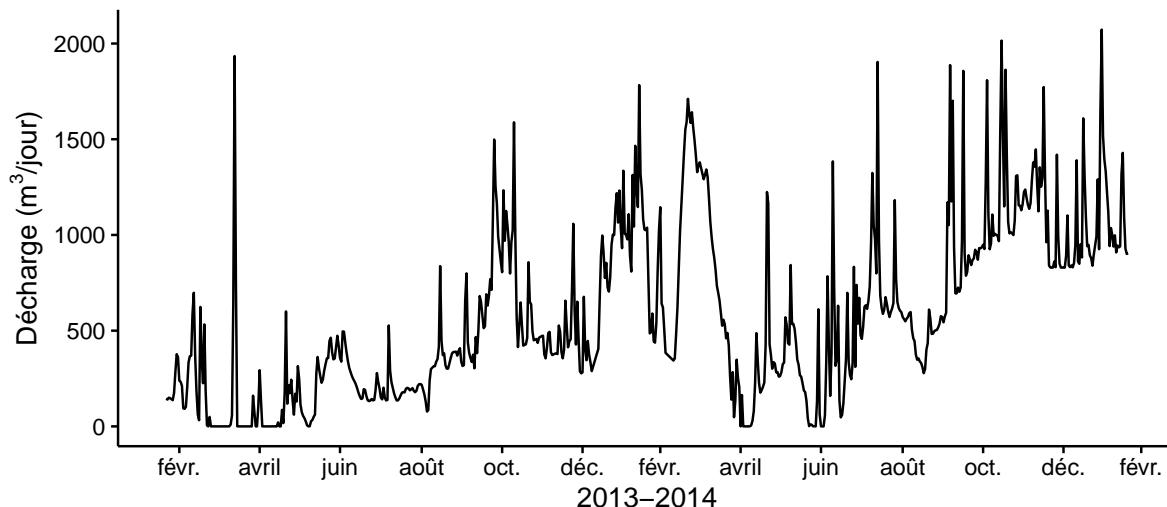


FIGURE 3.20 – Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet *et al.* (2013).

1450 un export aux alentours de 1000 m³ par jour entre octobre 2014 et février 2015 (Fi-
1451 gure 3.20).

1452 Représentativité locale du bilan de CO₂

1453 Il est possible d'avoir une indication sur la représentativité locale des modèles ca-
1454 librés à l'échelle de l'écosystème en recalculant les flux mesurés sur chaque placette à
1455 l'aide des modèles en question et en recalculant une RMSE (Figure 3.21).

1456 Que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°5 a systématiquement une NRMSE
1457 significativement plus élevée que les autres (Figure 3.21).

1458 Pour la PPB et si l'on excepte la placette n°5, les estimations à l'échelle de l'éco-
1459 système permettent de représenter les placettes avec une NRMSE comprise entre 20 et
1460 90 % pour PPB-1 et entre 30 et 100 % pour PPB-2. PPB-1 et PPB-2 ont une distribu-
1461 tion des valeurs de NRMSE relativement similaire.

1462 La NRMSE de RE-1 est comprise entre 20 et 100 %, celle de RE-3 entre 20 et 80 %.
1463 La majorité des placettes ont une NRMSE d'environ 55 % pour RE-1 et d'environ 40 %
1464 pour RE-3 (Figure 3.21). le modèle RE-3 a des valeurs plus faibles et une distribution
1465 plus homogène de la NRMSE que RE-1, avec davantage de placette en dessous de 50 %
1466 (12 contre 8).

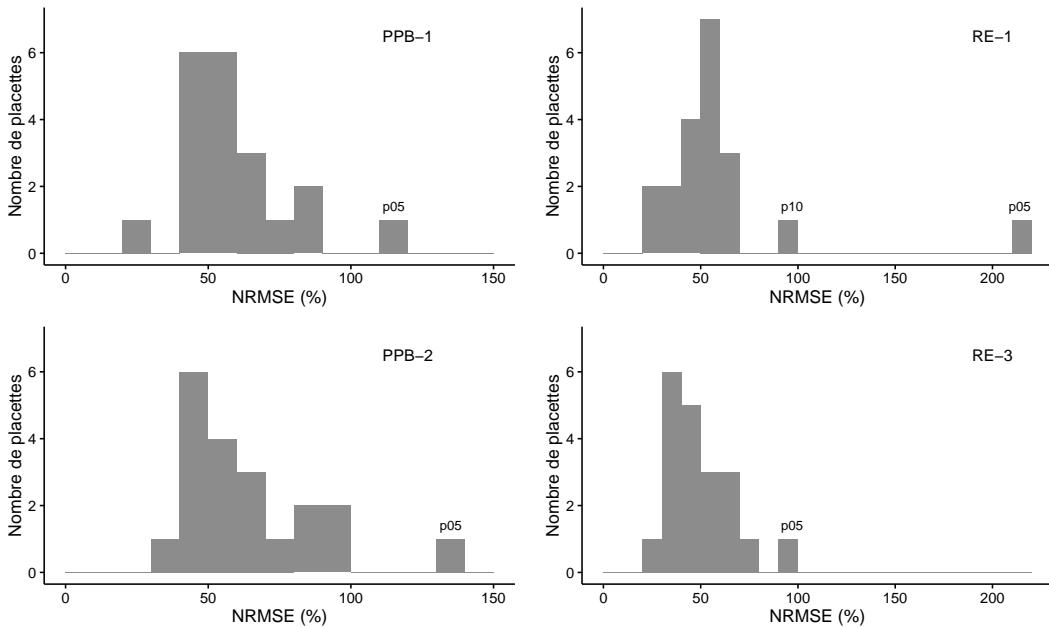


FIGURE 3.21 – Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO₂

Calibration par groupe de placette

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

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

3.3. Résultats

1483 Les flux de RE estimés en regroupant les placettes sont du même ordre de grandeur
1484 que ceux estimés pour l'ensemble de l'écosystème : entre 975 ± 648 et $1453 \pm 740 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
1485 pour RE-1 et RE-3 (Tableau 3.5). Les groupes Mix et Arbuste ont des flux similaires
1486 pour les deux modèles : 1365 ± 670 et $1237 \pm 582 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-1 et 1393 ± 681
1487 et $1274 \pm 576 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-3. Ces flux sont les plus proches de ceux estimés à
1488 l'échelle de l'écosystème (1286 ± 231 et $1261 \pm 164 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour RE-1 et RE-3).
1489 La prise en compte de la végétation (RE-3) fait diminuer fortement le flux estimé pour
1490 le groupe Herbe dont la RE passe de 1453 ± 740 à $1115 \pm 455 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Parmi
1491 l'ensemble des groupes, le groupe Mousse à la RE la plus faible quel que soit le modèle
1492 considéré : 975 ± 648 et $1023 \pm 439 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ respectivement pour RE-1 et RE-3.

1493 Concernant la PPB, les estimations des modèles calibrés par groupes sont infé-
1494 rieures à celles calculées à l'échelle de l'écosystème. Ces relations sont à relativiser en
1495 considération des fortes incertitudes (Tableau 3.5). Ainsi les estimations par groupes
1496 de PPB-1 ont des valeurs comprises entre 886 ± 501 et $1065 \pm 465 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, contre
1497 $1290 \pm 400 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et les estimation de PPB-2 varient de 808 ± 387 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$,
1498 par rapport à $1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à l'échelle de l'écosystème. Seul la PPB du
1499 groupe Herbe estimée avec PPB-2 est supérieure aux estimations faite pour l'en-
1500 semble des placettes. À l'inverse de la RE, l'intégration de la végétation augmente, de
1501 1056 ± 682 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, le flux du groupe Herbe. En revanche, comme
1502 pour la RE, le groupe Mousse est celui dont les flux sont les plus faibles (886 ± 501 et
1503 $808 \pm 387 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour PPB-1 et PPB-2).

1504 Pour la PPB, les estimations de PPB-1 sont systématiquement inférieures à celles
1505 réalisées à l'échelle de l'écosystème. Pour PPB-2 seul le groupe Herbe à une estimation
1506 supérieure. Les différences entre PPB-1 et PPB-2 sont plus importantes que celles
1507 observées pour RE, même si la plus grande différence (221) est observée pour le même
1508 groupe, le groupe Herbe. Le groupe Mix cependant une différence du même ordre de
1509 grandeur (189), tandis que pour les deux autres groupes cette différence est plus faible
1510 (78 et 58 respectivement pour les groupes Mousse et Arbuste).

1511 En terme de bilan de CO₂, les groupes Arbuste et Mousse sont ceux qui sont le moins

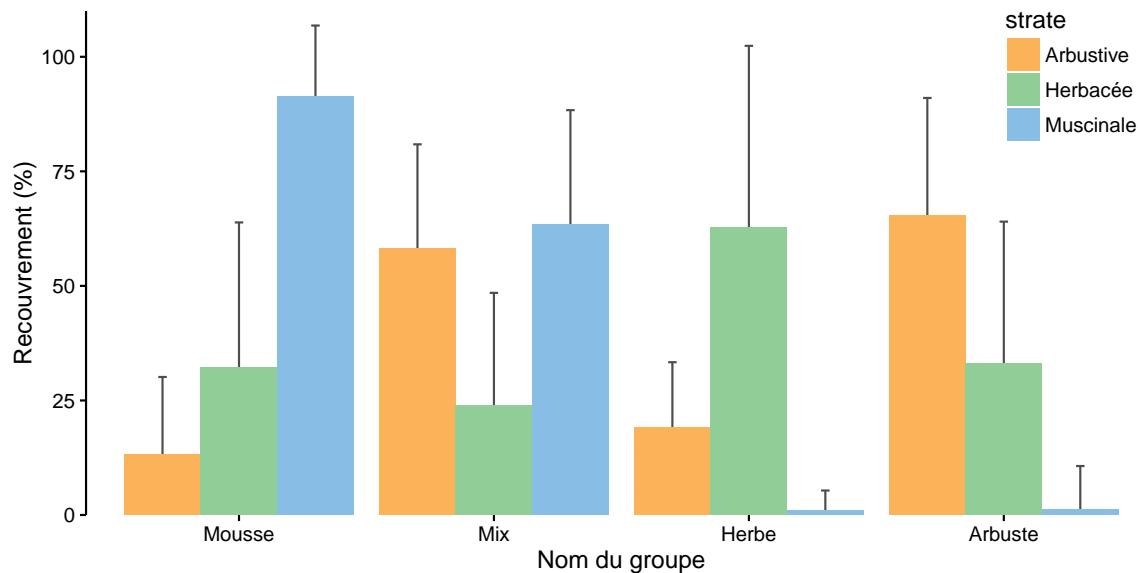


FIGURE 3.22 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représente la déviation standard.

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

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

1512 impactés par le choix des modèles (Tableau 3.6). Quand la végétation n'est pas prise
 1513 en compte pour l'estimation de la RE (modèle RE-1), le groupe Mousse est celui dont
 1514 le bilan est le moins négatif. Quand la végétation est prise en compte (modèle RE-3)
 1515 c'est le groupe Herbe qui perd le moins de carbone (PPB-1, RE-3) voire qui en stocke
 1516 (PPB-2, RE-3). Les groupes Mix et Arbustes ont des valeurs de bilan généralement
 1517 proche quand la végétation n'est pas prise en compte dans l'estimation de la PPB.

3.3. Résultats

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

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

1518 Calibration par placette

1519 Les modèles RE-1, RE-3 ont pu être calibré pour l'ensemble des 20 placettes et
1520 le modèle PPB-2 pour 17 d'entre elles. Le modèle RE-2, proche de RE-3 n'a pas été
1521 calibré. Quant au modèle PPB-1, la calibration par placette ne convergeant pas pour
1522 la moitié d'entre elles, il n'a pas été pris en compte par la suite. Il faut noter que la
1523 dispersion importante de points rend l'estimation des paramètres limitée en terme de
1524 significativité. Par ailleurs que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°10 semble
1525 avoir un comportement particulier.

1526 Les R² du modèle PPB-2, à l'exception de la placette n°10 , varient entre 0,5 et 0,9.
1527 La NRMSE se distribue entre 20 et 60 %, ces valeurs sont supérieures à celles du modèle
1528 calibré à l'échelle de l'écosystème (19 %, Figure 3.14-d et 3.24)). Les paramètres du
1529 modèle PPB-2 varient de façon importante, entre −6,1 et 66 pour a, entre 23,9 et 90,4
1530 pour b, entre 6,2 et 60,0 pour c et −10,7 et 27,1 pour d.

1531 Toujours à l'exception de la placette n°10, pour les modèles RE-1 et RE-3 on
1532 constate une distribution des R² au dessus de 0,5, avec 11 placettes au dessus de
1533 0,7 pour RE-1 et 15 pour RE-3. Les valeurs de leurs NRMSE sont généralement plus
1534 élevées que celles obtenues à l'échelle de l'écosystème : entre 20 et 55 % pour RE-1
1535 (contre 18 % à l'échelle de l'écosystème) et entre 15 et 50 % pour RE-3 (contre 13 %,
1536 Figure 3.13-a, 3.14-d et 3.23). Les paramètres varient dans des gammes similaires pour
1537 RE-1 et RE-3 entre 0 et 1,1 pour a (RE-1) et a+c (RE-3) et entre 0,04 et 0,11 pour le
1538 paramètre b.

1539 Sur les deux années, les quantités de carbone assimilées par la PPB (modèle PPB-

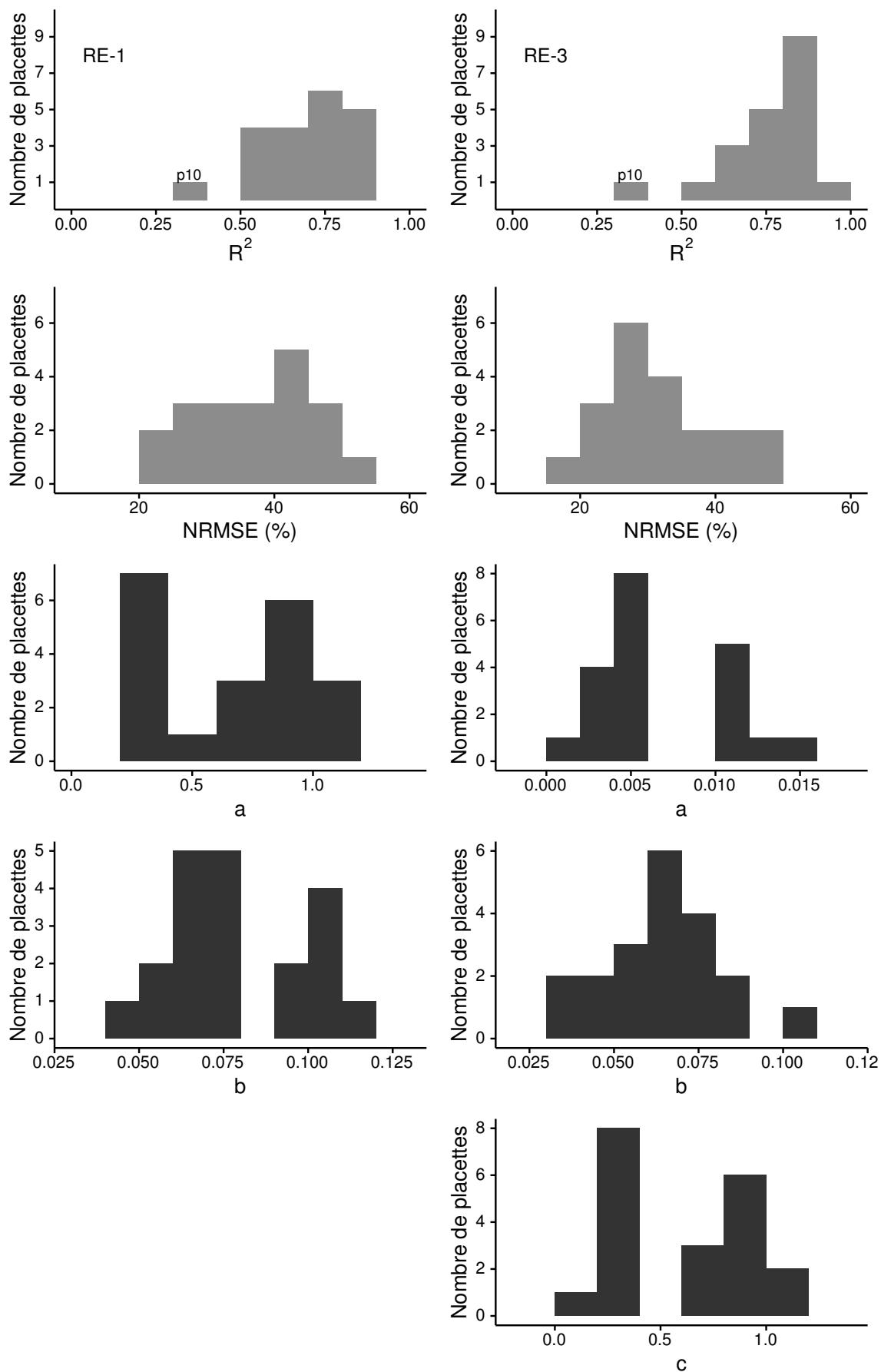


FIGURE 3.23 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette ($N=20$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

3.3. Résultats

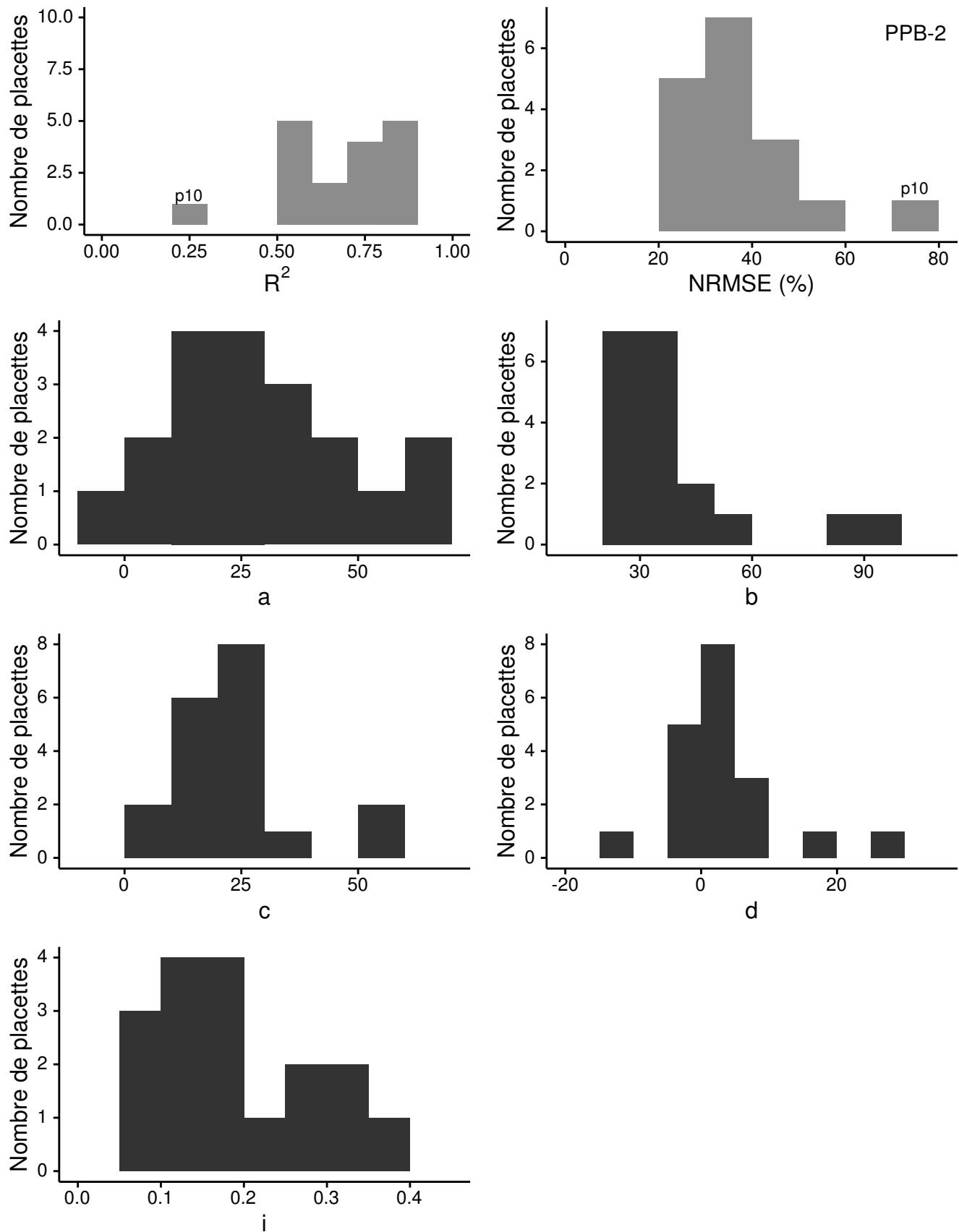


FIGURE 3.24 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette ($N=17$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

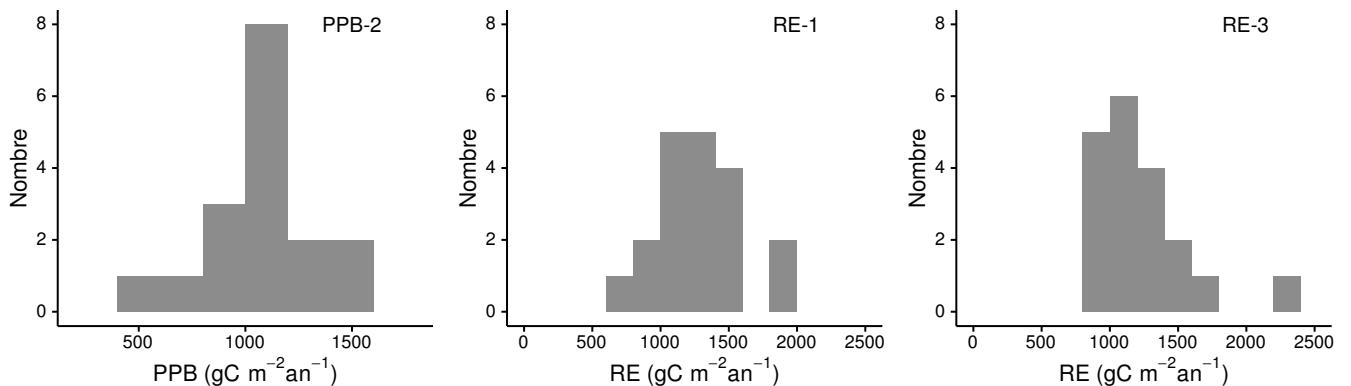


FIGURE 3.25 – Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)

1540 2) varient entre $507 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, avec une majorité des placettes autour de
 1541 $1100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et une moyenne de $1052 \pm 238 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Pour la RE, la dis-
 1542 tribution des flux du modèle RE-1 s'échelonne entre 633 et $1832 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec
 1543 une moyenne de $1275 \pm 314 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et entre 828 et $2371 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec une
 1544 moyenne de $1218 \pm 363 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour le modèle RE-3.

1545 Enfin la répartition spatiale des flux calculés par placette, que ce soit la PPB ou la
 1546 RE, ne semble pas s'organiser suivant un gradient particulier (Annexe G).

1547 3.4 Discussion

1548 La discussion de ce chapitre, s'articule autour de quatre parties. La première concerne
 1549 les **modèles** calibrés à l'échelle de l'écosystème, leurs différences leurs qualités respec-
 1550 tives. La seconde détaille les différents **flux** estimés par ces modèles. Le(s) **bilan(s)** de
 1551 carbone issu(s) de ces flux sont exposés dans la troisième partie. Enfin, la quatrième
 1552 partie porte sur la **variabilité spatiale** des flux.

3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème**PPB**

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

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

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 approches pour modéliser des flux de gaz avec des équations différentes.

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.

1581 Il semble que le modèle PPP-2 soit le plus pertinent pour estimer la PPB sur la
1582 tourbière de La Guette.

1583 **RE**

1584 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE améliore
1585 peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre les valeurs
1586 de la NRMSE est de 5 % (Figures 3.13-a et 3.14-a,d). En revanche lors de la phase
1587 d'évaluation, l'utilisation du recouvrement des herbacées améliore l'estimation de façon
1588 plus importante avec une différence de 11 % entre les valeurs de NRMSE. La différence
1589 apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou RE-3) est du même ordre de
1590 grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet de l'intégration de la végétation
1591 est limité avec une différence de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au maximum (entre RE-1 et RE-3),
1592 soit moins de 2 % du flux. L'intérêt de l'évaluation pour la RE ne réside pas tant dans
1593 la sélection d'une meilleure estimation des flux. Elle permet plutôt d'établir s'il est
1594 possible d'utiliser ou non un modèle dans un autre contexte. Ainsi on peut envisager
1595 d'utiliser le modèle RE-3 sur d'autres données issues du même site.

1596 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
1597 tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception
1598 du paramètre c du modèle RE-2, ont une p-value inférieure à 0,05 (Tableau 3.2). La
1599 NRMSE calculée lors de l'évaluation de ces modèles est certes plus importante que
1600 celle issue de la calibration, mais elle reste faible. Ceci est particulièrement vrai pour
1601 le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 % (Figure 3.14-f). La RE semble donc mieux
1602 contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres plus fiable et une différence
1603 entre les estimations issues des différents modèles plus faible.

1604 Le modèle RE-3 semble être le plus pertinent pour estimer la RE sur la tourbière
1605 de La Guette

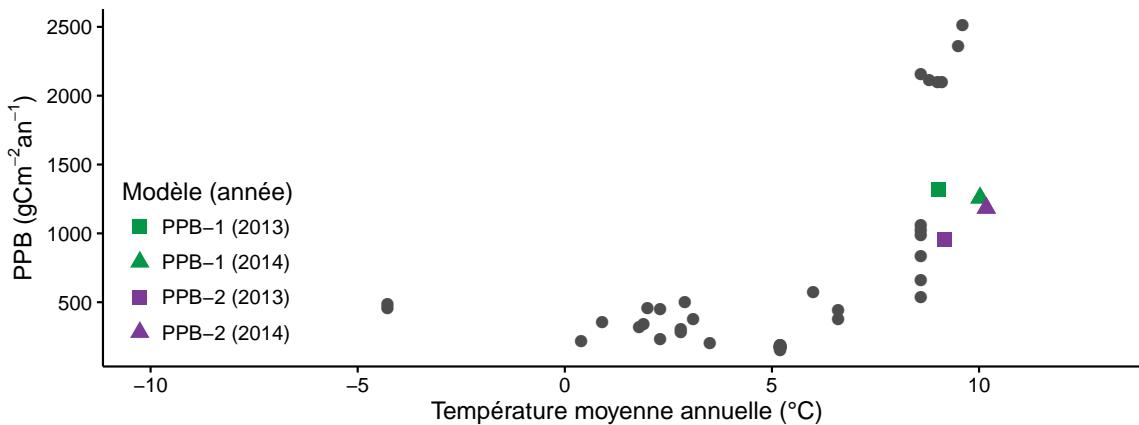


FIGURE 3.26 – Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

¹⁶⁰⁶ **F_{CH₄}**

¹⁶⁰⁷ La calibration des flux de CH₄ conduit à une erreur du même ordre de grandeur
¹⁶⁰⁸ que celle obtenue pour PPB-1 (Figure 3.16). L'évaluation du modèle fait doubler la
¹⁶⁰⁹ NRMSE et montre sa limite : son utilisation est nécessairement restreinte à cette étude
¹⁶¹⁰ particulière.

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

¹⁶¹² **Représentativité à l'échelle globale**

¹⁶¹³ L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m⁻² an⁻¹ selon
¹⁶¹⁴ l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont élevées, en comparaison avec la PPB esti-
¹⁶¹⁵ mée par Trudeau *et al.* (2014) ou Peichl *et al.* (2014) dans des tourbières boréales. Elles
¹⁶¹⁶ sont respectivement comprises 123 et 131 gC m⁻² an⁻¹ et entre 203 et 503 gC m⁻² an⁻¹.
¹⁶¹⁷ C'est d'ailleurs dans ces gammes de valeurs, inférieures à celles relevées sur la tourbière
¹⁶¹⁸ de La Guette, que sont comprises la majorité des estimations (Figure 3.26).

¹⁶¹⁹ Une première hypothèse permettant d'expliquer cet écart, est la différence entre les
¹⁶²⁰ températures moyennes sur les sites : -4,3 °C et 1,2 °C pour Trudeau *et al.* (2014) et
¹⁶²¹ Peichl *et al.* (2014) respectivement. Ces températures sont bien plus faibles pour ces
¹⁶²² sites que sur la tourbière de La Guette. Il semble que la PPB soit systématiquement

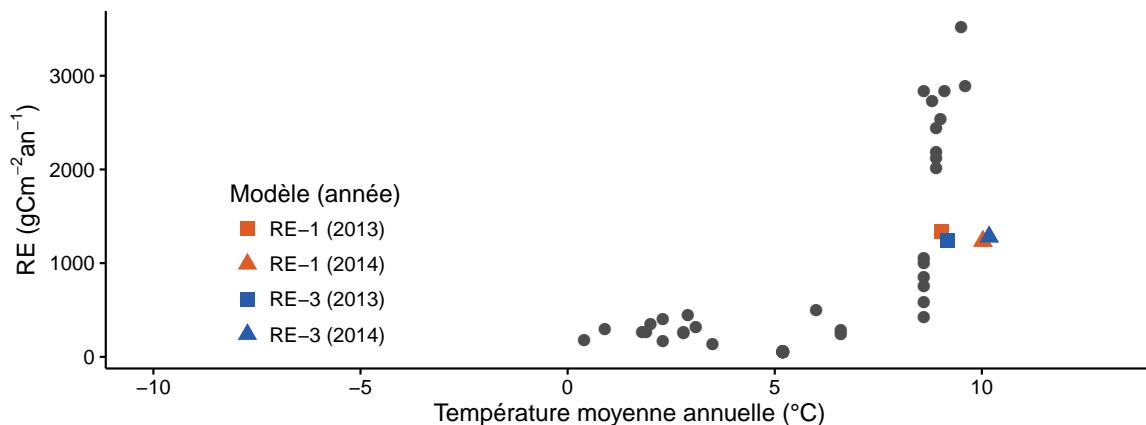


FIGURE 3.27 – Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

inférieure à $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ quand les températures moyennes annuelles ne dépassent pas 5°C . Au delà la gamme des flux est beaucoup plus large (Figure 3.26). Ainsi d'autres études faite à des latitudes plus basse et des températures moyennes annuelles plus forte, montrent des estimation de la PPB plus proche de celles estimées sur la tourbière de La Guette. Entre 534 et $1058 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ par exemple pour Beyer *et al.* (2015), sur un site dont la température moyenne annuelle est de $8,6^\circ\text{C}$ et avec une végétation proche de celle observée sur la tourbière de La Guette (*Molinia caerulea*, *Eriophorum angustifolium*, *Sphagnum* spp).

Une part de l'explication de l'intensité de la PPB observée peut d'ailleurs être liée à la composition végétale du site. Ainsi, Jacobs *et al.* (2007) pour des prairies tourbeuses hollandaises, estiment des valeurs de PPB comprises entre 400 et $2000 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec une moyenne de $1300 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, Görres *et al.* (2014) trouvent des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et $2590 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, mais avec des niveaux de nappe d'eau plus faibles ($< -30 \text{ cm}$). La tourbière de La Guette est envahie par une végétation vasculaire, notamment herbacée. La comparer à des prairies tourbeuses est donc pertinent. Dans ces deux cas les valeurs de PPB observées sont plus élevées que celles de la tourbière de La Guette.

Les observations sur l'intensité des flux de la PPB sont également valables pour la respiration : la RE estimée sur la tourbière de La Guette est plus élevée que celles

3.4. Discussion

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

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

De façon générale, les flux estimés sur la tourbière de La Guette sont cohérent avec les estimations relevées dans la littérature.

1659 Représentativité locale des flux de CO₂

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

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

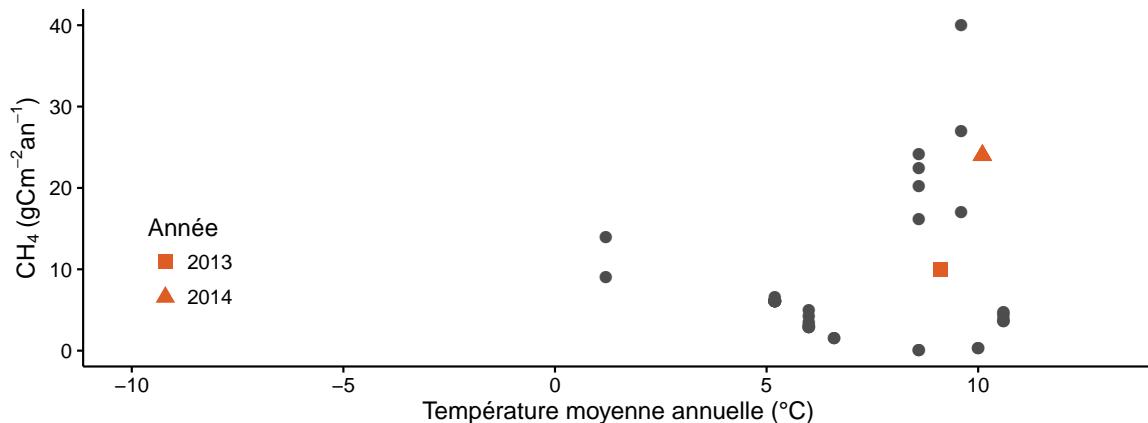


FIGURE 3.28 – Relation entre les flux de CH₄ et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).

1670 des modèles PPB-1 et PPB-2.

1671 F_{CH_4}

1672 Comparés aux flux de CO₂, les flux de CH₄ mesurés sur la tourbière de La Guette
 1673 sont faibles : deux ordres de grandeur inférieurs. Ces flux sont dans la gamme des va-
 1674 leurs présentes dans la littérature, de 1 à 40 gC m⁻² an⁻¹ (Figure 3.28, (Nilsson *et al.*,
 1675 2001)). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celles mesurées par Nilsson *et al.*
 1676 (2008) (entre 9 et 14 gC m⁻² an⁻¹). L'absence d'étiage en 2014 expliquerait le double-
 1677 ment des flux en minimisant la zone aérobie et les possibilités d'oxydation du CH₄
 1678 (Lai, 2009). Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l'origine
 1679 de l'absence de relation entre ce dernier et les flux de CH₄. Ces observations corro-
 1680 borent les observations faites par Trudeau *et al.* (2012) et (à développer, de ref ds
 1681 trudeau2012)

1682 Le COD

1683 L'intensité des flux de COD estimés sur la tourbière de La Guette sont très faibles
 1684 comparés aux flux de CO₂. Par ailleurs, ils sont du même ordre de grandeur que les
 1685 flux de CH₄. Les quantités de COD exportées par la tourbière sont dans la gamme
 1686 de celles présentes dans la littérature. Elles sont plus faibles que celles estimées par
 1687 Worrall *et al.* (2009) (entre 10 et 86 gC m⁻² an⁻¹), mais plus importantes que celles

3.4. Discussion

1688 estimées par [Carroll et Crill \(1997\)](#) dans une tourbière de bas-marais d'Amérique
1689 du nord ($3,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou celles rapportées par [Waddington et Roulet \(2000\)](#)
1690 ($<6 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans une tourbière de haut-marais suédoise.

1691 Le doublement du flux de COD observé en 2014 par rapport à 2013 est lié à une
1692 quantité plus importante d'eau quittant la tourbière et présentant des concentrations
1693 en COD similaires (Figure 3.20). Dans le même temps le niveau de nappe moyen
1694 mesuré en 2014 est légèrement supérieur à celui mesuré en 2013 et les précipitations
1695 sont du même ordre de grandeur (Figure 2.5 et 2.4). Ces observations permettent de
1696 faire l'hypothèse que l'année 2013 a permis à la tourbière de reconstituer une partie de
1697 son stock d'eau perdu lors des années précédentes plus sèches.

1698 Incertitudes et limitations du bilan

1699 Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH_4 avec une NRMSE de
1700 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence importante
1701 montre que l'estimation des flux de CH_4 à l'aide de l'indice de végétation à permis
1702 l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les années 2013
1703 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche, température
1704 moyenne annuelle significativement différente) est limitée. L'importance faible du CH_4
1705 dans le bilan de carbone de la tourbière rend ces incertitudes moins critiques que celles
1706 faite sur l'estimation de la PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises
1707 en évidence par les fortes variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles
1708 sont la source des variations observées en termes de bilan. À l'inverse la RE est bien
1709 contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne
1710 dépassent pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1711 En outre le bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Différents élé-
1712 ments n'ont pas été pris en compte dans les mesures et l'établissement du bilan. La
1713 strate arborée notamment, largement présente dans certaines zones, n'est pas consi-
1714 dérée directement. Les zones, restreintes, de touradons également, de même que les
1715 arbustes dépassant la taille de la chambre ou encore les zones d'eau libre.

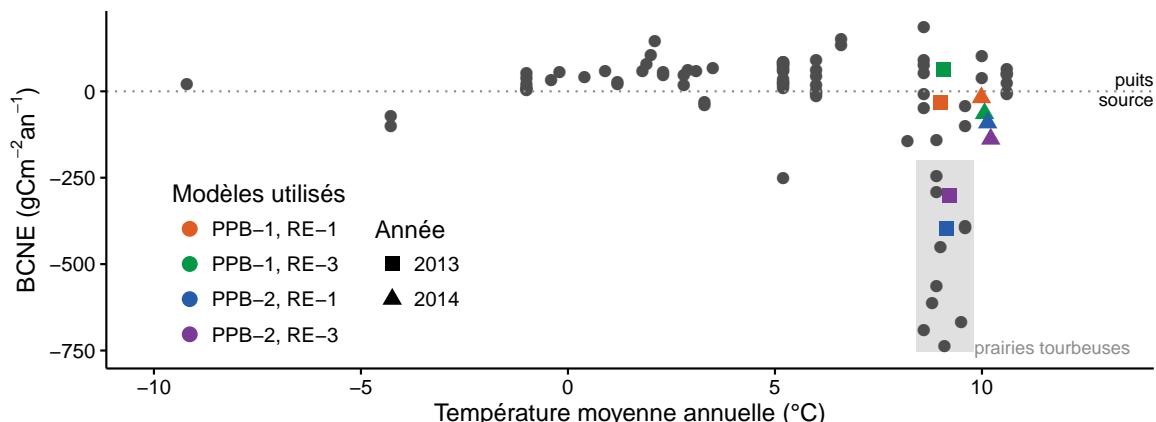


FIGURE 3.29 – Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}\text{C}$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes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

¹⁷¹⁶ 3.4.3 Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la ¹⁷¹⁷ tourbière de La Guette

¹⁷¹⁸ Puits ou source ?

¹⁷¹⁹ En considérant les estimations qui semblent les plus pertinentes pour la PPB (PPB-
¹⁷²⁰ 2) et pour la RE (RE-3), on peut dire la tourbière de La Guette est une source de car-
¹⁷²¹ bone. Ainsi elle émet, en moyenne sur les deux années, environ $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$
¹⁷²² (Tableau 3.4). Ces valeurs, sont du même ordre de grandeur que celles mesurées dans
¹⁷²³ des prairies tourbeuses (Figure 3.29). La tourbière est également une source de carbone
¹⁷²⁴ plus importante en 2013 ($-301 \pm 47 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qu'en 2014 ($-138 \pm 20 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$).
¹⁷²⁵ La légère baisse du niveau de la nappe d'eau en 2013 ne se traduit pas par une RE
¹⁷²⁶ plus importante et cette différence est principalement liée à une hausse de la PPB.
¹⁷²⁷ Cette hausse de la PPB est peut être liée à l'histoire du site : les années précédant
¹⁷²⁸ les mesures sont sèches et ont pu amoindrir le potentiel de photosynthèse de l'éco-
¹⁷²⁹ système, notamment de ses plantes pérennes (mousses et arbustes). Ce potentiel en
¹⁷³⁰ cours de rétablissement pendant le suivi serait donc plus fort en 2014. Elles se rap-
¹⁷³¹ prochent de celles mesurées dans des tourbières de bas-marais d'Amérique du nord :
¹⁷³² $-145 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Carroll et Crill, 1997) ou celles mesurées dans une autre tourbière
¹⁷³³ de bas-marais en Allemagne (-142 à $-565 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) mais utilisée comme prairie

3.4. Discussion

¹⁷³⁴ permanente ([Beyer et al., 2015](#)).

¹⁷³⁵ Importance relative des flux

¹⁷³⁶ D'une manière générale, les bilans sont principalement fonction de l'intensité des
¹⁷³⁷ flux de CO₂. Le CH₄ et le COD ont une place marginale en termes de quantité de
¹⁷³⁸ carbone. Ces observations sont cohérentes avec d'autres études comme [Bortoluzzi et al.](#)
¹⁷³⁹ ([2006](#)); [Worrall et al.](#) ([2009](#)). Cependant si le CH₄ ne semble pas jouer un rôle majeur
¹⁷⁴⁰ sur le bilan de carbone de la tourbière de La Guette, il faut considérer le fait que
¹⁷⁴¹ seul le flux diffusif de CH₄ a pu être mesuré et estimé (c'est également le cas pour
¹⁷⁴² les études citées précédemment). Les émissions de CH₄ par ébullition sont exclues du
¹⁷⁴³ bilan. Rarement estimé, ce flux peut représenter 17 à 66 % d'une émission ([Gogo et al.](#),
¹⁷⁴⁴ [2011](#); [Christensen et al.](#), [2003](#)), et être potentiellement très fort : plus de 35 gC m⁻²
¹⁷⁴⁵ par événement ([Glaser et Chanton, 2009](#)). La présence de végétaux vasculaires qui en
¹⁷⁴⁶ transportant le CH₄ dans l'atmosphère diminuent la concentration en CH₄ dans le sol
¹⁷⁴⁷ tendraient cependant à diminuer ce phénomène ([Chanton, 2005](#)).

¹⁷⁴⁸ 3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette

¹⁷⁴⁹ Distribution des groupes de végétation

¹⁷⁵⁰ Si quelques placettes proche géographiquement ont des recouvrement végétaux voi-
¹⁷⁵¹ sins (les placettes p18 et p19 ; p02, p03 et p04 ; p12, p14 et p16) les autres ne présentent
¹⁷⁵² pas un tel lien (Figure 3.30). Par ailleurs, au sein d'une même classe peuvent être ras-
¹⁷⁵³ semblées des placettes très éloignées spatialement, les placette p01 et p15 par exemple
¹⁷⁵⁴ ou les placettes p02 et p17 ou p09 et p20. Ceci montre une variabilité spatiale im-
¹⁷⁵⁵ portante du recouvrement végétal mais également que cette variabilité ne semble pas
¹⁷⁵⁶ répartie géographiquement, selon un gradient quelconque.

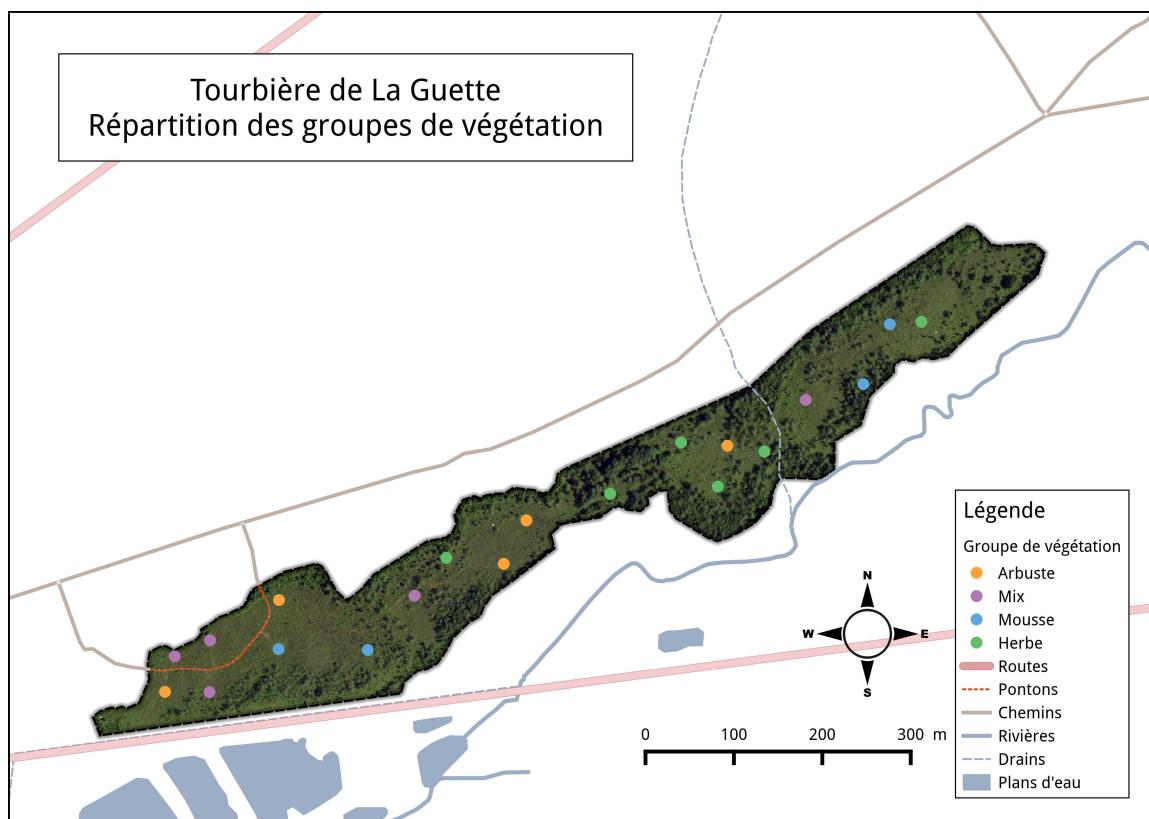


FIGURE 3.30 – Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.

1757 Effet du type de végétation majoritaire sur les flux et le bilan de CO₂

1758 L'estimation des flux par groupe de végétation montre que lorsque la strate mus-
 1759 cinale est la plus importante, l'intensité des flux est plus faible. Cette observation est
 1760 valable pour la PPB, et est cohérente avec la littérature qui rapporte une productivité
 1761 plus faible des sphagnes (notamment par rapport aux herbacées) ([Rydin et Jeglum, 2013b](#); [Beyer et al., 2015](#)). La RE du groupe Mousse est également plus faible que celle
 1762 des autres groupes. Dans ce cas le niveau élevé de la nappe d'eau et la proportion plus
 1763 faible de plantes vasculaires, qui permettent l'aération du milieu et la stimulation de
 1764 la RE par la libération d'excréments racinaires, peut expliquer la faible intensité du flux.
 1765

1766 Les groupes Mix et Arbustes sont proches et sont des sources de carbone impor-
 1767 tantes quelle que soit la combinaison de modèles. La RE de ces groupes est plutôt élevée
 1768 ($> 1200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), et est couplée à une PPB plutôt faible (située entre celle du
 1769 groupe Mousse et celle du groupe Herbe). Le point commun de ces deux groupes est la
 1770 proportion de la strate arbustive qui dépasse 50 %. Ceci est cohérent avec la croissance

3.4. Discussion

1771 limitée de la strate arbustive (par rapport à la strate herbacée) au cours de la saison
1772 de végétation (donc PPB plus faible) (Rydin et Jeglum, 2013b). La RE plus forte peut
1773 elle s'expliquer par la présence des racines.

1774 Le groupe Herbe est le plus particulier, son comportement varie de façon importante
1775 en fonction des modèles. C'est le seul groupe dont une des estimations du bilan de CO₂
1776 est positive (fonction puits). Cette observation est contraire à ce que l'on attend. En
1777 effet notre hypothèse de départ relie un envahissement par une végétation vasculaire
1778 à une augmentation de la RE, causée par une meilleure aération du milieu, et donc
1779 à un bilan qui tendrait d'avantage à être une source de carbone. Cette augmentation
1780 de la RE n'est pas visible, le groupe Herbe est même celui pour lequel la RE est la
1781 plus faible. Pour expliquer cette observation on peut faire l'hypothèse que le potentiel
1782 de photosynthèse des plantes pérennes, notamment des sphaignes, n'ait pas encore
1783 retrouvé son maximum après avoir été affaibli pendant les années sèches précédents
1784 les mesures. Cette hypothèse est cohérente avec une photosynthèse forte de la Molinie
1785 telle qu'on peut l'observer (Tableau 3.5). La PPB de la strate herbacée (principalement
1786 la Molinie) n'est pas ou peu limité que ce soit par l'histoire du site (c'est une plante
1787 annuelle).

1788 Par ailleurs, la strate herbacée n'est pas ou peu affectée par le niveau élevé de
1789 la nappe d'eau. En effet les espèces de cette strate (*Molinia caerulea* et *Eriophorum*
1790 *augustifolium*) ont la capacité d'échanger du gaz de leur racines à l'atmosphère grâce à
1791 l'aérenchyme, ce qui leur permet de se développer dans des milieux inondés (Taylor
1792 *et al.*, 2001; Rydin et Jeglum, 2013a). Il n'est donc pas surprenant que la Molinie se
1793 soit développée sans difficulté apparente pendant les deux années.

1794 Quantification de la variabilité spatiale

1795 La distribution des flux calculés par placette permet, de faire une première estima-
1796 tion quantifiée de la variabilité spatiale. La variabilité spatiale mesurée sur le site de
1797 La Guette est relativement importante comparée aux moyennes observées dans diffé-
1798 rents sites (Figure 3.31–A). La variabilité spatiale de la RE, similaire en 2013 et 2014,

l'est davantage encore (Figure 3.31-B). La variabilité spatiale du bilan, dépasse les moyennes relevées dans la littérature (Figure 3.31-C).

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

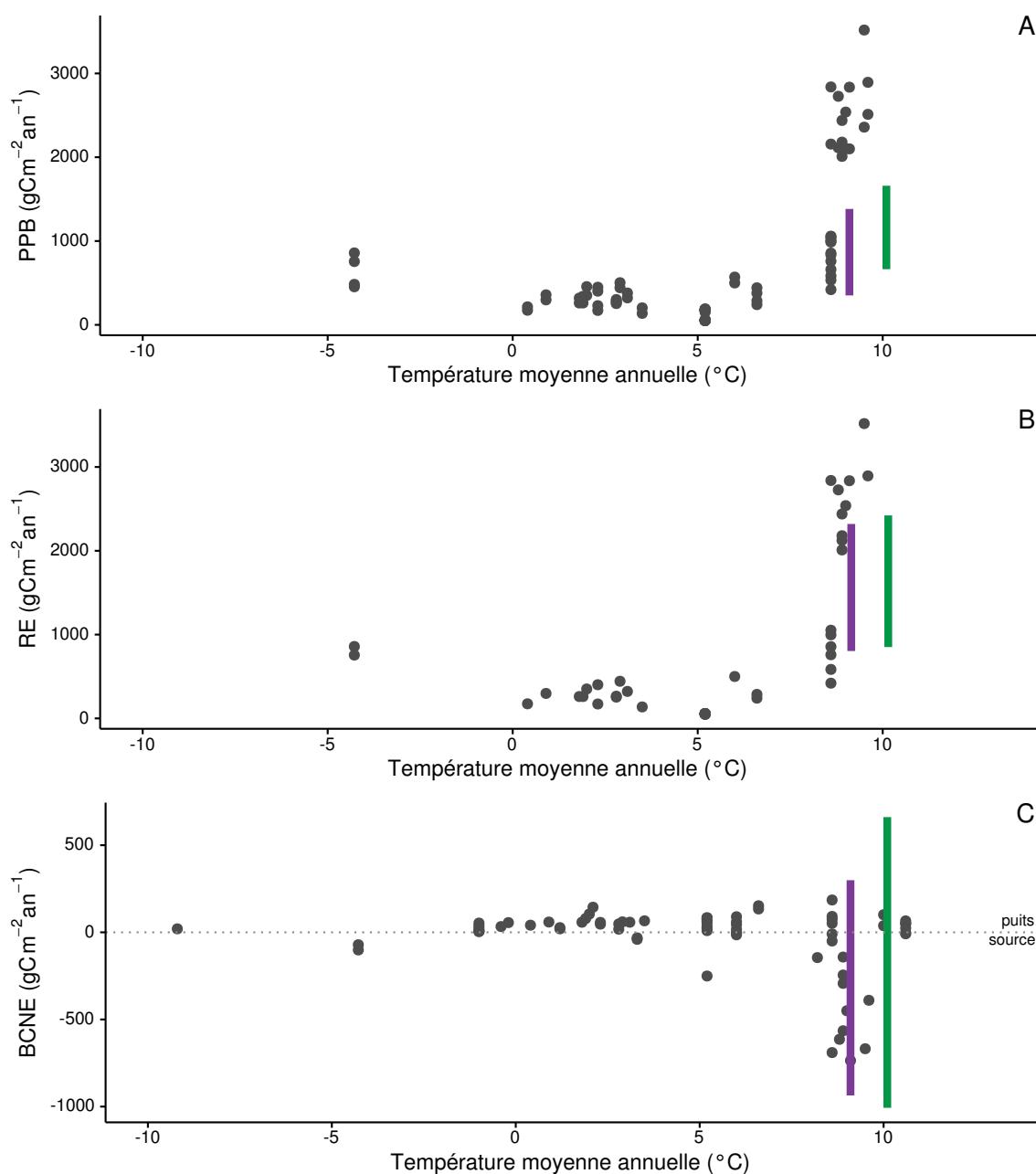


FIGURE 3.31 – Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe 5 recense les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

1805 CHAPITRE 4

1806 EFFETS DE L'HYDROLOGIE SUR LES FLUX DE GES

1807	
1808	4.1 Introduction 112
1809	4.2 Procédure expérimentale 114
1810	4.2.1 Expérimentation I 117
1811	4.2.2 Expérimentation II 118
1812	4.3 Résultats 118
1813	4.3.1 Expérimentation I 118
1814	4.3.2 Expérimentation II 125
1815	4.3.3 Comparaison des deux expérimentations 130
1816	4.4 Discussion 133
1817	4.4.1 Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain 133
1818	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz 134
1819	4.4.3 Effet des cycles hydrologique multiples sur les flux de GES . . 137
1820	
1821	
1822	

1823 4.1 Introduction

1824 L'hydrologie est reconnue comme un facteur contrôlant les flux de GES (Blodau,
1825 2002). En effet de nombreuses études ont relié les émissions de CO₂ au niveau de la
1826 nappe d'eau (Tableau 4.1). La majorité d'entre elles montrent qu'une tourbière dont le
1827 niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage, soit par une sécheresse, a un ENE
1828 plus faible. Cependant, aucun consensus n'a encore été atteint concernant les origines
1829 de ces baisses de l'ENE. Strack et Zuback (2013) expliquent ainsi le fonctionnement en
1830 source de carbone d'une tourbière Canadienne par des conditions plus chaudes et plus
1831 sèches que les moyennes observées à plus long terme sur le site. Une observation similaire
1832 est faite par Aurela *et al.* (2007) qui mesurent un ENE plus faible lors d'une année sèche,
1833 dans une tourbière à Carex au sud de la Finlande. Ils attribuent également cette baisse
1834 de l'ENE aux conditions plus chaudes et plus sèches, qui permettent le développement
1835 d'une zone aérobie plus importante et favorise ainsi une RE plus élevée. Lors d'un suivi
1836 de douze années sur une tourbière Suédoise, Peichl *et al.* (2014) observent également une
1837 baisse de l'ENE lors d'une année où le niveau de la nappe baisse de façon importante,
1838 en dessous de -30 cm de profondeur.

1839 Ils expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le
1840 même sens que celles de Lund *et al.* (2012) sur un suivi de quatre années (2006–2009)
1841 dans une tourbière à sphagnes située au sud de la Suède. Dans cette étude, ils observent
1842 deux années de sécheresse, 2006 et 2008, pour lesquelles l'ENE est plus faible que la
1843 moyenne. En 2006 ils observent également des valeurs de RE plus importantes que les
1844 autres années, ce qui explique l'ENE faible observée. En revanche en 2008, ce n'est pas
1845 par la RE qu'ils expliquent les valeurs de l'ENE, mais par la PPB qui est plus faible
1846 cette année-là. Dans les deux cas la baisse du niveau de l'eau conduit à une baisse
1847 de l'ENE, cependant cette baisse à des origines différentes. Les auteurs expliquent ces
1848 différences par le type de sécheresse : courte et intense pendant la saison de végétation
1849 de 2006 et d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. À l'inverse

Tableau 4.1 – Effet d'une baisse du niveau de la nappe d'eau (assèchement) dans les tourbières sur les flux de CO₂. Les flèches rouges montante décrivent une augmentation du flux et les flèches bleues une diminution.

Référence	ENE	RE	PPB
Strack et Zuback, 2013	↓	↗	↘
Aurela et al., 2007	↓	↗	NA
Peichl et al., 2014	↓	→	↙
Lund et al., 2012	↓	↗	→
Lund et al., 2012	↓	→	↘
Ballantyne et al., 2014	→	↗	↗

des résultats précédemment cités, Ballantyne et al. (2014) dans une étude sur les effets à long terme d'une baisse du niveau de la nappe, n'observent pas d'effets significatifs sur l'ENE tandis que les flux de RE et de PPB augmentent tous les deux. Ces études montrent que si le niveau de la nappe est reconnu comme un facteur de contrôle des flux de CO₂, il est difficile d'en dégager des liens de cause à effet répétables.

Concernant de CH₄, un niveau de nappe d'eau haut est généralement associé à des émissions importantes et un niveau de nappe bas à des émissions faibles. Ceci est lié au fait que le niveau de la nappe d'eau contrôle l'épaisseur de la zone où le CH₄ est produit ainsi que celle où il est oxydé (Pelletier et al., 2007). Turetsky et al. (2008) montrent que l'effet des variations du niveau de nappe sur les flux de CH₄ n'est pas répétable. Ils observent également que l'effet sur les flux de CH₄ est plus important lorsque le niveau de la nappe est augmenté que lorsqu'il est diminué (± 10 cm). Pour expliquer cette observation, ils font l'hypothèse que, lorsque le niveau de la nappe d'eau est plus élevé, le transfert de chaleur dans le sol est plus rapide et permet de maintenir des températures plus élevées qui favorisent la production de CH₄. Cependant d'autres études, principalement dans des sites où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CH₄, voire une relation inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés (Kettunen et al., 1996; Bellisario et al., 1999; Treat et al., 2007). Pour expliquer ces observations, l'hypothèse avancée est que le CH₄ est piégé dans une porosité du sol fermée par la saturation importante en eau. Là encore selon les conditions environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe

4.2. Procédure expérimentale

1872 n'est pas aisément généralisable.

1873 Lors d'expérimentation consistant à manipuler le niveau de la nappe d'eau, la vi-
1874 tesse et/ou la manière de simuler une remontée du niveau de l'eau peut également
1875 influencer sur la réponse des flux de GES. [Strack et Price \(2009\)](#) ont ainsi observé en
1876 suivant les flux de CO₂ sur des mésocosmes de tourbe, qu'une réhumectation graduelle
1877 alimentée par le bas de la colonne de sol conduisait à une baisse de la RE, alors qu'une
1878 hausse rapide par le haut de la colonne (simulant un événement pluvieux) conduisait
1879 à un pic de RE. Une observation similaire d'augmentation importante de la RE après
1880 réhumectation a également été observée par [McNeil et Waddington \(2003\)](#).

1881 Au cours des deux années de suivi des flux de CO₂ et de CH₄ dans la tourbière
1882 de La Guette (2013 et 2014), le niveau de la nappe d'eau est resté relativement élevé
1883 et a très faiblement varié en comparaison avec les années précédentes bien plus sèches
1884 (Figure 2.5). En conséquence, l'effet des variations de nappe d'eau sur les flux de GES
1885 n'a pu être investigué. L'effet de cycles de dessiccation/ré-humectation sur les émissions
1886 de CO₂ et de CH₄ est cependant certain et on peut faire l'hypothèse qu'une baisse du
1887 niveau de la nappe entraînerait une augmentation des flux de RE, et possiblement une
1888 diminution des flux de CH₄. On peut également attendre un pic d'émission de la RE
1889 au moment de la réhumectation.

1890 L'objectif de ce chapitre est donc de déterminer les effets de variations du niveau
1891 de la nappe sur les flux de GES à travers deux expérimentations simulant des phases
1892 de dessiccations et de réhumectations d'un sol tourbeux.

1893 4.2 Procédure expérimentale

1894 L'étude des cycles de dessiccation/ré-humectation est effectuée sur des mésocosmes
1895 cylindriques (30 cm de diamètre et de profondeur), prélevés dans la tourbière de La
1896 Guette et installés en extérieur, dans des trous creusés dans le sol. Au contraire d'échan-
1897 tillons en chambre climatique, cette méthode a l'inconvénient de ne pas permettre un



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire : 6 témoins et 6 traités, avec des dispositif pour intercepter la pluie (en bas).

4.2. Procédure expérimentale

Tableau 4.2 – Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectations pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour s'équilibrer avec leur nouvel environnement.

Code phase	Dates	Campagnes
Expérimentation I (2013)		
EQ	12 avril – 31 mai	1
D1	1 juin – 16 juillet	2 à 15
R1	17 – 20 juillet	16 à 19
D2	21 – 9 août	20 à 24
Expérimentation II (2014)		
EQ	17 avril – 29 juin	1 à 3
D1	30 juin – 6 juillet	4 à 5
R1	7 – 16 juillet	6 à 10
D2	17 – 28 juillet	11 à 14
R2	29 juillet – 3 août	15 à 17
D3	4 – 11 août	18 à 19
R3	12 – 14 août	20 à 21

¹⁸⁹⁸ contrôle total des variables expérimentales comme les apports d'eau ou la température.

¹⁸⁹⁹ Cependant, elle permet de maintenir les échantillons dans des conditions plus proches
¹⁹⁰⁰ de celles présentes in-situ et notamment le rayonnement solaire, dont la luminosité
¹⁹⁰¹ est inatteignable en chambre climatique. Deux expérimentations ont été réalisées, la
¹⁹⁰² première (expérimentation I) durant l'été 2013 avec un seul cycle long. Cette expéri-
¹⁹⁰³ mentation a été effectuée dans le cadre des stages de Master de Zi Yin de l'Université
¹⁹⁰⁴ de Fudan en Chine, qui s'est occupée d'une grande partie de l'acquisition de données
¹⁹⁰⁵ de CO₂ et des facteurs contrôlant et de Paul Gaudry de l'Université d'Orléans qui s'est
¹⁹⁰⁶ occupé de faire les mesures de CH₄. La seconde (expérimentation II) a été réalisée
¹⁹⁰⁷ pendant l'été 2014 avec trois cycles, plus courts et a été effectuée dans le cadre des
¹⁹⁰⁸ stages de Master de Tianyi Ji, de l'Université de Fudan en Chine qui s'est occupé de
¹⁹⁰⁹ l'acquisition des données CO₂, et de Sarah Williams qui a réalisée les mesures de CH₄.

¹⁹¹⁰ Pour les deux expérimentations, les flux de CO₂ et de CH₄ ont donc été suivis ainsi
¹⁹¹¹ que la température de l'air, du sol (à -5 cm), le niveau de nappe d'eau, et la teneur en
¹⁹¹² eau du sol pendant les différentes phases de dessiccations et de réhumectations.

Remarque : Pour l'expérimentation I les mesures ont été faites en insérant verticalement la sonde d'une dizaine de centimètre dans le mésocosme. La mesure est donc une intégration de la teneur en eau sur 10 cm. En revanche pour l'expérimentation II, la sonde à été insérée horizontalement sur un côté des mésocosmes à une profondeur fixe (-5, -10 et -20 cm).
 1913 La mesure qui en résulte est donc plus spécifique à cette profondeur. Pour les deux expérimentations les valeurs obtenues, ne sont pas à prendre de façon absolue, les sondes n'ayant pas été calibrées pour des sols tourbeux mais pour des sols minéraux.

1914 Les placettes subissant les cycles de dessiccation seront nommées groupe « « Dessic-
 1915 cation » » et les placettes ne subissant pas les cycles, groupe « Contrôle ». Ces deux
 1916 groupes correspondent aux deux traitements utilisés pour l'analyse statistique. Pour
 1917 le CO₂ et le CH₄, l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur une journée, les flux
 1918 ayant été généralement mesuré deux fois par jour.

1919 4.2.1 Expérimentation I

1920 Six mésocosmes ont été prélevés le 12 avril 2013, dans la tourbière de La Guette.
 1921 Le prélèvement s'effectue à l'aide de cylindres de PVC, enfoncés délicatement dans la
 1922 tourbe puis dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.1). Enfin ils sont transportés
 1923 au laboratoire où ils sont installés en extérieur et saturés en eau (eau prélevée dans
 1924 la tourbière), afin que leurs conditions hydrologiques de départ soient les plus proches
 1925 possibles. Trois mésocosmes tirés au sort servent de contrôle, et trois vont subir un cycle
 1926 de dessiccation/ré-humectation. Du 2 mai au 17 juillet 2013, les précipitations ont été
 1927 interceptées dans trois mésocosmes à l'aide d'abris bâchés installés en cas de pluie et la
 1928 nuit (Figure 4.1). Au 17 juillet, de fortes précipitations sont simulées par l'ajout d'eau
 1929 de pluie reconstituée¹ dans les six mésocosmes (Tableau 4.2). La réhumectation s'est
 1930 étalée sur quatre jours à raison d'un ajout de 1,16 l d'eau par jour et par mésocosme
 1931 reproduisant ainsi un événement pluvieux enregistré dans la tourbière de La Guette
 1932 (81,8 mm sur cinq jours).

1. Cette eau est une eau créée artificiellement, à partir d'un mélange l'eau dé-ionisée, de sulfate de sodium, de nitrate d'ammonium, de chlorures de potassium, de calcium, de magnésium et de sodium pour reproduire la composition d'une eau de pluie.

4.2.2 Expérimentation II

Le 17 avril 2014, six nouveaux mésocosmes ont été prélevés dans la tourbières de La Guette et installés près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l'expérimentation I. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer avec un pas de 15 minutes la température de l'air, l'humidité relative, le rayonnement solaire, la vitesse et la direction du vent et les précipitations. La pluviosité n'a pu être enregistrée à cause d'une panne du pluviomètre. Cette station a permis également l'enregistrement des températures mesurées par les sondes T107 installées à -5 , -10 , et -20 cm. Un abaissement manuel du niveau de la nappe a été mis en place pour cette expérimentation, dans le but de pouvoir suivre plusieurs cycles de dessiccation/réhumectation. Pendant les phases d'assèchement les niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2 cm par jour, une intensité permettant de simuler plusieurs cycles. La durée des différents cycles est présentée dans le tableau 4.2. Pendant les phases de réhumectation, de l'eau de pluie collectée à proximité des mésocosmes, est versée dans les mésocosmes jusqu'à ce que le niveau d'eau atteigne la limite haute de l'embase.

4.3 Résultats

4.3.1 Expérimentation I

Dynamique hydrologique

Pendant la phase de dessiccation on observe une baisse du niveau de la nappe dans les placettes contrôles et dans les placettes traitements (Figure 4.2-A, campagnes 2 à 15). Cependant si les placettes du groupe « Dessiccation » ont un niveau de nappe qui diminue de façon régulière sur l'ensemble de cette phase, de -3 à -25 cm ce n'est pas le cas des placettes du groupe Contrôle. Ces dernières ont un niveau de la nappe

1957 d'eau qui reste à peu près constant (≈ -3 cm) entre les campagnes 4 et 8, du fait
1958 d'épisodes pluvieux pendant cette période. Puis le niveau de nappe diminue entre les
1959 campagnes 9 et 15, passant de -7 à -22 cm. Pendant la phase de réhumectation, les
1960 deux groupes ont un comportement similaire. Leurs niveaux de nappe augmentent de
1961 -22 à -1 cm pour le groupe Contrôle et de -25 à -1 cm pour le groupe « Dessiccation
1962 ». Dans la seconde phase d'assèchement le niveau de nappe baisse à nouveau pour les
1963 deux groupes, de façon régulière pour le groupe « Dessiccation » jusqu'à atteindre une
1964 profondeur de -30 cm, et de façon plus irrégulière à cause des pluies, pour le groupe
1965 Contrôle.

1966 Cette dynamique d'assèchement est également visible à travers l'évolution de la
1967 teneur en eau du sol (Figure 4.3-A). Pour le groupe Contrôle, la teneur en eau se
1968 maintient à 100 % jusqu'à la campagne 5 puis elle diminue jusqu'à la campagne 15
1969 où elle atteint 43 %. La teneur en eau du sol du groupe « Dessiccation » diminue dès
1970 la campagne 2 et atteint 41 % à la fin de la phase de dessiccation (campagne 15). À
1971 ce moment les deux groupes sont relativement proches. Ils le restent lors de la phase
1972 de réhumectation pendant laquelle la teneur en eau du sol augmente. Cette dernière
1973 augmente même pendant la 2^e phase de dessiccation, jusqu'à la campagne 22 pour le
1974 groupe Contrôle et 20 pour le groupe « Dessiccation », où elle atteint 100 et 86 %
1975 respectivement.

1976 La réponse hydrologique au cycle de dessiccation/réhumectation est différente selon
1977 qu'on l'observe à travers le niveau de la nappe ou la teneur en eau du sol (Figure 4.4).
1978 Pendant la dessiccation du groupe Contrôle le niveau de nappe reste, dans un premier
1979 temps, constant jusqu'à la campagne n°8 puis il diminue. Pendant la phase de réhumec-
1980 tation, ce même groupe suit un « chemin » identique, le niveau de nappe commence
1981 par augmenter sans variation importante de la teneur en eau du sol jusqu'à la cam-
1982 pagne n°18, puis par la suite, la teneur en eau du sol augmente tandis que le niveau de
1983 nappe reste relativement constant. Pour le groupe « Dessiccation », la phase de dessic-
1984 cation est plus homogène avec une diminution conjointe du niveau de nappe et de la
1985 teneur en eau. Cette relation n'est cependant pas strictement linéaire avec une teneur

4.3. Résultats

en eau qui varie peu pendant les trois premières campagnes, puis qui diminue jusqu'à la campagne n°8, avant de diminuer de manière moins importante jusqu'à la fin de la phase de dessiccation. En comparaison le niveau de nappe du groupe « Dessiccation » diminue de façon régulière pendant cette phase. À l'inverse du groupe Contrôle, la réhumectation pour le groupe « Dessiccation », ne suit pas le même chemin que la dessiccation. Pendant la réhumectation le chemin est très proche de celui observé pour le groupe Contrôle avec un niveau de nappe qui commence par augmenter, avant de se stabiliser et, pendant cette stabilisation, une augmentation de la teneur en eau du sol. Au delà de la campagne 20 le comportement des groupes divergent à nouveau. Le groupe Contrôle semble reprendre le même chemin de dessiccation à l'exception d'un point. Ce point, la campagne 23 et liée à une baisse brusque du niveau de la nappe (-18 cm) et semble d'avantage sur le « chemin » du groupe « Dessiccation ». Le groupe dessiccation quant à lui suit un chemin proche de sa première phase de dessiccation même si la teneur en eau du sol diminue moins rapidement par rapport au niveau de la nappe que précédemment.

2001 Les flux de CH₄

Les émissions de CH₄ varient dans l'ensemble de 0 et $0,55\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Elles sont similaires entre les deux groupes (« Contrôle » et « Dessiccation ») jusqu'à la campagne n°8 à partir de laquelle elles divergent (Figure 4.2-B). À partir de cette campagne, les émissions du groupe « Contrôle » augmentent rapidement pour atteindre $0,55 \pm 0,31\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ tandis que celles du groupe « Dessiccation » restent stables, voire diminue légèrement. À la fin de la phase de dessiccation, mi-juillet, les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et $0,2\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Ces niveaux restent constants pendant toute la phase de réhumectation, avant d'augmenter légèrement pendant la deuxième phase de dessiccation pour se situer entre $0,25\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ et $0,2\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$.

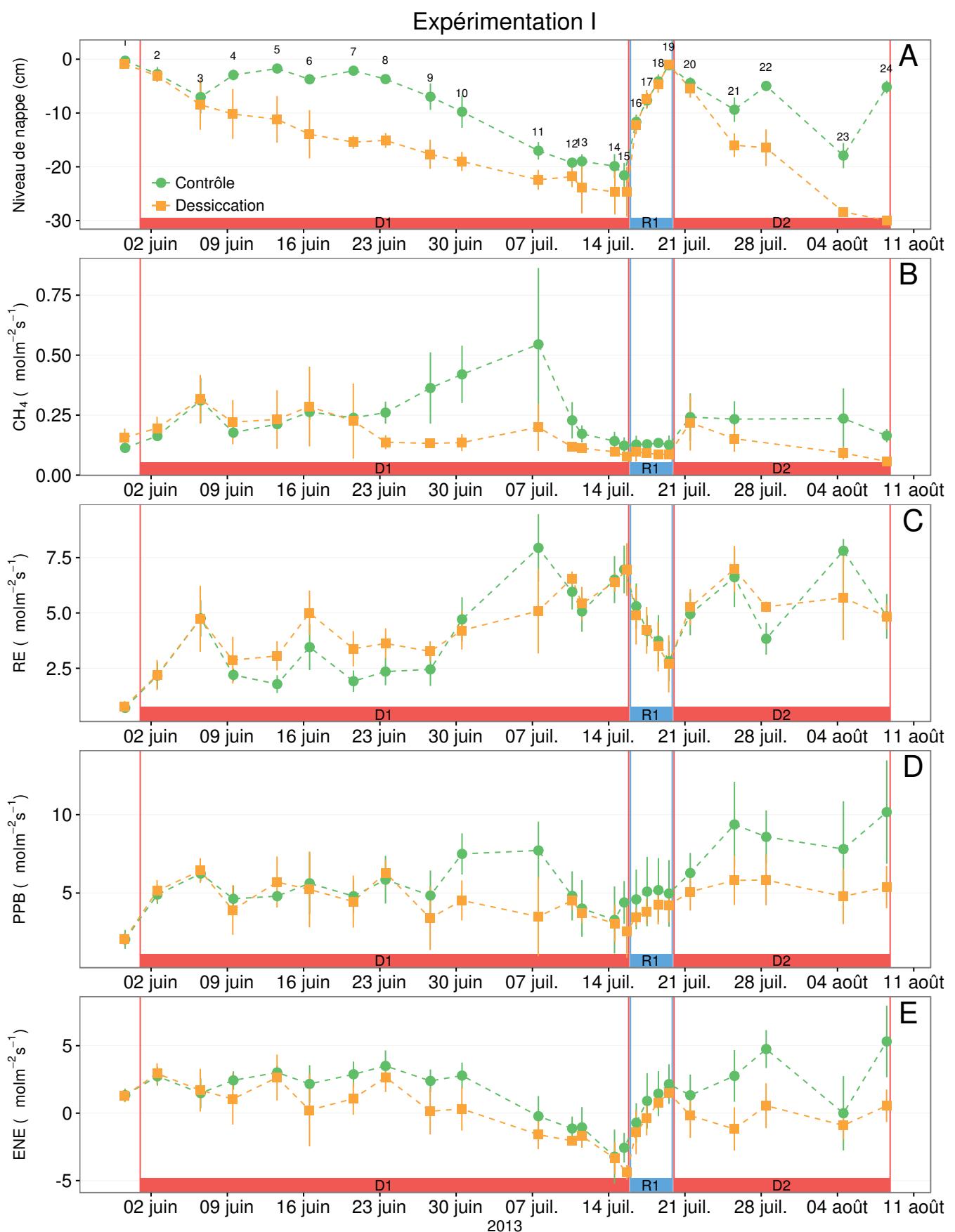


FIGURE 4.2 – Expérimentation I : Évolution de la moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH₄, RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Désiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.

4.3. Résultats

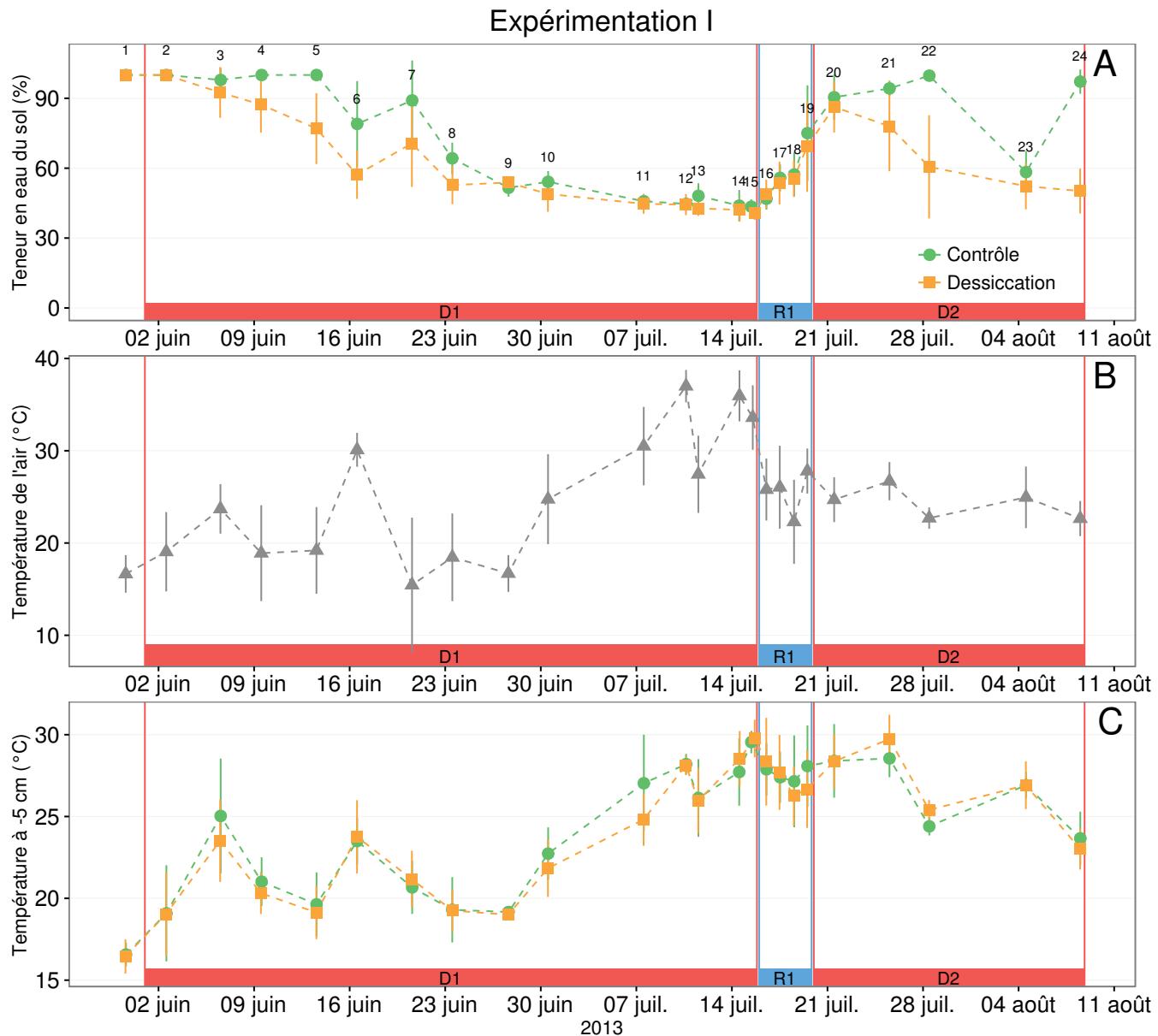


FIGURE 4.3 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.

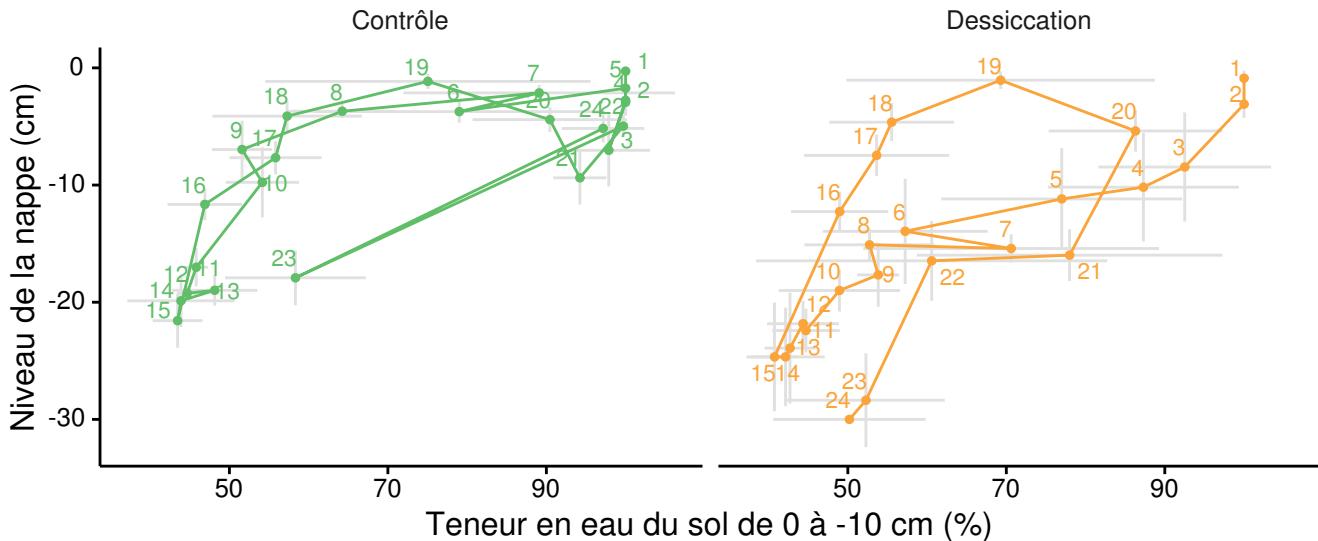


FIGURE 4.4 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.

2012 La RE

2013 Pendant la phase de dessiccation, les flux de la RE tendent à augmenter quel
 2014 que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.2-C). Ces valeurs inférieures à
 2015 $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes
 2016 mi-juillet, avant la réhumectation. Cependant la RE du groupe « Dessiccation » aug-
 2017 mente régulièrement pendant l'ensemble de cette phase jusqu'à $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 2018 , tandis que les valeurs du groupe « Contrôle » restent, dans un premier temps, stable
 2019 jusqu'à fin juin ($2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). À partir de début juillet, les valeurs de RE
 2020 du groupe « Contrôle » augmentent jusqu'à dépasser les valeurs du groupe « Des-
 2021 siccation ». La Re de ce groupe atteint un maximum à $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8
 2022 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles observées dans le groupe « Des-
 2023 siccation ». Cette augmentation brusque correspond temporellement à celle observée,
 2024 pour le même groupe, dans les flux de CH_4 . Lors de la phase de réhumectation, les
 2025 flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes pour atteindre
 2026 $2,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en juin. Ce minimum reste cependant plus élevé que les valeurs me-
 2027 surées initialement. Après la phase de réhumectation, les flux des deux groupes restent
 2028 relativement proches et augmentent à mesure que le niveau de la nappe diminue à

4.3. Résultats

2029 nouveau.

2030 La PPB

2031 Pour les deux groupes, les flux de PPB restent stables pendant la phase de dessic-
2032 cation (Figure 4.2–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
2033 pour les deux groupes) jusqu'au 24 juin. Ensuite, comme pour le CH₄ et la RE, les
2034 valeurs de la PPB du groupe « Contrôle » augmentent et s'écartent de celles me-
2035 surées dans le groupe « Dessiccation ». À la fin de cette phase de dessiccation, les
2036 flux redeviennent identiques entre les traitements et atteignent un minimum proche
2037 de 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente légèrement
2038 pour les deux groupes. La PPB dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à
2039 celles du groupe « Dessiccation ». Pendant la deuxième phase de dessiccation, la PPB
2040 augmente pour les deux groupes, avec un maximum de $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour
2041 le groupe « Dessiccation » et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Contrôle
2042 ».

2043 L'ENE

2044 Pour l'ensemble de l'expérimentation, les flux d'ENE varient de la même façon et
2045 sont plus élevés dans le groupe « Contrôle » que ceux du groupe « Dessiccation »
2046 (Figure 4.2–E). Pendant la phase de dessiccation, l'ENE reste relativement constante
2047 jusque fin juin (campagne n°10) avec une valeur moyenne pour les deux groupes de
2048 $1,18 \pm 0,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Au delà du 30 juin (campagne n°10), l'ENE baisse pour les
2049 deux groupes pour atteindre un minimum proche de $-4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (campagne
2050 n°15). Pendant la phase de réhumectation, l'ENE augmente rapidement pour atteindre
2051 $1,52 \pm 0,36$ et $2,15 \pm 1,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Contrôle » et de groupe «
2052 Dessiccation » respectivement (campagne n°19). Après la réhumectation, l'ENE du
2053 groupe « Contrôle » varie en suivant généralement les variations du niveau de nappe.
2054 Pour le groupe « Dessiccation », l'ENE baisse par rapport au maximum atteint lors de
2055 la réhumectation puis se stabilise autour de 0.

2056 Météorologie

2057 Pendant la première phase de dessiccation (mois de juin), les températures de l'air
2058 restent plus ou moins stables autour d'une valeur de 20 °C, puis elles augmentent jus-
2059 qu'à la fin de la phase de dessiccation où elles atteignent 38 °C (Figure 4.2–B). Les
2060 températures de l'air diminuent pendant la réhumectation puis continuent de décroître
2061 faiblement avec des valeurs proche de 22 °C. Les température du sol à –5 cm de pro-
2062 fondeur suivent les même tendances que la température de l'air, à l'exception d'une
2063 augmentation visible après la phase de réhumectation (Figure 4.2–C).

2064 Synthèse des résultats de l'expérimentation I

2065 Les variations de la RE sont principalement liées aux variations du niveau de la
2066 nappe (Figure 4.8–C). Par conséquent, les variations de RE se répercutent sur l'ENE
2067 (Figure 4.8–G). L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment
2068 nul (Figure 4.8–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Pour
2069 le CH₄ il est difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux
2070 de nappe (Figure 4.8–A).

2071 4.3.2 Expérimentation II

2072 Cette expérimentation est basée sur le suivi de trois phase de dessiccations chacune
2073 suivie d'une phase de réhumectation.

2074 Dynamique hydrologique

2075 Contrairement à l'expérimentation I, le niveau de nappe du groupe « Contrôle »
2076 de l'expérimentation II reste relativement constant pendant l'ensemble de la période
2077 de mesures (Figure 4.6–A). Le drainage artificiel du groupe « Dessiccation » conduit
2078 à une diminution du niveau de la nappe d'une quinzaine de centimètres en moyenne
2079 pour chaque cycle et un temps pluvieux permet au groupe « Contrôle » de garder un
2080 niveau de nappe constant et élevé, supérieur à –5 cm la plupart du temps. Ce dernier

4.3. Résultats

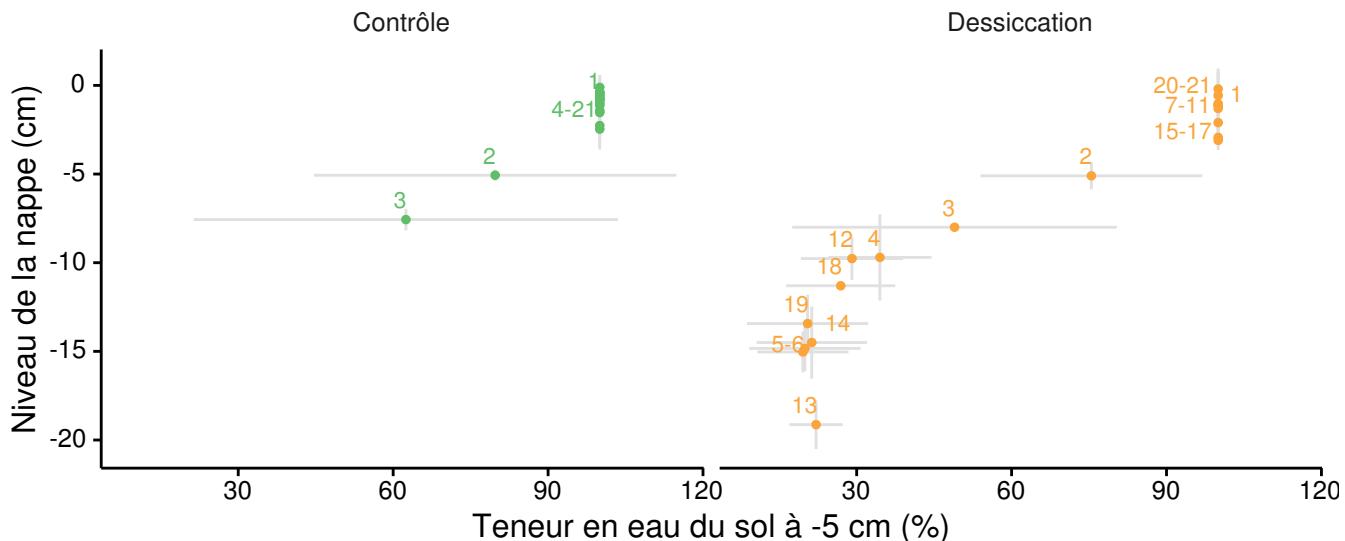


FIGURE 4.5 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l’expérimentation II. Les numéros correspondent à l’ordre des campagnes de mesure et les lignes grises aux déviations standard.

n'a baissé dans les « Contrôles », avec la teneur en eau du sol, que lors des campagnes 2 et 3 où il atteint son point le plus bas à -8 cm. Les niveaux de nappe minimum des différents cycles sont -15, -19 et -13 cm respectivement pour D1, D2 et D3.

La teneur en eau du sol à -5 cm est constante, à 100 % pour le groupe contrôle, à l'exception des campagnes n°2 et 3 où elle baisse et atteint 93 % (Figure 4.7–A). Pour le groupe « Dessiccation », la teneur en eau du sol à -5 cm est proche de 20 % pendant les phases de dessiccation et vaut 100 % pendant les phases de réhumectation. Les teneurs en eau mesurées à -10 et -20 cm sont

Lors de cette expérimentation et compte tenu de la durée de chaque cycle, le nombre de points par cycle est moins important que pour l’expérimentation I. Il est donc difficile de voir si le comportement et les « chemins » teneur en eau de sol/niveau de nappe varient selon les phases d'un même cycle et entre les cycles (Figure 4.5).

2093 Les flux de CH₄

Les flux moyens de CH₄ varient entre 0,07 à 0,34 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.6–B). Dans l'ensemble, les flux du groupe « Contrôle », à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe « Dessiccation » : moyennes globales de

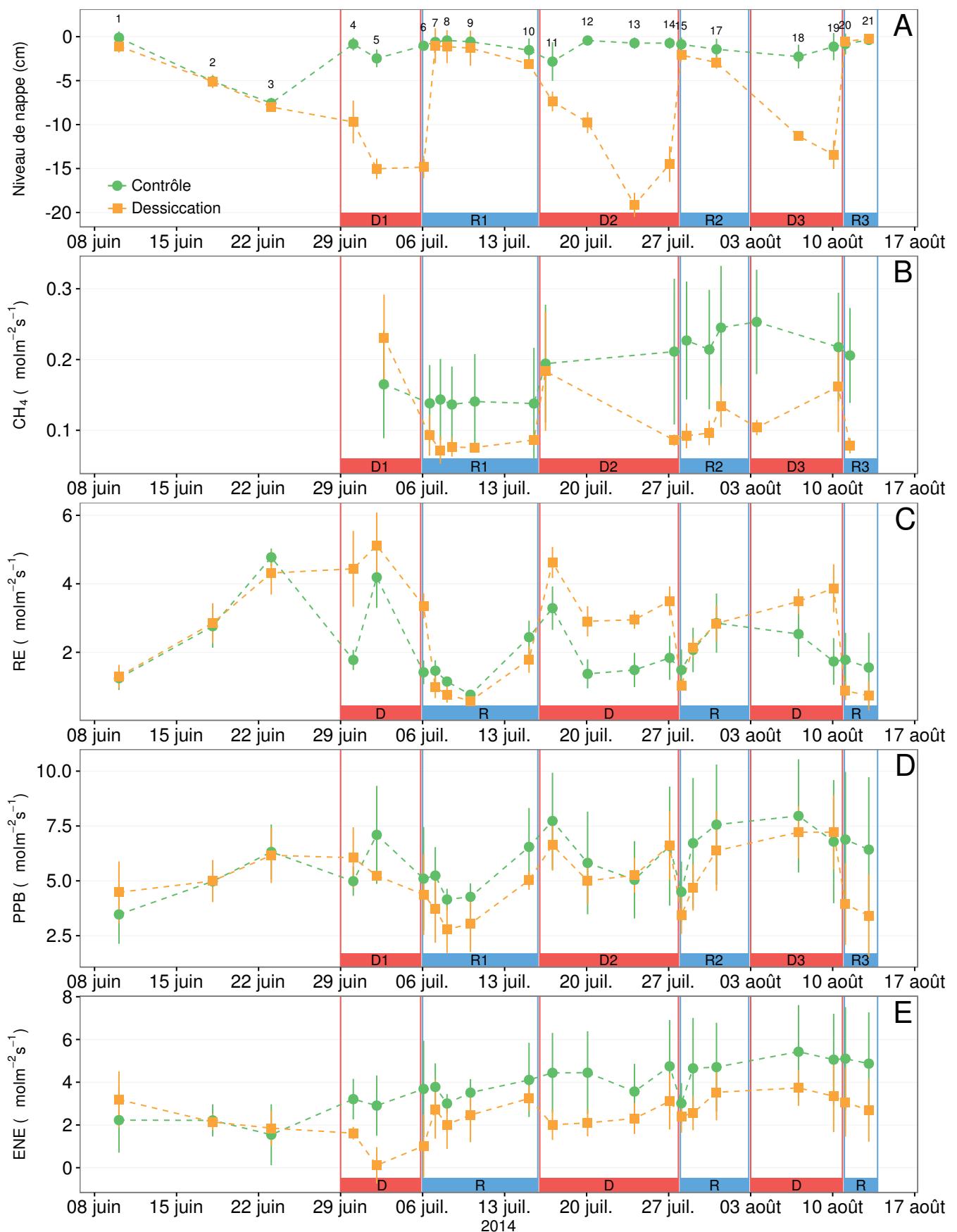


FIGURE 4.6 – Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

4.3. Résultats

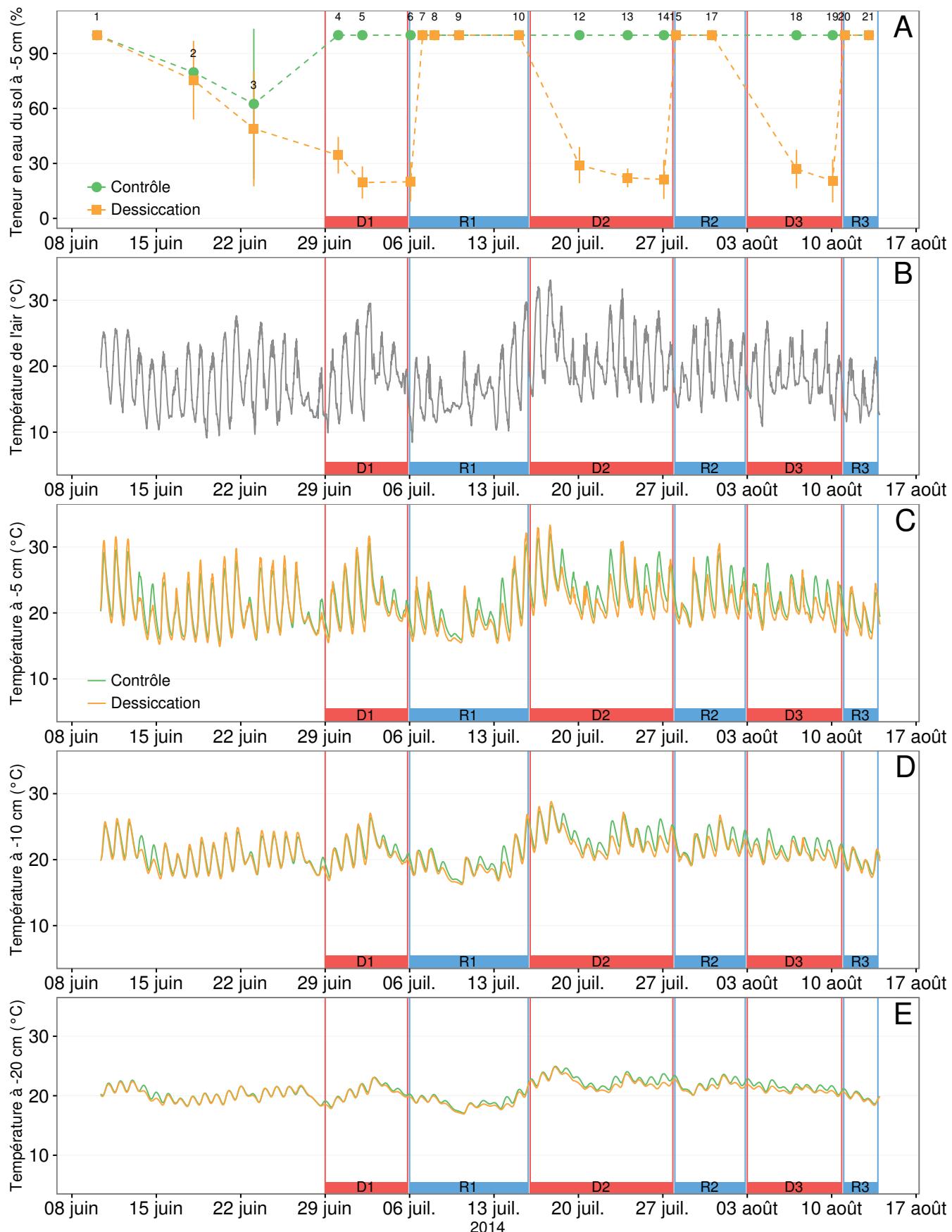


FIGURE 4.7 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présent sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.

2097 $0,20 \pm 0,06$ et $0,11 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivement). Les émissions du groupe «
2098 Contrôle » tendent à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, est
2099 également visible pour le groupe « Dessiccation ». Concernant les cycles de dessicca-
2100 tion/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs entre eux,
2101 même si l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Figure 4.6–B). Cette rela-
2102 tion, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'apparaît cependant pas
2103 sur l'ensemble des données (Figure 4.8–B). Un pic d'émission de CH₄ est également à
2104 noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

2105 La RE

2106 La RE varie pour les deux groupes entre $0,42$ et $5,12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 4.6–
2107 C)). Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des
2108 deux groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue.
2109 Pendant les phases de dessiccation, les valeurs du groupe « Dessiccation » sont systé-
2110 matiquement supérieures, de $1,5$ à $1,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en moyenne par phase, par rapport
2111 à celle du groupe « Contrôle ». À l'inverse pendant les phases de réhumectation, les
2112 flux entre les deux groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE
2113 du groupe « Contrôle » à être supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». La RE
2114 du groupe traité est systématiquement plus faible pendant les phases de réhumecta-
2115 tion que pendant les phases de dessiccation. En moyenne la RE vaut respectivement
2116 $2,28 \pm 1,00$ et $3,86 \pm 0,80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les groupes « Contrôle » et « Dessiccation
2117 » pendant les phases de dessiccation et $1,70 \pm 0,62$ et $1,51 \pm 0,98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant
2118 les phases de réhumectation.

2119 La PPB

2120 Sur l'ensemble de la période de mesure, la PPB est comprise entre $2,78$ et $7,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
2121 (Figure 4.6–D). Avant le début des traitements, les flux des deux groupes sont simi-
2122 laires. À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe « Contrôle » est
2123 supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». Pour les deux groupes, la PPB est plus

4.3. Résultats

2124 importante lors des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec
2125 des moyennes respectives de $6,35 \pm 2,19$ contre $5,80 \pm 2,20$ pour le groupe « Contrôle
2126 » et de $5,95 \pm 1,46$ contre $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Dessiccation ».

2127 L'ENE

2128 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et aug-
2129 mentent au cours du temps. Passé la période pré-traitement pendant laquelle les flux
2130 de l'ENE sont similaires pour les deux groupes, l'ENE du groupe « Contrôle » est
2131 systématiquement supérieure à celle du groupe « Dessiccation » (Figure 4.6–E). L'évo-
2132 lution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la période de
2133 mesure avec, pour le groupe « Dessiccation », une diminution récurrente de l'ENE au
2134 début de chaque phase de dessiccation.

2135 Météorologie

2136 L'évolution des températures de la tourbe pendant l'expérimentation ne semble pas
2137 être liée aux traitements effectués (Figure 4.7–B à E). La température de l'air varie
2138 entre 8 et 33°C et a tendance à diminuer entre les campagne n°5 et 9, puis elle augmente
2139 (campagne n°10), avant de se stabiliser avec une tendance à la baisse pendant le reste
2140 de l'expérimentation. Pour les température du sol, à partir de la phase R1 et pour D2,
2141 R2 et D3 on observe parfois une différence dans les températures entre le groupe «
2142 Contrôle » et « Dessiccation », particulièrement à -5 et -10 cm .

2143 4.3.3 Comparaison des deux expérimentations

2144 Pour le CH_4 , que ce soit pour l'expérimentation I ou B, aucune tendance ne semble
2145 se dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.8–A et B). Une relation inverse
2146 est observée, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau de la nappe (Fi-
2147 gure 4.8–C et D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit l'expérimentation.
2148 On peut noter que les valeurs de PPB les plus faibles correspondent aux niveaux de
2149 nappe les plus élevés (Figure 4.8–E et F). Pour les deux expérimentations, une relation

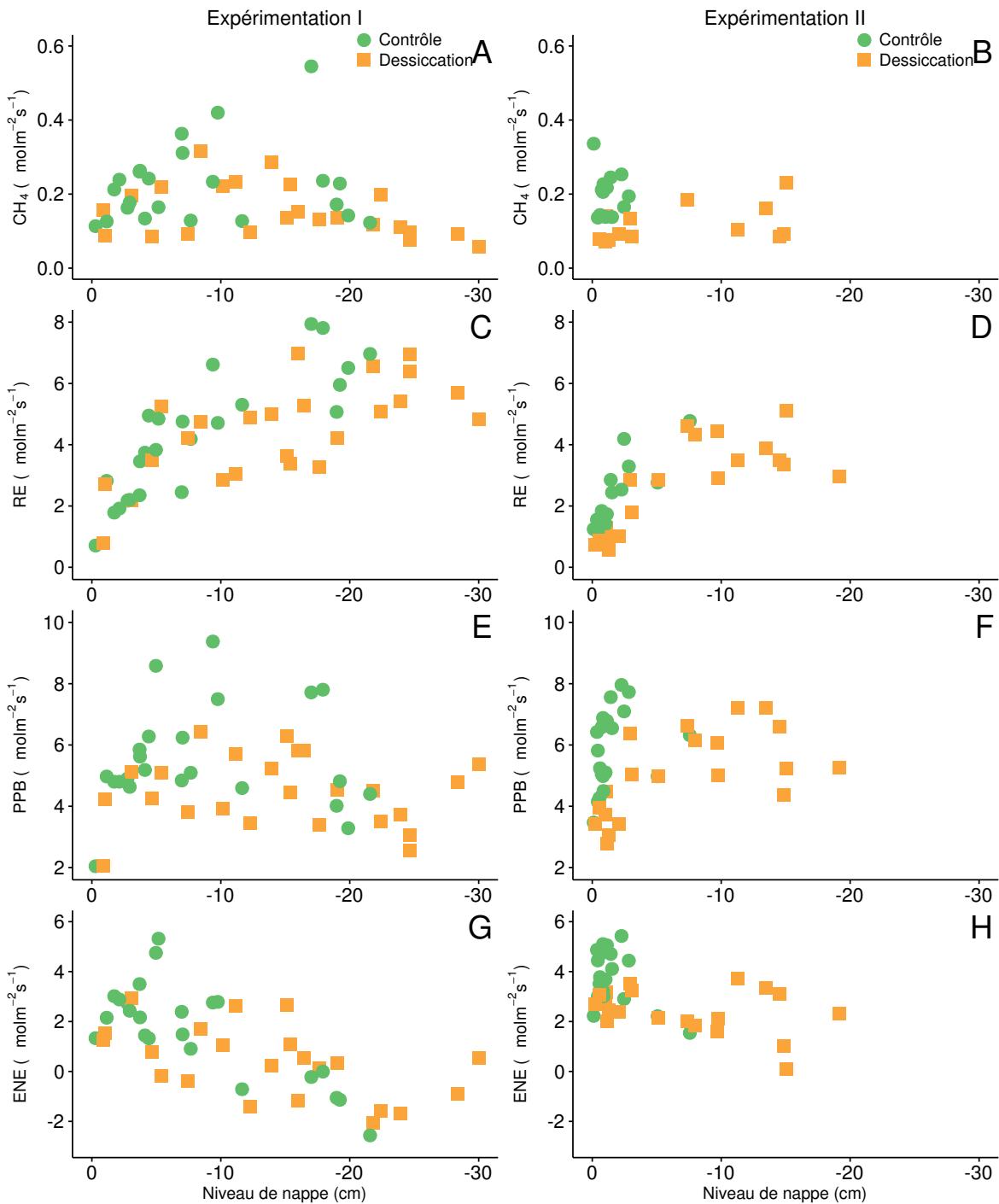


FIGURE 4.8 – Relations entre les flux de GES, CH₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.

4.3. Résultats

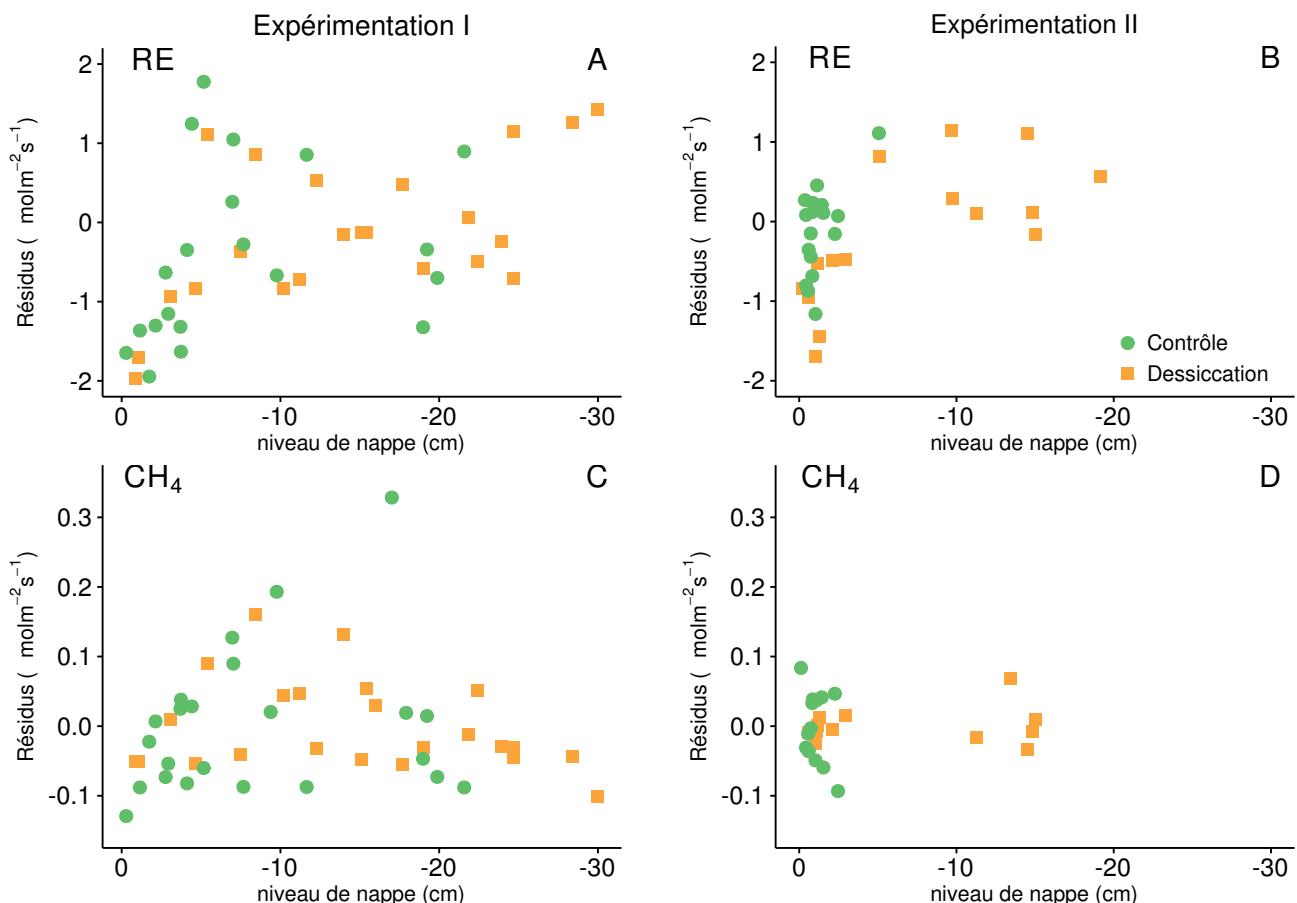


FIGURE 4.9 – Relation entre les résidus d'équation du type $\text{Flux} = a * \exp(b * \text{Température})$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentation (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.

nette est visible entre le niveau de la nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.8–G et H). Afin de séparer les effets de la température et ceux du niveau de la nappe, les résidus des équations reliant les flux à la température ont été étudiés pour le CH₄ et la RE, qui semble contrôler en grande majorité les flux de CO₂ (Figure 4.9). La relation entre les résidus de la RE et le niveau de la nappe est moins claire une fois l'effet de la température retiré (Figure 4.9, comparée à Figure 4.8–C). Malgré tout, on peut observer une tendance à la hausse des résidus entre 0 et –18 cm pour les deux groupes de l'expérimentation I, puis une cassure, et à nouveau une tendance à la hausse pour le groupe « Dessiccation ». Une tendance à augmenter des résidus de la RE quand le niveau de nappe diminue est également visible pour le groupe « Dessiccation » de l'expérimentation II (Figure 4.9–B). Cette hausse semble cependant s'amortir rapidement au delà de –10 cm. Pour le CH₄, aucune tendance entre les résidus de l'équation et le niveau de la nappe n'est visible pour l'expérimentation II (Figure 4.9–D). Pour l'expérimentation I, il est difficile d'observer une tendance claire même s'il semble y avoir un maximum des résidus liés au CH₄ autour de –10 cm (Figure 4.9–C).

4.4 Discussion

4.4.1 Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain

CH₄

Les flux moyens de CH₄ mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations sont parmi les valeurs hautes mesurées dans la tourbière de La Guette : certaines mesures dépassant nettement le maximum de 0,2 µmol m⁻² s⁻¹ que nous avons mesuré *in-situ* en 2014. Ces valeurs sont toutefois dans la tranche haute des valeurs mesurées dans d'autres tourbières. Blodau (2002), dans un article passant en revue plusieurs

4.4. Discussion

2175 tourbières de l'hémisphère nord, montrent par exemple que les flux de CH₄ varient
2176 généralement entre 0,004 et 0,14 µmol m⁻² s⁻¹. Malgré tout, ces valeurs restent cohé-
2177 rentes avec celles observées par [Lai et al. \(2014\)](#) dans une tourbière canadienne (0–
2178 0,56 µmol m⁻² s⁻¹) ou par ? dans la tourbière de La Guette avec des flux compris entre
2179 0,03 et 0,4 µmol m⁻² s⁻¹ et mesurés en 2009.

2180 CO₂

2181 Pour le CO₂, les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées dans
2182 la tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation I, l'ENE moyen est plus faible que
2183 celui mesuré sur le terrain l'année 2013 : 0,81 contre 2,85 µmol m⁻² s⁻¹. En revanche,
2184 pour l'expérimentation II, l'ENE moyen est de 2,71 µmol m⁻² s⁻¹ ce qui est proche de
2185 celui mesuré sur le terrain : 2,93 µmol m⁻² s⁻¹. Comme pour la RE, les flux de PPB
2186 sont du même ordre de grandeur que ceux mesurés sur le terrain, mais dans la gamme
2187 basse : les maxima moyens mesurés dans les mésocosmes sont d'environ 7,5 pour des
2188 valeurs de 13 µmol m⁻² s⁻¹ mesurées dans la tourbière. Ces valeurs restent cohérentes
2189 avec la littérature ([Bortoluzzi et al., 2006](#)) (Réf needed).

2190 4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de 2191 gaz

2192 CH₄

2193 Les flux de CH₄, moyennés par phase, sont plus élevés pendant les phases de des-
2194 siccation que lors des phases de réhumectation. Cette observation va à l'encontre l'hy-
2195 pothèse qui stipule qu'une baisse du niveau de la nappe fait baisser les flux de CH₄,
2196 en augmentant la zone propice à son oxydation et en diminuant la zone propice à sa
2197 production ([Aerts et Ludwig, 1997; Pelletier et al., 2007; Turetsky et al., 2008](#)). [Ket-](#)
2198 [tunen et al. \(1996\)](#), dans une étude *in-situ*, rapportent eux aussi une relation inverse
2199 entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe. Ils expliquent cette observation par le
2200 fait qu'une baisse du niveau de la nappe peut permettre une libération du méthane

2201 accumulée dans une porosité scellée par l'eau. Des observations similaires rapportées
2202 par [Bellisario et al. \(1999\)](#), sur une tourbière où le niveau de la nappe d'eau varie
2203 entre -1 et -13 cm, et par [Treat et al. \(2007\)](#) où le niveau de nappe varie entre -9
2204 et -30 cm. Ces derniers expliquent également l'augmentation des flux de CH₄, suite à
2205 une baisse du niveau de la nappe, par une diminution de la pression de l'eau qui libère
2206 du CH₄ auparavant bloqué dans une porosité isolée de l'atmosphère. Le point commun
2207 de ces travaux est un niveau de nappe relativement élevé, majoritairement supérieur
2208 à -30 cm. Ce niveau de nappe élevé semble permettre au phénomène de transport du
2209 CH₄ de prendre le pas, en terme de signal, sur les phénomènes de production/oxydation
2210 qui sont traditionnellement liés aux fluctuations du niveau de l'eau.

2211 Le fait que les groupes « Dessiccation », quelque soit la phase et l'expérimentation,
2212 aient des flux de CH₄ plus faibles que les groupes « Contrôle » peut s'expliquer par
2213 le fait que la communauté des méthano-gènes n'est pas (expérimentation II) ou moins
2214 (expérimentation I) perturbé par les dessications dans les groupes « Contrôle » par
2215 rapport aux groupe « Dessiccation ». La production de CH₄ des groupes « Contrôle »
2216 est donc plus forte que celles des groupes « Dessiccation ». De plus, après le premier
2217 abaissement du niveau de la nappe, une partie de la communauté des méthano-gènes est
2218 probablement non active ou a migré dans le bas de la colonne de tourbe. La production
2219 des groupes « Dessiccation » est donc localisée plus bas que celle des groupes « Contrôle
2220 ». En outre, la réhumectation peut bloquer le transport de cette production. Cet écart
2221 temporel entre la production et l'émission de CH₄, lié à ce phénomène, rend difficile
2222 d'établir une relation directe entre le CH₄ et les variables qui contrôlent sa production,
2223 que ce soit la température ou le niveau de la nappe.

2224 CO₂

2225 Pour les deux expérimentations, les valeurs de l'ENE sont proche avant la première
2226 phase de dessiccation. À partir de cette dernière, l'ENE des groupes « Dessiccation
2227 » est systématiquement plus faible que celle des groupes « Contrôle ». L'observation
2228 de valeurs d'ENE plus faible pour un niveau de nappe plus bas est cohérente avec la

4.4. Discussion

2229 littérature, que ce soit des expérimentations en mésocosmes [Aerts et Ludwig \(1997\)](#);
2230 [Blodau et al. \(2004\)](#) ou sur le terrain [Bubier et al. \(2003\)](#); [Sonnenstag et al. \(2010\)](#).

2231 Pour l'expérimentation I, la cause de cette baisse semble d'abord être une RE
2232 plus forte pour le groupe Dessication que pour le groupe « Contrôle » pendant les
2233 campagnes n°3 à 9. Par la suite, entre les deux groupes, la différence de RE est moins
2234 importante, voire s'inverse, et les deux groupes se retrouve avec un ENE similaire.
2235 Après la phase de réhumectation, à partir de la campagne n°20, la différence de valeurs
2236 de l'ENE entre les deux groupes est à nouveau présente et semble cette fois s'expliquer
2237 d'avantage par la PPB (plus forte pour le groupe « Contrôle ») que par la RE. (**justif**
2238 **photo sphaigne ?**). Pour l'expérimentation II, la différence entre l'ENE du groupe
2239 « Contrôle » et celui du groupe « Dessication » est lié à une RE plus importante
2240 pendant les phases de dessiccation et à une PPB plus faible pendant les phases de
2241 réhumectation.

2242 Dans les deux expérimentations, une baisse du niveau de la nappe conduit à une
2243 augmentation de la RE, ce qui est en accord avec a littérature, que ce soit des expéri-
2244 mentations en mésocosmes [Blodau et al. \(2004\)](#); [Dinsmore et al. \(2009\)](#) ou sur le terrain
2245 [Ballantyne et al. \(2014\)](#). L'effet de la baisse du niveau de la nappe sur la PPB semble
2246 être au contraire limité que ce soit pour l'expérimentation I ou B. La taille des méso-
2247 cosmes et l'amplitude des variations de la nappe sont peut être assez importantes. En
2248 effet dans [Blodau et al. \(2004\)](#) et [Dinsmore et al. \(2009\)](#) par exemple, les mésocosmes
2249 utilisés sont plus grands, 75 et 41 cm de hauteur respectivement, ont permis d'abaisser
2250 le niveau de l'eau en dessous de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois
2251 comme étant un seuil au delà duquel son observés des changements importants ([Blo-](#)
2252 [dau et al., 2004; Peichl et al., 2014](#)). Ce seuil serait également une limite au delà de
2253 laquelle les forces de capillarité ne permettraient plus d'alimenter en eau les sphaignes
2254 ([Rydin et Jeglum, 2013c; Ketcheson et Price, 2014](#)).

2255 4.4.3 Effet des cycles hydrologique multiples sur les flux de GES

2256 La multiplicité des cycles de l'expérimentation II semble montrer que la différence
2257 entre l'ENE observée dans les deux groupes, pendant les phases de réhumectation, tend
2258 à augmenter avec le temps. Ce qui indiquerait une baisse de la résilience de l'écosystème
2259 après les événements de dessiccation. Davantage de points de mesures par cycle semble
2260 nécessaires pour avoir plus de certitude sur ce point.

2261 CHAPITRE 5

2262 VARIATION JOURNALIÈRE DE LA RESPIRATION DE 2263 L'ÉCOSYSTÈME

2264	5.1 Préambule	140
2266		
2267	5.2 Introduction	141
2268	5.2.1 Study sites	143
2269	5.2.2 Data acquisition	143
2270	5.2.3 Data synchronisation	144
2271	5.2.4 Sensitivity of ER to temperature	144
2272	5.2.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	145
2273	5.2.6 Physico-chemical characterisation of the peat	146
2274		
2275	5.3 Results	146
2276	5.3.1 Air temperature and ER variability	146
2277	5.3.2 ER and soil temperature synchronisation	147
2278	5.3.3 Model implementation	149
2279	5.3.4 ER and temperature relationship	151
2280	5.3.5 Q_{10} evolution	153
2281	5.3.6 Daytime and nighttime differences	153
2282	5.3.7 Peat characterisation	153
2283		
2284	5.4 Discussion	156
2285	5.4.1 ER differences between sites	156
2286	5.4.2 Time-delay between temperature and ER	157
2287	5.4.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	158
2288	5.4.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements	159
2289	5.4.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation	159
2290		
2291	5.5 Conclusions	160
2292		

²²⁹³ 5.1 Préambule

²²⁹⁴ Ce chapitre porte sur la variabilité journalière de la RE et plus particulièrement
²²⁹⁵ sur l'effet de la profondeur de la température utilisée pour représenter la RE et sur la
²²⁹⁶ différence éventuelle de la sensibilité à la température de la RE entre le jour et la nuit.

²²⁹⁷ Le premier point est lié à l'utilisation, dans la littérature, de températures mesurées
²²⁹⁸ à différentes profondeurs pour représenter RE. Il s'avère que la relation entre la RE et
²²⁹⁹ la température est fonction de la profondeur ([Pavelka et al., 2007](#); [Graf et al., 2008](#))
²³⁰⁰ Le choix de cette profondeur a une importance limitée à l'échelle d'une année et des
²³⁰¹ mesures à faible fréquence. En revanche il l'est davantage pour des mesures à plus
²³⁰² haute fréquence et à une échelle journalière, du fait que les vagues de chaleur mettent
²³⁰³ un certain temps à diffuser dans le sol. À ces échelles la synchronisation des variations
²³⁰⁴ peut s'avérer être pertinente.

²³⁰⁵ Le second point explore la sensibilité à la température de la RE entre le jour et
²³⁰⁶ la nuit. Cette question est importante car des méthodes comme l'Eddy Covariance se
²³⁰⁷ basent sur l'hypothèse que la sensibilité à la température de la RE est similaire le jour
²³⁰⁸ et la nuit. Cette hypothèse permet ainsi de calculer une PPB en calibrant la RE sur les
²³⁰⁹ données acquises de nuit. Cependant [Juszczak et al. \(2012\)](#) ont trouvé des différences
²³¹⁰ significatives de sensibilité à la température de la RE entre le jour et la nuit.

²³¹¹ Sur les quatre sites du SNO Tourbières des mesures manuelles et « haute fréquence
²³¹² » de la RE ont été réalisées. Sur chacun des sites les mesures ont été effectuées sur
²³¹³ quatre réplicats, à raison d'une mesure par heure et par réplicat pendant trois jours
²³¹⁴ (et trois nuits). Les températures mesurées à différentes profondeurs ont ensuite été
²³¹⁵ synchronisées avec la RE.

²³¹⁶ Les temps de latence observés entre la RE et les températures aux différentes pro-
²³¹⁷ fondeurs sont plus importants que ceux observés dans des sols minéraux. La synchro-
²³¹⁸ nisation RE/température des données permet d'améliorer la représentation de la RE
²³¹⁹ en utilisant les températures du sol. Dans certains cas la RE est même légèrement

2320 mieux représentée qu'avec la température de l'air. La sensibilité à la température est
2321 significativement différente dans deux sites. Elle l'est particulièrement dans celui pour
2322 lequel l'amplitude de température est la plus importante et la variabilité spatiale entre
2323 les réplicats relativement faible.

2324 Cet article a été soumis à la revue *Agricultural and Forest Meteorology*.

2325

5.2 Introduction

2326 At a global scale, Ecosystem Respiration (ER) and photosynthesis are the most
2327 important fluxes between the atmosphere and the biosphere, accounting for 98 and
2328 123 PgC yr⁻¹, respectively (Bond-Lamberty et Thomson, 2010; Beer *et al.*, 2010). By
2329 contrast the fossil fuel and cement production flux is one order of magnitude lower, at
2330 7.8 PgC yr⁻¹ (Ciais *et al.*, 2014). Consequently, even small variations in the ecosystem
2331 fluxes may result in substantial changes in carbon (C) storage dynamics. This can have
2332 a significant effect on the global C budget, in particular on atmospheric C concentration.
2333 The C stock in natural ecosystems is divided into two pools : vegetation, which contains
2334 450 to 650 Pg C, and the soil which contains 1500 to 2400 Pg C (Prentice *et al.*, 2001;
2335 Eswaran *et al.*, 1993; Batjes, 1996). Across the world, the soil organic C (SOC) pool is
2336 spatially heterogeneous in terms of source and physical conditions, leading to variable
2337 storage rates between ecosystem types. Peatlands are efficient C storage ecosystems.
2338 They cover only 3 % of the global terrestrial area, but contain from 270 to 455 Pg C as
2339 SOC, i.e. from 10 to 30 % of the world's soil C (Gorham, 1991; Turunen *et al.*, 2002).
2340 Thus, peatlands are considered as a “hot spots” for SOC storage, and their evolution
2341 under current environmental changes deserves attention.

2342 As in many other terrestrial ecosystems, many factors affect ER variability in peat-
2343 lands : temperature, soil water content, vegetation, and substrate supply (Luo et Zhou,
2344 2006c). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown
2345 consequences on the C balance (Limpens *et al.*, 2008). ER is often related to tempe-

rature : either to air temperature (e.g., [Bortoluzzi et al., 2006](#)), or soil temperature. The most commonly used soil temperatures are those at -5 cm ([Ballantyne et al., 2014](#); [Görres et al., 2014](#)) and -10 cm ([Kim et Verma, 1992](#); [Zhu et al., 2015](#)). In some studies, different depths are used and the selected one depends on the goodness-of-fit ([Günther et al., 2014](#); [Zhu et al., 2015](#)). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes. Even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists. In 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 expec-

2375 ted. To test these predictions, ER fluxes, during the growing season in 4 *Sphagnum*-
2376 dominated peatlands were measured in 2013. Continuous measurements over 72 hours
2377 were carried out in each site using static dark chambers. Air and soil temperature
2378 were also monitored. Specifically, the relationship between ER and temperature, mea-
2379 sured at different depths in peat was studied and the difference between daytime and
2380 nighttime measurements was assessed.

2381 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
2382 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
2383 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
2384 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
2385 between nighttime and daytime ER.

2386 5.2.1 Study sites

2387 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
2388 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
2389 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
2390 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
2391 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
2392 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
2393 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
2394 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

2395 5.2.2 Data acquisition

2396 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
2397 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
2398 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
2399 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
2400 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
2401 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was

measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan in order to minimize concentration gradients (Pumpenan *et al.*, 2004). Measurement lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10, -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

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

5.2.3 Data synchronisation

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

5.2.4 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 : Q_{10} (5.2) and Arrhenius (5.3)

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

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

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

2426 ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30
 2427 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
 2428 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
 2429 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
 2430 coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

2431 5.2.5 Testing difference between daytime and nighttime ER 2432 sensitivity to temperature

2433 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
 2434 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
 2435 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
 2436 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
 2437 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
 2438 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
 2439 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
 2440 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
 2441 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
 2442 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
 2443 assess the significance of the differences between day and night measurements.

2444 5.2.6 Physico-chemical characterisation of the peat

2445 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
2446 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
2447 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
2448 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
2449 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
2450 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
2451 were calculated as follows :

$$\Phi_T = 1 - \left[\frac{\left(\frac{W_2}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.4)$$

$$\Phi_R = 1 - \left[\frac{\left(\frac{(W_1 - W_2)}{\rho_{peat}} \right)}{V} \right] \quad (5.5)$$

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

$$Bd = \frac{W_2}{V} \quad (5.7)$$

2452 Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
2453 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
2454 analyser (Thermo Flash analyser).

2455 5.3 Results

2456 5.3.1 Air temperature and ER variability

2457 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
2458 which was 20.8 ± 7.4 °C, ([Figure 5.1 – H](#)). The lowest mean temperature and amplitude
2459 were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C ([Figure 5.1 – E](#)). In LDM and FRN, the mean surface
2460 air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C ([Figure 5.1 – F](#),

2461 G) Surface air temperature was the highest in FRN.

2462 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
2463 $14.1 \pm 1.5^\circ\text{C}$ and $20.3 \pm 1.7^\circ\text{C}$ respectively, whereas the opposite was observed in FRN
2464 and LDM with $16.3 \pm 2.4^\circ\text{C}$ and $15.9 \pm 1.0^\circ\text{C}$ respectively. Mean soil temperatures
2465 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
2466 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
2467 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
2468 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
2469 amplitude.

2470 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
2471 different behaviours even though they were close to each other and in a similar environment.
2472 In BDZ and LGT, ER mean values were 3.12 ± 0.92 and $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
2473 respectively (Figure 5.1 – A, B)

2476 5.3.2 ER and soil temperature synchronisation

2477 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
2478 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
2479 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature
2480 measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled, $R^2=0.94$,
2481 $p<0.001$; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to
2482 -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily
2483 timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and mea-
2484 surement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and
2485 LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper
2486 slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always
2487 had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites.
2488 BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of

5.3. Results

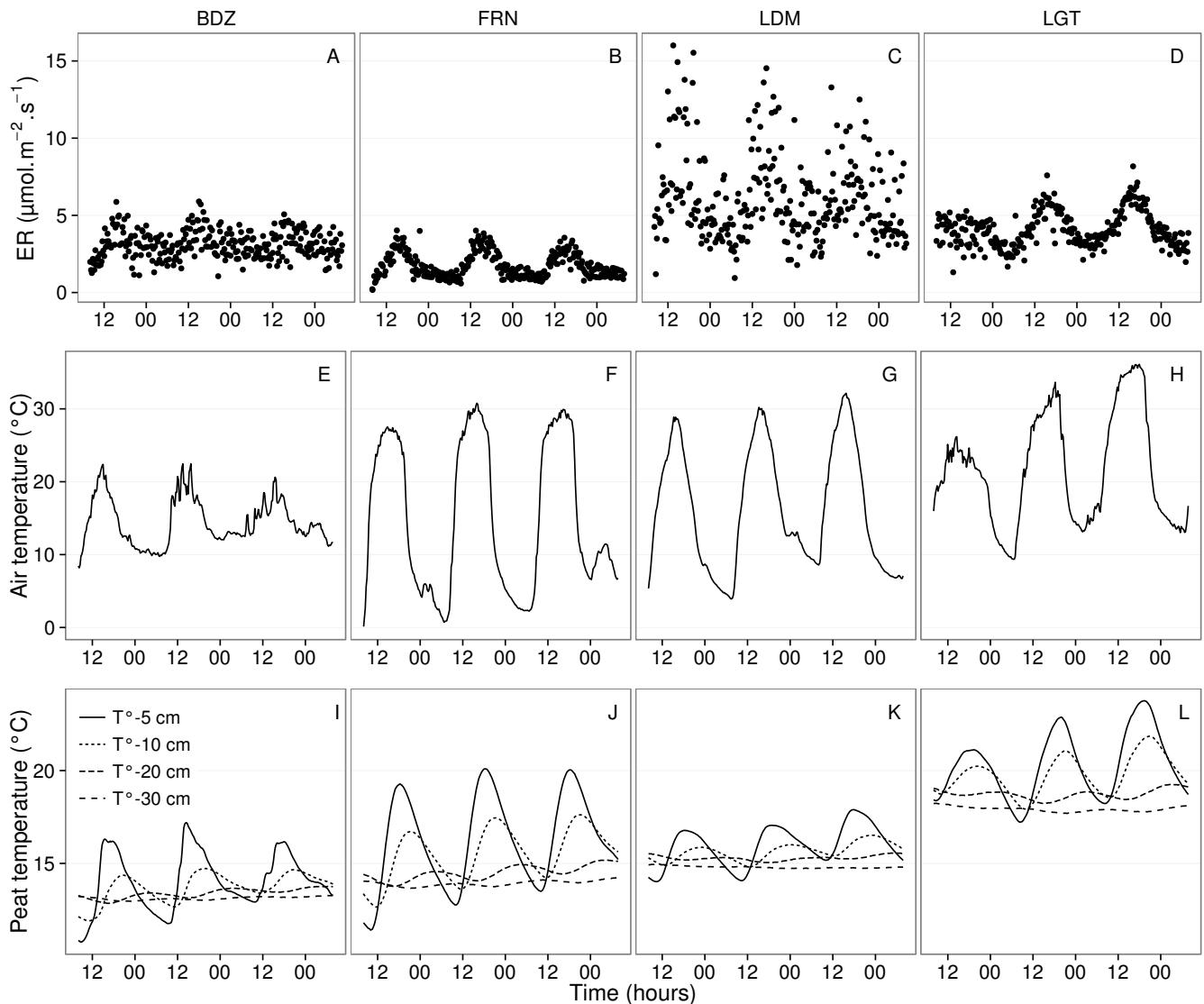


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemaraïs : LDM, La Guette : LGT).

²⁴⁸⁹ the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

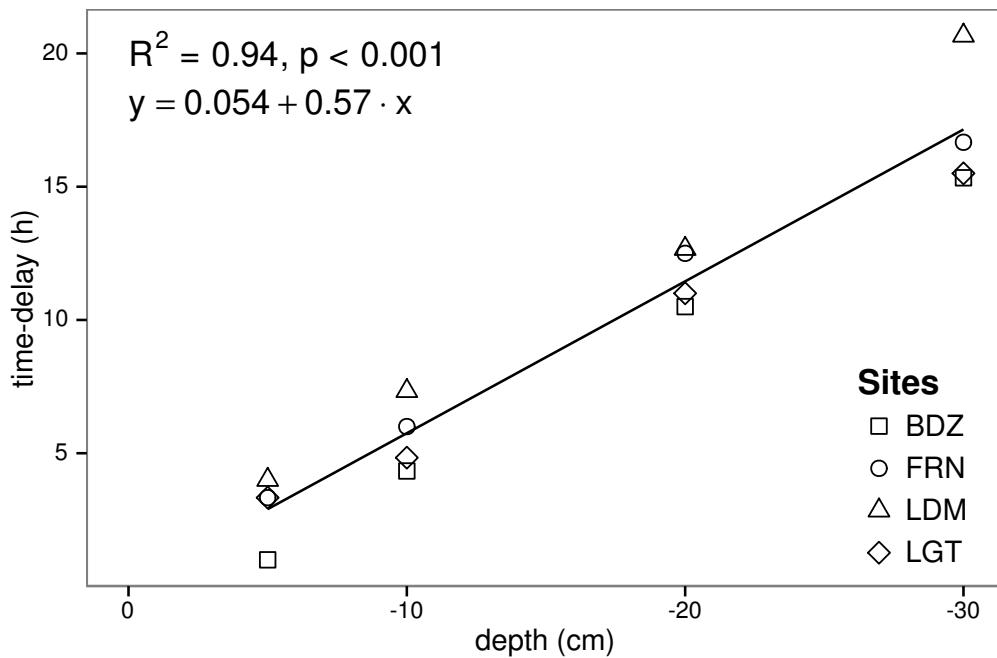


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

²⁴⁹⁰ 5.3.3 Model implementation

²⁴⁹¹ For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the dif-
²⁴⁹² ferences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in R^2
²⁴⁹³ values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,
²⁴⁹⁴ whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
²⁴⁹⁵ most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the dif-
²⁴⁹⁶ferences between equations were small, however, we will describe the exponential model
²⁴⁹⁷ in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
²⁴⁹⁸ ER–temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
²⁴⁹⁹ This will allow the comparison of the results of our study to others.

5.3. Results

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

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

2500 5.3.4 ER and temperature relationship

2501 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
2502 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
2503 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
2504 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
2505 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
2506 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement
2507 varied however between sites. For instance, at -5 cm depth R^2 between synchronised
2508 and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47
2509 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and
2510 -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth
2511 (Figure 5.3).

2512 A similar observation can be made for NRMSE. Regardless of some exceptions at
2513 deeper layers especially at -20 cm depth, the NRMSE values show that using syn-
2514 chronised data rather than non-synchronised ones improved the representation of ER
2515 variability at a daily timescale, indicating that depth measurements dependence is
2516 smaller for models using synchronised data than for models using non-synchronised
2517 data. However with increasing depth R^2 values still decreased and NRMSE values still
2518 increased. For FRN, LDM and LGT, synchronised data at -5 cm depth gave a better
2519 account of the ER variability than surface air temperature (Figure 5.3). This was not
2520 the case in LDM, where temperature at the surface was the best descriptor of ER. For
2521 both R^2 and NRMSE the values at -20 cm depth were better than those observed at
2522 -10 or -30 cm depth. This pattern was observed with different magnitudes among sites,
2523 and was particularly visible in FRN and LGT. For the most part, the synchronisation
2524 of data led to higher R^2 and NRMSE values for models using one soil temperature, at
2525 a daily scale on *sphagnum*-dominated peatlands.

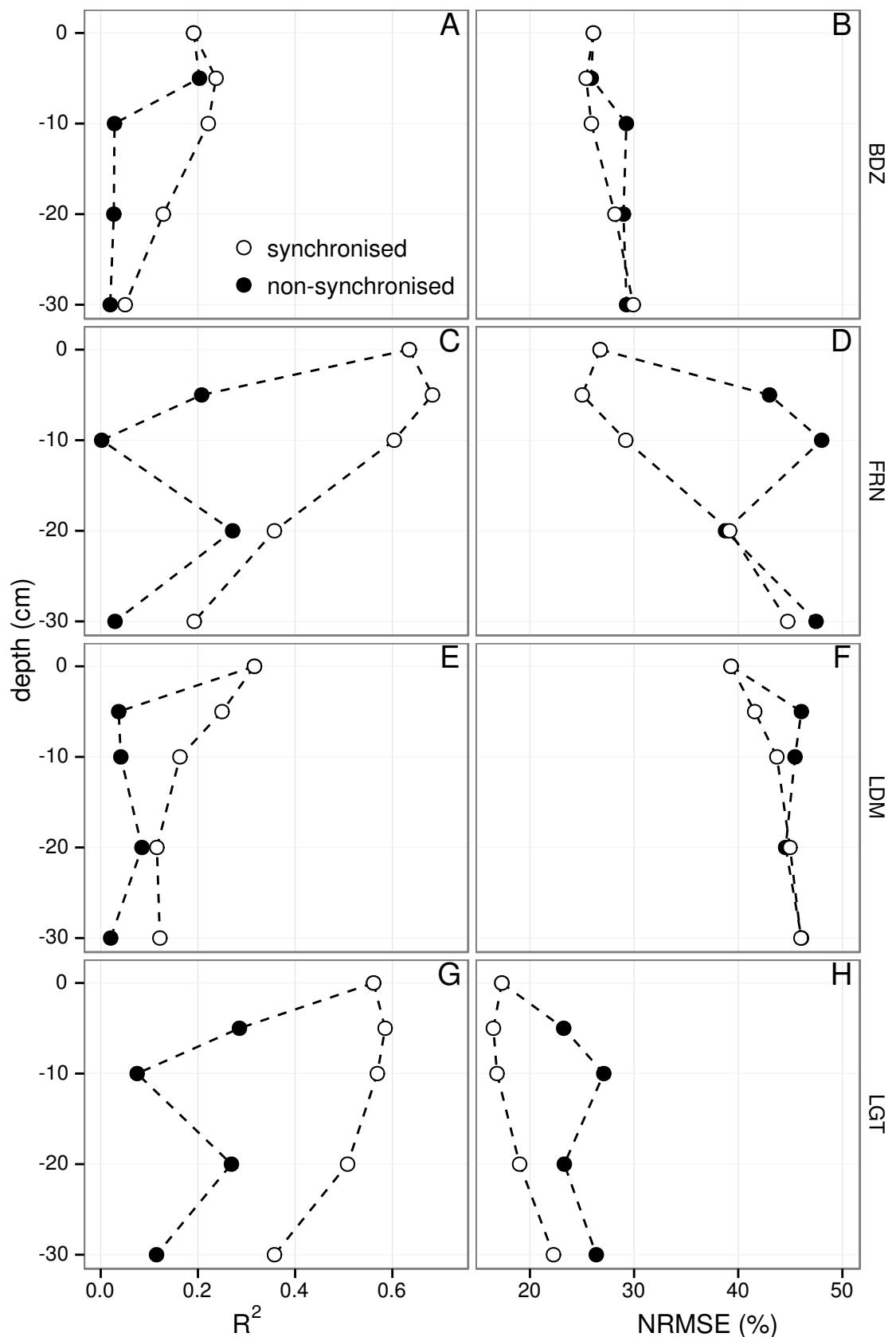


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

2526 5.3.5 Q₁₀ evolution

2527 The Q₁₀ stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at
2528 -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth
2529 respectively (Figure 5.4). Average Q₁₀ values at the surface and -10 cm depth were
2530 very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the
2531 values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3
2532 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q₁₀ values fell almost to 0, while for non-synchronised
2533 data Q₁₀ values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q₁₀ values
2534 estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of
2535 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
2536 non-synchronised data. Below this depth, Q₁₀ estimated with both methods either de-
2537 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
2538 values (Figure 5.4).

2539 5.3.6 Daytime and nighttime differences

2540 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
2541 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
2542 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
2543 differences : p < 0.001 with and p < 0.01 without synchronisation respectively. The
2544 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5
2545 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using
2546 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a
2547 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all
2548 the other cases.

2549 5.3.7 Peat characterisation

2550 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
2551 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at

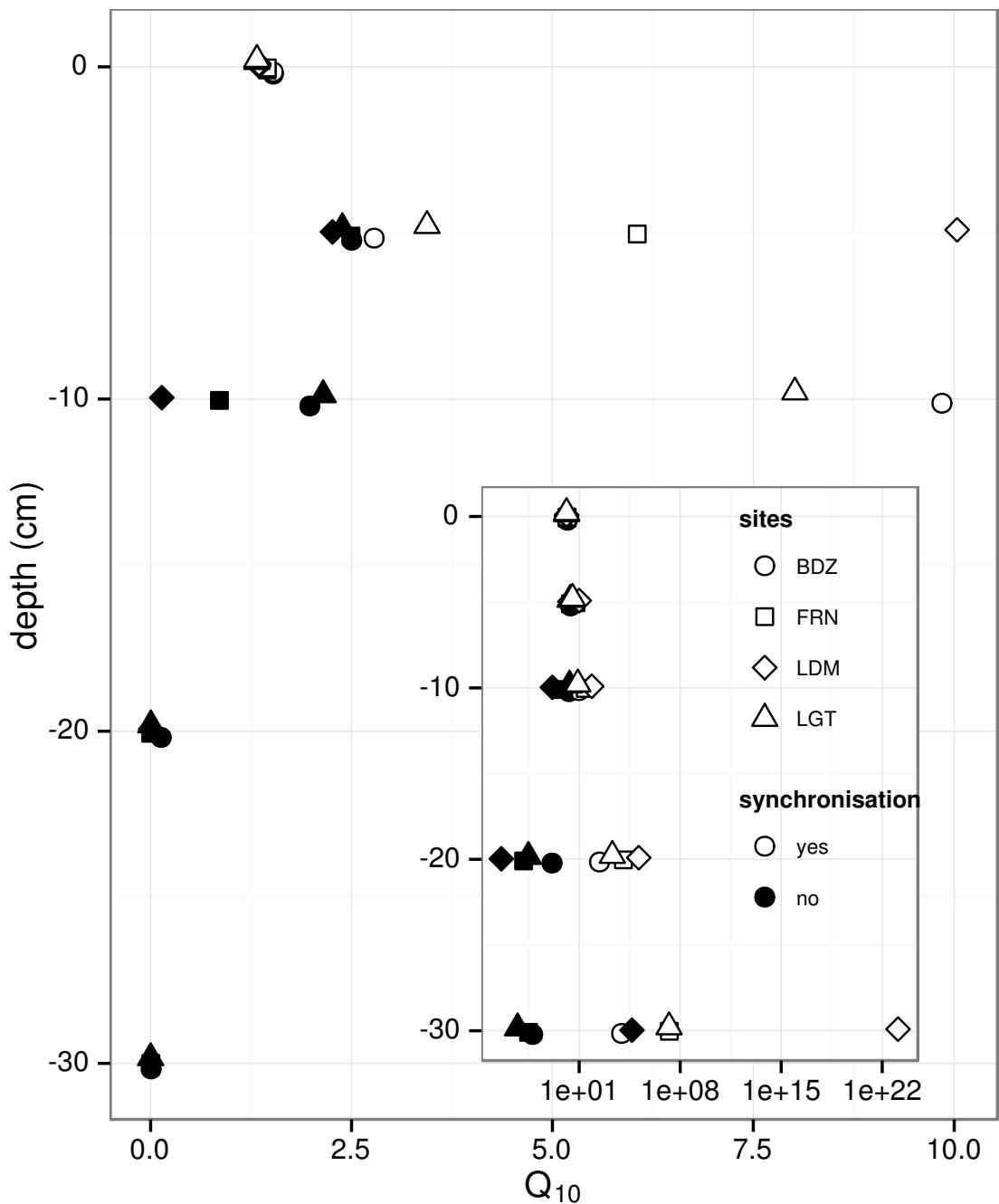


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

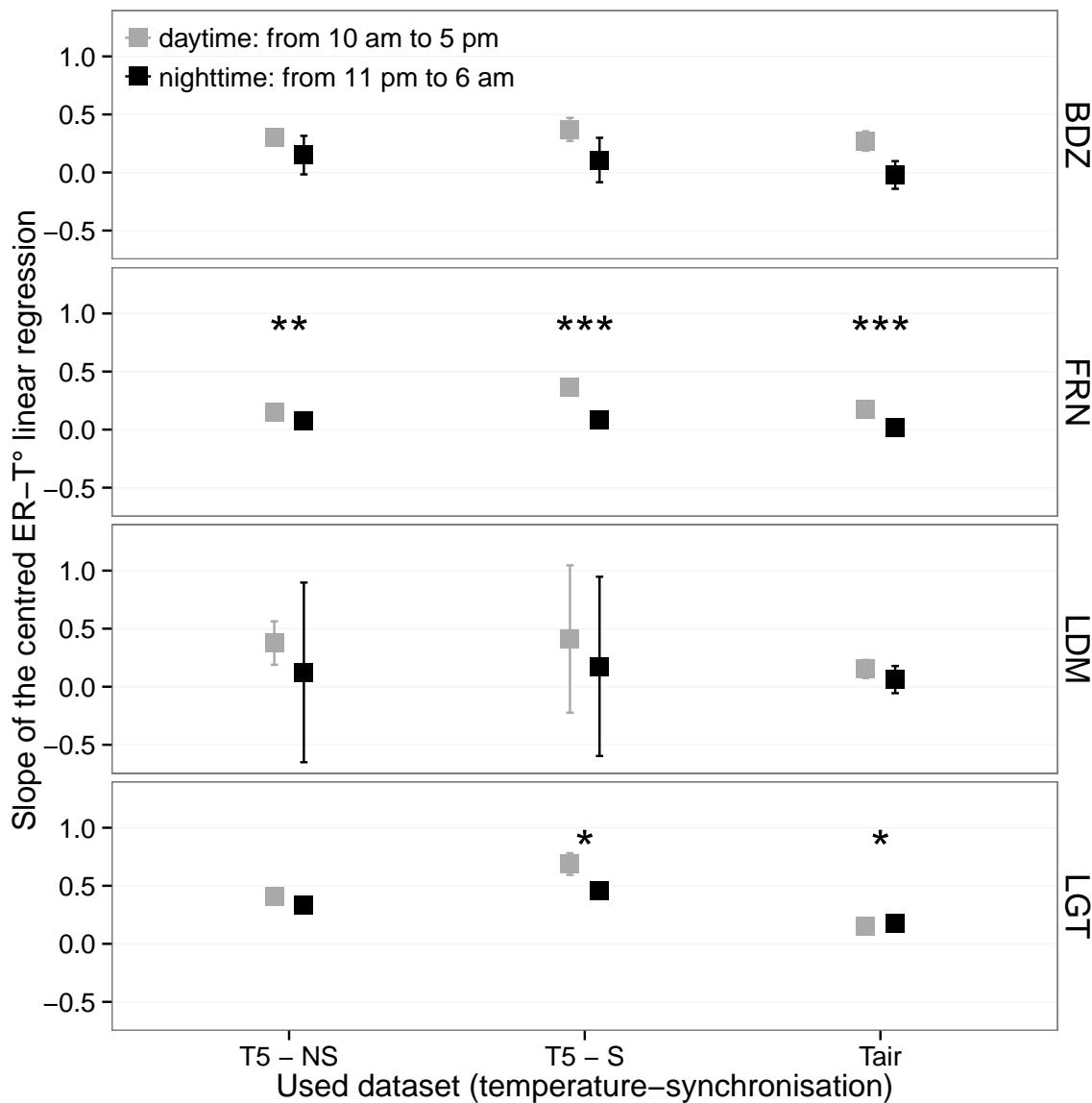


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

5.4. Discussion

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

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

2552 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

2553 5.4 Discussion

2554 5.4.1 ER differences between sites

2555 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2556 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2

2557 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present
2558 study, the models performed poorly in 2 sites, BDZ and LDM. For BDZ, amplitudes of
2559 both ER and temperatures were low (Figure 5.1 – A, E) making the representation of
2560 ER possible only on a short temperature span. With such low ranges of both ER and
2561 temperature, it can be assumed that ER variability was due to the variability between
2562 plots. For LDM, the ER fluxes were measured in plots that were more heterogeneous
2563 than expected, resulting in strong variability (Figure 5.1 – C). This observation is
2564 consistent with the high NRMSE value calculated for this site (39.3 % for BDZ against
2565 26.1 % for LDM) whereas the R^2 values for these two sites were close, 0.19 and 0.32
2566 for BDZ and LDM respectively, using surface air temperature and an exponential
2567 relationship. It is noteworthy that in FRN the NRMSE values were high with respect
2568 to R^2 values. This result can be explained by the fact that the mean ER flux was
2569 low ($1.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and thus had a strong influence on NRMSE as we used mean
2570 normalization. Finally at -20 cm depth, models using non-synchronised data showed,
2571 an increase in R^2 and a decrease in NRMSE which was more or less observable in
2572 the different sites : clearly in FRN, LGT and to a lesser extent in LDM, but barely
2573 perceivable in BDZ. At this depth the temperature and the ER signal phases are
2574 opposed making the non-synchronised models better at representing ER than at -10
2575 or -30 centimetres but with a reverse relationship. The ER fluxes thus show different
2576 behaviours either in their amplitude or in their homogeneity

2577 5.4.2 Time-delay between temperature and ER

2578 Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-
2579 lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relation-
2580 ship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM
2581 had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours
2582 per centimetre, was higher than those found by Pavelka *et al.* (2007) in a forest and
2583 in a grassland ecosystem and by Parkin et Kaspar (2003) on two agricultural soils (0.4
2584 and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil

5.4. Discussion

2585 has a lower thermal diffusivity than mineral soils (Farouki, 1981; Arya, 2001). LDM
2586 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2587 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the
2588 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2589 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2590 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2591 fluxes.

2592 5.4.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensit- 2593 vity to temperature representation

2594 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2595 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2596 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2597 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2598 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2599 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2600 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2601 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-
2602 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2603 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the
2604 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases
2605 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.
2606 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion
2607 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a
2608 phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher
2609 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-
2610 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values
2611 than those using surface air temperature.

2612 **5.4.4 Differences between daytime and nighttime ER measure-**
2613 **ments**

2614 The significant differences observed between daytime and nighttime measurements
2615 corroborate other studies in which these differences were found using chamber tech-
2616 niques (Juszczak *et al.*, 2012; Darenova *et al.*, 2014). The fact that some sites show
2617 significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be
2618 linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature
2619 amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between
2620 plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day
2621 and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the
2622 greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the syn-
2623 chronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the
2624 model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$).

2625 **5.4.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation**

2626 In shallow layers (≤ 10 cm), the Q_{10} values calculated with non-synchronised data
2627 in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 (Raich et Schlesinger,
2628 1992). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship
2629 between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term
2630 evolution. A similar behaviour was found by Pavelka *et al.* (2007) even if this Q_{10}
2631 decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely
2632 an increase in Q_{10} values with depth (Graf *et al.*, 2008). This apparent contradiction
2633 may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of
2634 the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation
2635 also led to meaningless high Q_{10} values because synchronisation can explain a higher
2636 proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude
2637 decreases with depth because of soil dampening.

²⁶³⁸ 5.5 Conclusions

²⁶³⁹ We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different
²⁶⁴⁰ depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every
²⁶⁴¹ centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account
²⁶⁴² these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10
²⁶⁴³ centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between
²⁶⁴⁴ daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist
²⁶⁴⁵ in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature am-
²⁶⁴⁶ plitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical
²⁶⁴⁷ coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations
²⁶⁴⁸ ([Vargas et al., 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it
²⁶⁴⁹ cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties,
²⁶⁵⁰ or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different
²⁶⁵¹ depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small
²⁶⁵² solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be
²⁶⁵³ carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature pro-
²⁶⁵⁴ file and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may
²⁶⁵⁵ be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

²⁶⁵⁶ Acknowledgements

²⁶⁵⁷ The work was funded as part of the Peatland National Observatory Service (Service
²⁶⁵⁸ national d'observation Tourbières, certified by the CNRS/INSU) as the four studied
²⁶⁵⁹ sites are part of this Service. The authors are also indebted to the site managers for
²⁶⁶⁰ permitting access to the studied peatlands. We also acknowledge support from Labex
²⁶⁶¹ VOLTAIRE (ANR-10-LABX-100-01). Finally we would like to thank Elizabeth Rowley-
²⁶⁶² Jolivet for corrections to the manuscript.

2663

2664

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

2665 À l'échelle globale les tourbières couvrent une faible surface, mais elles jouent un
2666 rôle important de part leur fonctionnement comme puits de carbone. Ces écosystèmes
2667 subissent des perturbations anthropiques et climatiques qui rendent incertain le deve-
2668 nir du stock de carbone qu'elles ont accumulées pendant les derniers millénaires. Les
2669 facteurs qui contrôlent les flux de carbones qu'elles échangent avec l'atmosphère sont
2670 globalement connus (température, végétation, hydrologie) mais leurs effets nécessitent
2671 encore d'être compris plus en détails

2672 Dans ce chapitre je vais : (i) synthétiser les résultats acquis dans le cadre de cette
2673 problématique et (ii) proposer des pistes pour de futurs recherches.

2674 Synthèse générale

2675 Le bilan de carbone

2676 L'estimation du bilan de carbone de la tourbière de La Guette montre que l'écosys-
2677 tème fonctionne comme une source de carbone. Sur les deux années de suivi elle a ainsi
2678 perdue $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ malgré un niveau de nappe d'eau proche de la surface
2679 du sol. Ce bilan est déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO₂ qui sont
2680 deux ordres de grandeur au dessus de celles du CH₄ et du COD. Si on schématise ce
2681 bilan on considérant 100 atomes de carbone qui entrent dans la tourbière (PPB) on a :

$$100C_{PPB} \rightarrow 118C_{RE} + 2C_{CH_4} + 1C_{COD} - 21\Delta C \quad (5.8)$$

2682 Soit 118 atomes de carbone émis sous forme de CO₂ respiré, 2 sous forme de CH₄
2683 et 1 sous forme de COD et un déficit de 21 atomes. Pour expliquer ce bilan négatif
2684 trois points sont à considérer.

2685 Le premier concerne les températures moyennes annuelles du site qui sont élevées
2686 par rapport à d'autres tourbières. Ces températures entraînent des flux importants
2687 qui se traduisent avec une importance forte dans le bilan en cas de déséquilibre. En

effet les estimations des flux de CO₂ entre la tourbière de La Guette et l'atmosphère, sont dans la gamme haute des émissions relevées dans la littérature que ce soit pour la RE ($1261 \pm 164 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou la PPB ($1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La tourbière subit des hivers moins longs et froids que celles situées aux plus hautes latitudes, ce qui permet aux flux de rester plus élevés plus longtemps. Il semble donc cohérent que les flux de CO₂ estimés soient plus fort que ceux mesurés dans des tourbières boréales.

Le second point est lié au premier : la tourbière de La Guette est située en plaine. Elle ne profite pas des été plus frais et humides et des hivers plus froids d'un climat montagnard et ses flux de RE restent important même la nuit et l'hiver. On peut ainsi comparer le premier jour des mesures haute fréquence entre les sites de Frasne et de La Guette (cf chapitre 5, Figure 5.1). Malgré des températures en journée plus élevées sur le site de Frasne, la RE mesurée est plus faible que ce soit la nuit ou le jour.

Le troisième point est la présence d'une végétation vasculaire herbacée, ubiquiste, adaptée aux milieux inondés pouvant maintenir une activité photosynthétique et de respiration autotrophe même dans des conditions de niveau de nappe d'eau élevé. Les estimations des flux de CO₂ se rapprochent de celles estimées dans les tourbières utilisées comme prairies permanentes, sans toutefois les atteindre. Cette comparaison a du sens car la tourbière de La Guette, est fortement envahie par une herbacée (*Molinia caerulea*) largement dominante. Ceci semble également cohérent car ces écosystèmes ont généralement une végétation herbacée majoritaire, mais un niveau de nappe d'eau plus bas favorisant des flux plus important, notamment pour la respiration.

Le bilan est donc déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO₂ mais les flux de CH₄ estimés sont également importants ($17 \pm 5 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et plutôt dans la tranche supérieure des valeurs relevées dans la littérature, ce qui est cohérent avec le niveau de nappe d'eau proche de la surface du sol relevé sur le site pendant les deux années de mesure. Enfin les flux de COD sont plutôt faibles par rapport aux données relevées dans la littérature. Ce flux est contraint principalement, sur les deux années de mesures, par la quantité d'eau qui quitte l'écosystème supérieure en 2014 par rapport à 2013.

2717 Les bilans estimés pour les années 2013 et 2014 différent : la tourbière de La
2718 Guette est une source plus importante en 2013 ($-301 \pm 47 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qu'en 2014
2719 ($-138 \pm 20 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Les valeurs de la RE sont proches pendant les deux années
2720 et cette différences semble davantage être causée par une hausse de la PPB de 957 ± 182
2721 à $1184 \pm 225 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ entre 2013 et 2014. Ce constat est à mettre en parallèle avec
2722 l'histoire de la tourbière qui sort de plusieurs années de bilan hydrique négatif et d'as-
2723 séchement important. Le niveau de la nappe d'eau était élevé dès de début des mesures,
2724 cependant il est possible que les capacités de développement et de photosynthèse de la
2725 végétation soient encore amoindrie en 2013. (**Corroboreé par mesure par groupe**)

2726 Variabilité spatiale des flux

2727 Ces travaux ont également montré la forte variabilité spatiale des flux de CO₂
2728 sur la tourbière de La Guette. Sur les 13 ha de la tourbière, la variabilité spatiale des
2729 flux de CO₂ s'étend sur une gamme aussi importante que celle visible à l'échelle de
2730 l'hémisphère nord entre différents sites (Figure 3.31–A et B). Les estimations de bilan
2731 dépassent même la gamme les valeurs relevées dans la littérature (Figure 3.31–C).
2732 Ces résultats soulignent l'importance de la variabilité spatiale et de la nécessité de la
2733 considérer lors du développement de protocoles de suivi des flux de GES. Concernant
2734 le CH₄, le nombre limité de points de mesure ne permet pas de faire le même type de
2735 comparaison.

2736 Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone sont
2737 celles où les herbacées sont dominantes. Il est possible que le potentiel de photosynthèse
2738 de l'écosystème, et plus particulièrement celui des sphaignes ne soit pas à son maximum
2739 après les années sèches qui ont précédé les mesures.

2740 Effet de l'hydrologie sur les flux de GES

2741 Même si les faibles variations du niveau de la nappe d'eau mesurée sur la tourbière de
2742 La Guette pendant les deux années de mesure n'ont pas permis de les relier directement
2743 aux émissions de GES, l'hydrologie joue un rôle important.

2744 D'abord l'importance de flux de CH₄, dont l'estimation est plutôt dans la tranche
2745 supérieure des valeurs relevées dans la littérature, est probablement liée au niveau de
2746 la nappe d'eau. Ce dernier en étant proche de la surface du sol empêche l'oxydation
2747 du CH₄. Le fait d'avoir des flux plus faible en 2013, année où le niveau de nappe
2748 a légèrement baissé en été, qu'en 2014 va dans ce sens. Suite aux expérimentations
2749 sur mésocosmes, il semble d'ailleurs qu'à niveau de nappe d'eau élevé, la proportion
2750 aérobiose/anaérobiose de la colonne de sol ne soit plus le processus prépondérant de contrôle
2751 des émissions de CH₄.

2752 Ensuite malgré un niveau moyen de la nappe d'eau plus élevé en 2014 qu'en 2013,
2753 l'estimation de la quantité d'eau sortant de la tourbière est également supérieure en
2754 2014. Cette inconsistance apparente s'explique probablement par l'histoire de la tour-
2755 bière pendant les années précédents les mesures. En 2011 et 2012 la tourbière a subit
2756 un étiage important et s'est vidée d'une part importante de son eau (Figure 2.5). En
2757 2013 une partie importante de l'eau arrivant dans la tourbière a donc servie à la «
2758 remplir ». Cet effet est beaucoup moins apparent en 2014, du fait que la tourbière s'est
2759 remplie en 2013. Ces variations dans la décharge en eau de la tourbières sont la source
2760 des différences d'estimation du COD entre 2013 et 2014.

2761 Enfin, même si aucune tendance directe n'est visible avec les flux de CO₂, le ni-
2762 veau de la nappe d'eau particulièrement élevé pendant les deux années de mesure a
2763 probablement eu un rôle. Notamment il a pu limiter les flux de RE en minimisant la
2764 proportion aérobiose de la colonne de tourbe. Cependant, les flux observés sont impor-
2765 tant. *Molinia caerulea* et *Eriophorum Augustifolium* possèdent un aérenchyme, cette
2766 adaptation aux milieux inondés leur permet de maintenir des échanges gazeux entre
2767 leurs racines à l'atmosphère. Son effet est davantage visible sur les expérimentations
2768 sur mésocosmes, où un niveau de la nappe d'eau plus bas entraîne une augmentation
2769 des émissions de la RE.

2770 Les modèles

2771 Intérêt de l'évaluation

2772 Que ce soit pour la PPB ou la RE, la prise en compte de la végétation améliore
2773 la calibration des modèles. Pour la PPB l'intégration de la végétation n'améliore pas
2774 l'évaluation du modèle. Ceci indique que, si d'autres suivis du même type sont effectués
2775 sur le site, la prise en compte de la végétation devra être revue. De plus, l'intégration
2776 de la végétation dans l'estimation des flux de PPB a un effet important sur le bilan
2777 final de l'écosystème. À l'inverse pour la RE l'intégration de la végétation, qui améliore
2778 également l'évaluation, change de manière marginale, mais significative (l'AIC dimi-
2779 nue) l'estimation du flux de carbone. Son utilisation pour estimer les flux de RE dans
2780 d'autres contextes sur la tourbière de La Guette semble pertinent. Enfin l'estimation
2781 du CH₄, dont l'évaluation montre une erreur importante, doit être limité à l'estima-
2782 tion d'un ordre de grandeur des flux émis lors de ce suivi en particulier. Ces résultats
2783 montrent l'intérêt de l'évaluation des modèles utilisés pour pouvoir préciser leur limites
2784 d'utilisation mais également les limites dans les interprétations.

2785 La prise en compte de la végétation reste une difficulté importante, l'observation
2786 répétée nécessitant des mesures non destructives, souvent imprécises ou très coûteuses
2787 en temps.

2788 Modélisation saisonnière et mesures horaires

2789 Les estimations des flux de la tourbière de La Guette par les modèles du chapitre 3
2790 ont été calculées à l'heure. Elles ont donc pu être comparées aux données acquises sur le
2791 même site lors d'autres expérimentations, notamment grâce à l'utilisation de méthodes
2792 de mesures identiques sur l'ensemble de ces travaux. Ainsi si l'on compare la RE estimée
2793 à l'aide des modèles RE-1 et RE-3 (chapitre 3) aux données acquises à haute fréquence
2794 (chapitre 5) on observe un écart important entre les valeurs mesurées et celles estimées
2795 par les modèles (Figure 5.6). Pour expliquer cet écart on peut considérer les deux points
2796 suivants :

2797 Premier point, on compare des modèles qui prennent en compte la variabilité spa-
 2798 tiale du site (une partie au moins, à travers les vingt points qui on servi à les calibrer)
 2799 à des mesures réalisées sur quatre embases dans une zone restreinte de la tourbière (20
 2800 x 20 m). Ces quatre points ayant une représentativité spatiale limitée et ont été choisi
 2801 pour leur similarités. Cet écart peut donc être en partie le reflet de la variabilité spatiale
 2802 des flux dans la tourbière. Cet argument est soutenu par les mesures de RE réalisées le
 2803 24 et le 25 juillet 2013, soit 5 jours avant les mesures haute fréquence et dont la gamme
 2804 de valeur est comprise entre $4,8$ et $18,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et sont représentés par le fond gris
 2805 sur la figure 5.6. Les estimations des modèles RE-1 et RE-3 restent majoritairement
 2806 dans cette gamme de valeurs. Par ailleurs, la placette p04 (Figure 3.1) la plus proche
 2807 des mesures haute fréquences, est dans la gamme basse des flux que ce soit pour la
 2808 campagne du 24-25 juillet : troisième flux le plus faible mesuré ($6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou
 2809 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
 2810 à la moyenne de l'ensemble des placettes valant $3,77 \pm 2,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2811 Second point, le modèle est calibré à partir de moyennes des flux par campagne
 2812 de mesure (Figure 3.8-A et B). Ces moyennes sont comprises entre $0,69 \pm 0,27$ et
 2813 $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Par conséquent les estimations des modèles, (spécialement
 2814 RE-1), en dehors de cette gamme sont du domaine de l'extrapolation et donc à consi-
 2815 dérer avec précaution.

2816 Ces deux points considérés, il semble que les estimations des modèles RE-1 et RE-3,
 2817 malgré les écarts que l'on peut observées, restent cohérentes avec les mesures effectuées
 2818 aux différentes échelles. Le modèle RE-3 reste davantage encore que le modèle RE-1
 2819 dans la gamme de valeur attribuable en grande partie, à la variabilité spatiale. Cette
 2820 comparaison montre également l'importance de la variabilité spatiale des flux dans les
 2821 tourbières et la difficulté qu'il peut y avoir à la prendre en compte de façon satisfaisante.

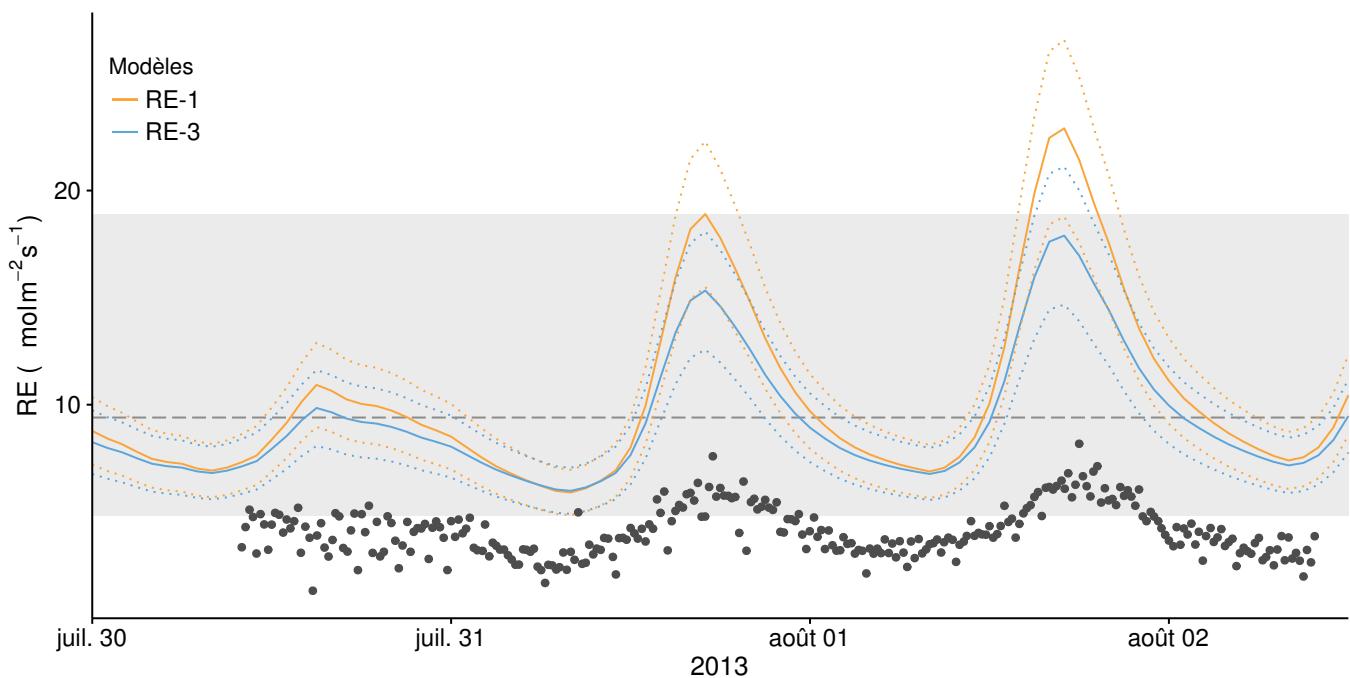


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par les modèles RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond 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.

²⁸²² Perspectives

²⁸²³ Sur les données acquises pendant ce travail, un certain nombre de points mérite-
²⁸²⁴ raient d'être approfondi. Ainsi il serait intéressant d'explorer le détail des relations flux
²⁸²⁵ de GES/facteurs contrôlant pour chaque placette. Ceci permettrait d'estimer si la va-
²⁸²⁶ riabilité spatiale observée est plutôt liée à une différence de sensibilité avec des facteurs
²⁸²⁷ contrôlant identiques, ou si elle est plutôt liée à une différence dans la prépondérance
²⁸²⁸ des facteurs contrôlant. Certaines placettes plus sensibles à la baisse du niveau de la
²⁸²⁹ nappe d'eau en 2013 gagneraient peut être à l'inclusion du niveau de nappe dans leurs
²⁸³⁰ estimations.

²⁸³¹ Continuer de suivre les flux de GES et d'estimer le bilan de carbone de l'écosys-
²⁸³² tème à plus long terme semble également indispensable afin de comprendre comment
²⁸³³ fonctionne le système vis-à-vis de processus dont l'amplitude temporelle est plus im-
²⁸³⁴ portante. Par exemple la variation inter-annuelle des températures, des précipitations,

2835 du niveau de la nappe ou les variations des communautés végétales. Ce suivi sera pro-
2836 bablement fait dans le cadre du SNO Tourbière et de l'installation prochaine d'une tour
2837 Eddy Covariance permettant de mesurer les flux à plus haute fréquence et de façon
2838 continue. Idéalement le suivi spatial avec les chambres et de mesure par Eddy Cova-
2839 riance permettrait de comparer ces deux méthodes et leurs estimations respectives.

2840 En ce qui concerne l'hydrologie, la suite du projet CARBIODIV devrait permettre
2841 d'estimer l'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette sur les
2842 flux de GES et la végétation.

2843 En partenariat avec le LSCE les données acquises pendant ces travaux pourront être
2844 valorisées en servant à la calibration de modèles à des échelles globales. Des données
2845 on d'ors et déjà été envoyée à Chloé Largeron qui développe un code "tourbière" dans
2846 le modèle ORCHIDEE.

2847 Modèles : PCARS (frolking2002), MWM (Wu2013), TOPMODEL (Stocker2014)

2848

2849



BIBLIOGRAPHIE

- 2850 AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
 2851 trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
 2852 *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- 2853 AKAIKE, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *Autom. Control*
 2854 *IEEE Trans. On*, 19(6):716–723.
- 2855 ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
 2856 CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
 2857 *chemistry*, 44(2):163–186.
- 2858 ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
 2859 NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
 2860 for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- 2861 ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
 2862 for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
 2863 *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- 2864 ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
 2865 CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
 2866 (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
 2867 *Sci.*, 37(1):117.
- 2868 ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
 2869 *Geophysics Series*. Academic Press.
- 2870 AURELA, M., LAURILA, T. et TUOVINEN, J.-P. (2004). The timing of snow melt
 2871 controls the annual CO₂ balance in a subarctic fen. *Geophys. Res. Lett.*, 31(16):
 2872 L16119.
- 2873 AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITTIILA,
 2874 E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
 2875 in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- 2876 BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
 2877 Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
 2878 thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.

- 2879 BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil
2880 Sci.*, 47(2):151–163.
- 2881 BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELELLI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
2882 RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,
2883 CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUYSSAERT, S., MARGO-
2884 LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
2885 C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
2886 take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- 2887 BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
2888 on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
2889 91.
- 2890 BEYER, C. et HÖPER, H. (2015). Greenhouse gas exchange of rewetted bog peat extrac-
2891 tion sites and a Sphagnum cultivation site in northwest Germany. *Biogeosciences*,
2892 12(7):2101–2117.
- 2893 BEYER, C., LIEBERSBACH, H. et HÖPER, H. (2015). Multiyear greenhouse gas flux
2894 measurements on a temperate fen soil used for cropland or grassland. *J. Plant Nutr.
2895 Soil Sci.*, pages n/a–n/a.
- 2896 BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2013). A water-table dependent
2897 reservoir model to investigate the effect of drought and vascular plant invasion on
2898 peatland hydrology. *Journal of Hydrology*, 499:132–139.
- 2899 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2900 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2901 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2902 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2903 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2904 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2905 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2906 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2907 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2908 BRAGAZZA, L., SIFFI, C., IACUMIN, P. et GERDOL, R. (2007). Mass loss and nutrient
2909 release during litter decay in peatland : the role of microbial adaptability to litter
2910 chemistry. *Soil Biol. Biochem.*, 39(1):257–267.
- 2911 BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydroche-
2912 mical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- 2913 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2914 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2915 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2916 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2917 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2918 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.

- 2919 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
 2920 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
 2921 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2922 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
 2923 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
 2924 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
 2925 9(4):455–470.
- 2926 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
 2927 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2928 BURNHAM, K. P. et ANDERSON, D. R. (2002). *Model selection and multimodel infe-*
 2929 *rence : a practical information-theoretic approach*. Springer.
- 2930 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
 2931 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
 2932 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell*
 2933 *Environ.*, 33(3):394–407.
- 2934 CARROLL, P. et CRILL, P. (1997). Carbon balance of a temperate poor fen. *Glob.*
 2935 *Biogeochem. Cycles*, 11(3):349–356.
- 2936 CHANTON, J. P. (2005). The effect of gas transport on the isotope signature of methane
 2937 in wetlands. *Org. Geochem.*, 36(5):753–768.
- 2938 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
 2939 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
 2940 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
 2941 WARTH, R., MATSON, P., MC GUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
 2942 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
 2943 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
 2944 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2945 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
 2946 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
 2947 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
 2948 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.
- 2949 CHIMNER, R. A. et EWEL, K. C. (2005). A tropical freshwater wetland : II. Production,
 2950 decomposition, and peat formation. *Wetl. Ecol. Manag.*, 13(6):671–684.
- 2951 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
 2952 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
 2953 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
 2954 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
 2955 pages 847–940.
- 2956 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. J. et TURNER, J. (2013).
 2957 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change. In STOCKER,
 2958 T. F., QIN, D., PLATTNER, G.-K., TIGNOR, M. M. B., ALLEN, S. K., BO-
 2959 SCHUNG, J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, V. et MIDGLEY, P. M., éditeurs : *Climate*

- 2960 *Change 2013 : The physical science basis. Contribution of Working Group I to the*
2961 *fifth Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 1217–
2962 1308. Cambridge University Press, Cambridge.
- 2963 CHRISTENSEN, T. R., PANIKOV, N., MASTEPANOV, M., JOABSSON, A., STEWART,
2964 A., ÖQUIST, M., SOMMERKORN, M., REYNAUD, S. et SVENSSON, B. (2003). Biotic
2965 controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands – a closed environment study.
2966 *Biogeochemistry*, 64(3):337–354.
- 2967 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
2968 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
2969 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
2970 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2972 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
2973 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2974 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
2975 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
2976 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2977 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
2978 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2979 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
2980 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2981 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
2982 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
2983 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2984 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (2014). Diurnal deviations in the rela-
2985 tionship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*, 123:263–269.
- 2986 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
2987 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2988 DINSMORE, K. J., BILLETT, M. F., SKIBA, U. M., REES, R. M., DREWER, J. et
2989 HELFTER, C. (2010). Role of the aquatic pathway in the carbon and greenhouse gas
2990 budgets of a peatland catchment. *Glob. Change Biol.*, 16(10):2750–2762.
- 2991 DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect
2992 of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*,
2993 318(1-2):229–242.
- 2994 ELSGAARD, L., GÖRRES, C.-M., HOFFMANN, C. C., BLICHER-MATHIESEN, G.,
2995 SCHELDE, K. et PETERSEN, S. O. (2012). Net ecosystem exchange of CO₂ and
2996 carbon balance for eight temperate organic soils under agricultural management.
2997 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 162:52–67.
- 2998 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
2999 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.

- 3000 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
3001 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- 3002 FAROUIKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
3003 Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- 3004 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
3005 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 3006 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
3007 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 3008 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
3009 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
3010 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 3011 GARCIA, J.-L., PATEL, B. K. et OLLIVIER, B. (2000). Taxonomic, phylogenetic, and
3012 ecological diversity of methanogenic Archaea. *Anaerobe*, 6(4):205–226.
- 3013 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
3014 *Sols et Environnement*, (2e édn), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
3015 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 3016 GLASER, P. H. et CHANTON, J. P. (2009). Methane accumulation and release from deep
3017 peat : measurements, conceptual models, and biogeochemical significance. *Carbon
3018 Cycl. North. Peatl.*, pages 145–158.
- 3019 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
3020 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
3021 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 3022 GOGO, S., LAGGOUN-DÉFARGE, F., MERZOUKI, F., MOUNIER, S., GUIRIMAND-
3023 DUFOUR, A., JOZJA, N., HUGUET, A., DELARUE, F. et DÉFARGE, C. (2015). In
3024 situ and laboratory non-additive litter mixture effect on C dynamics of Sphagnum
3025 rubellum and Molinia caerulea litters. *J. Soils Sediments*, pages 1–15.
- 3026 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
3027 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 3028 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
3029 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
3030 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 3031 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
3032 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
3033 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 3034 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
3035 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
3036 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.

- 3037 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
3038 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOULLAUD, B. et
3039 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
3040 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
3041 *nology*, 22(7):1–17.
- 3042 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
3043 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 3044 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
3045 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
3046 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 3047 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
3048 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- 3049 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
3050 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- 3051 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
3052 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 3053 HUC, A. (1980). Origin and formation of organic matter in recent sediments and its
3054 relation to kerogen. In *Kerogen : Insoluble Organic Matter from Sedimentary Rocks*,
3055 pages 445–476. Editions TECHNIP.
- 3056 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
3057 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
3058 1(11):763–766.
- 3059 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
3060 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
3061 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
3062 4(5):803–816.
- 3063 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
3064 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &*
3065 *Evolution*, 14(10):385–388.
- 3066 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
3067 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 3068 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., von BLOH,
3069 W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
3070 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
3071 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER,
3072 A., SEGSCHEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
3073 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
3074 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
3075 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.

- 3076 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
3077 mire conservation group.
- 3078 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
3079 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
3080 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 3081 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
3082 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
3083 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 3084 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
3085 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL,
3086 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓT-
3087 TIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN,
3088 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
3089 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et
3090 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
3091 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- 3092 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (2005). A conceptual model of volume-change controls
3093 on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 3094 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
3095 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohy-
3096 drology*, 7(2):771–782.
- 3097 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
3098 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
3099 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 3100 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
3101 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 3102 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
3103 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 3104 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
3105 19(4):409–421.
- 3106 LAI, D. Y. F., ROULET, N. T. et MOORE, T. R. (2014). The spatial and temporal
3107 relationships between CO₂ and CH₄ exchange in a temperate ombrotrophic bog.
3108 *Atmospheric Environment*, 89:249–259.
- 3109 LAIHO, R. (2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
3110 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
3111 2011–2024.
- 3112 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
3113 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
3114 820, pages 37–51.

- 3115 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
3116 Jyskä.
- 3117 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
3118 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 3119 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
3120 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
3121 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeos-
3122 ciences*, 5(2):1475–1491.
- 3123 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
3124 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
3125 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 3126 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
3127 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.
3128 Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 3129 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
3130 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
3131 317.
- 3132 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
3133 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
3134 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis
3135 and Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 3136 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
3137 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
3138 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 3139 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
3140 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
3141 Press, Burlington.
- 3142 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 4 - Processes of {CO₂transport} from soil
3143 to the atmosphere. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the
3144 Environment*, pages 61 – 76. Academic Press, Burlington.
- 3145 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
3146 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
3147 Burlington.
- 3148 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006d). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
3149 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
3150 – 185. Academic Press, Burlington.
- 3151 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
3152 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
3153 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.

- 3154 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
 3155 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
 3156 SENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
 3157 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
 3158 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 3159 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
 3160 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
 3161 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 3162 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
 3163 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 3164 MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth
 3165 and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- 3166 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
 3167 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
 3168 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 3169 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (2015). Carbon dioxide
 3170 flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming and
 3171 water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–1111.
- 3172 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classifica-*
 3173 *tion system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 3174 NILSSON, M., MIKKELÄ, C., SUNDH, I., GRANBERG, G., SVENSSON, B. H. et RAN-
 3175 NEBY, B. (2001). Methane emission from Swedish mires : National and regional
 3176 budgets and dependence on mire vegetation. *J. Geophys. Res.*, 106(D18):20847–
 3177 20860.
- 3178 NILSSON, M., SAGERFORS, J., BUFFAM, I., LAUDON, H., ERIKSSON, T., GRELLE, A.,
 3179 KLEMEDTSSON, L., WESLIEN, P. et LINDROTH, A. (2008). Contemporary carbon
 3180 accumulation in a boreal oligotrophic minerogenic mire – a significant sink after
 3181 accounting for all C-fluxes. *Glob. Change Biol.*, 14(10):2317–2332.
- 3182 NORDSTROEM, C., SOEGAARD, H., CHRISTENSEN, T. R., FRIBORG, T. et HANSEN,
 3183 B. U. (2001). Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen
 3184 ecosystem in NE-Greenland. *Theor Appl Climatol*, 70(1-4):149–166.
- 3185 OLEFELDT, D., ROULET, N. T., BERGERON, O., CRILL, P., BÄCKSTRAND, K. et
 3186 CHRISTENSEN, T. R. (2012). Net carbon accumulation of a high-latitude perma-
 3187 frost palsu mire similar to permafrost-free peatlands : CARBON BALANCE OF A
 3188 SUBARCTIC PEATLAND. *Geophys. Res. Lett.*, 39(3):n/a–n/a.
- 3189 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
 3190 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 3191 PALES, J. C. et KEELING, C. D. (1965). The concentration of atmospheric carbon
 3192 dioxide in Hawaii. *J. Geophys. Res.*, 70(24):6053–6076.

- 3193 PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et
3194 STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- 3195
- 3196 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
3197 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 3198 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
3199 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
3200 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 3201 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
3202 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
3203 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
3204 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 3205 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
3206 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Riviere watershed,
3207 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 3208 PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644).
3209 In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia
3210 Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- 3211 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
3212 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
3213 527.
- 3214 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
3215 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 3216 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
3217 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 3218
- 3219 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
3220 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
3221 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON,
3222 J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
3223 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.
- 3224
- 3225
- 3226
- 3227 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
3228 S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSENS, I., YUSTE,
3229 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG,
3230 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.
- 3231
- 3232

- 3233 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
3234 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- 3235 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
3236 *et collines*. Forêt privée française.
- 3237 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
3238 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
3239 *qu'amendée en 1982 et 1987.*
- 3240 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
3241 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 3242 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
3243 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 3244 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
3245 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
3246 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
3247 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 3248 ROULET, N. T., LAFLEUR, P. M., RICHARD, P. J. H., MOORE, T. R., HUMPHREYS,
3249 E. R. et BUBIER, J. (2007). Contemporary carbon balance and late Holocene carbon
3250 accumulation in a northern peatland. *Global Change Biology*, 13(2):397–411.
- 3251 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Adaptations to the peatland habitat. In *The biology*
3252 *of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 3253 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
3254 pages 85–107. Oxford University Press.
- 3255 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Productivity and peat accumulation. In *The biology*
3256 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 3257 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013d). Sphagnum - the builder of boreal peatlands. In
3258 *The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- 3259 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
3260 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 3261 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (1987). Biospheric CO₂ emissions during the
3262 past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*, 39B(1–
3263 2):140–154.
- 3264 SIGG, L., BEHRA, P. et STUMM, W. (2014). Cycles biogéochimiques des éléments
3265 dans les milieux aquatiques. In *Chimie des milieux aquatiques-5e édition : Cours et*
3266 *exercices corrigés*, pages 411–470. Dunod, Paris.
- 3267 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
3268 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
3269 23(2):126–131.

- 3270 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
3271 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43(4):449–528.
- 3272 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
3273 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
3274 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
3275 303(5656):353–356.
- 3276 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
3277 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
3278 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 3279 STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G. K., TIGNOR, M., ALLEN, S. K., BOSCHUNG,
3280 J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, B. et MIDGLEY, B. M. (2013). *IPCC, 2013 : climate
3281 change 2013 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth
3282 assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge
3283 University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 3284 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change.* IPS, International Peat Society,
3285 Jyväskylä, Finland.
- 3286 STRACK, M. et PRICE, J. S. (2009). Moisture controls on carbon dioxide dynamics of
3287 peat-Sphagnum monoliths. *Ecohydrology*, 2(1):34–41.
- 3288 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
3289 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
3290 9(2):278–287.
- 3291 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
3292 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 3293 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
3294 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 3295 SYED, K. H., FLANAGAN, L. B., CARLSON, P. J., GLENN, A. J. et VAN GAALEN, K. E.
3296 (2006). Environmental control of net ecosystem CO₂ exchange in a treed, moderately
3297 rich fen in northern Alberta. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1–4):97–114.
- 3298 TARNOCAI, C., CANADELL, J. G., SCHUUR, E. a. G., KUHRY, P., MAZHITOVA, G. et
3299 ZIMOV, S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost
3300 region. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 23(2):n/a–n/a.
- 3301 TAYLOR, K., ROWLAND, A. P. et JONES, H. E. (2001). Molinia caerulea (L.) Moench.
3302 *J. Ecol.*, 89(1):126–144.
- 3303 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
3304 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
3305 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 3306 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
3307 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
3308 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1–3):409–422.

- 3309 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
3310 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
3311 118(1-3):371–387.
- 3312 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
3313 DEN, J. W. et MC GUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
3314 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
3315 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 3316 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
3317 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
3318 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 3319 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
3320 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
3321 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 3322 VAN BREEMEN, N. (1995). How Sphagnum bogs down other plants. *Trends Ecol.
3323 Evol.*, 10(7):270–275.
- 3324 VANSELOW-ALGAN, M., SCHMIDT, S. R., GREVEN, M., FIENCKE, C., KUTZBACH, L.
3325 et PFEIFFER, E.-M. (2015). High methane emissions dominated annual greenhouse
3326 gas balances 30 years after bog rewetting. *Biogeosciences*, 12(14):4361–4371.
- 3327 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
3328 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
3329 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
3330 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 3331 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-
3332 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
3333 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 3334 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
3335 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
3336 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 3337 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
3338 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 3339 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
3340 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 3341 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
3342 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
3343 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.
- 3344 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
3345 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
3346 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
3347 120.

- 3348 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
3349 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
3350 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 3351 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
3352 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
3353 94.
- 3354 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
3355 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
3356 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 3357 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
3358 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 3359 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
3360 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
3361 44(5):907–920.
- 3362 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
3363 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
3364 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
3365 ries Washington, DC.
- 3366 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
3367 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 3368 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (2015).
3369 Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland in the
3370 Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

INDEX

3371	A	
3372	atterrissement	11
3373	C	
3374	carbone	
3375	stock	12
3376	changements globaux	2, 14
3377	E	
3378	échange net de l'écosystème	
3379	contrôle	21
3380	P	
3381	paludification	11
3382	photosynthèse	17
3383	production primaire brute	
3384	contrôle	21
3385	R	
3386	respiration	18
3387	de l'écosystème	18
3388	contrôle	20
3389	du sol	18
3390	S	
3391	services écologiques	3
3392	T	
3393	tourbières	8–16
3394	distribution	11
3395	formation	11
3396	surface	10
3397	utilisation	14
3398	turbification	10
3399	Z	
3400	zone humide	8

3401

3402



ANNEXES

³⁴⁰³ A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

³⁴⁰⁴ B protocole végétation

³⁴⁰⁵ Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
³⁴⁰⁶ place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
³⁴⁰⁷ pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
³⁴⁰⁸ place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
³⁴⁰⁹ mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

³⁴¹⁰ La strate arbustive

³⁴¹¹ Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
³⁴¹² mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
³⁴¹³ jusqu'au sommet de l'individu.

³⁴¹⁴ La strate herbacée

³⁴¹⁵ Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
³⁴¹⁶ les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
³⁴¹⁷ les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
³⁴¹⁸ permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
³⁴¹⁹ ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

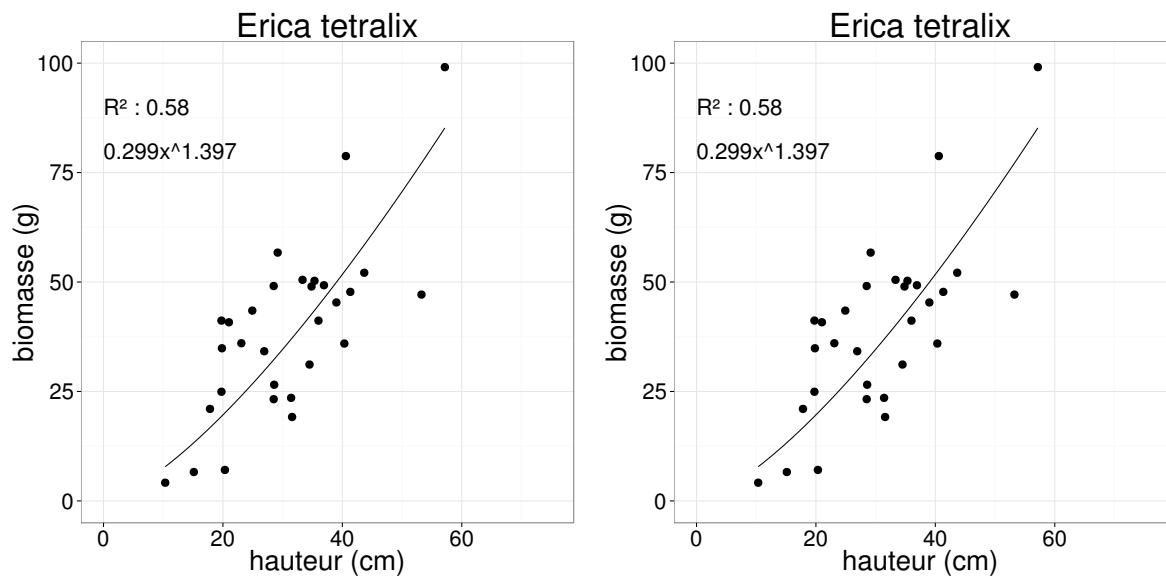


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

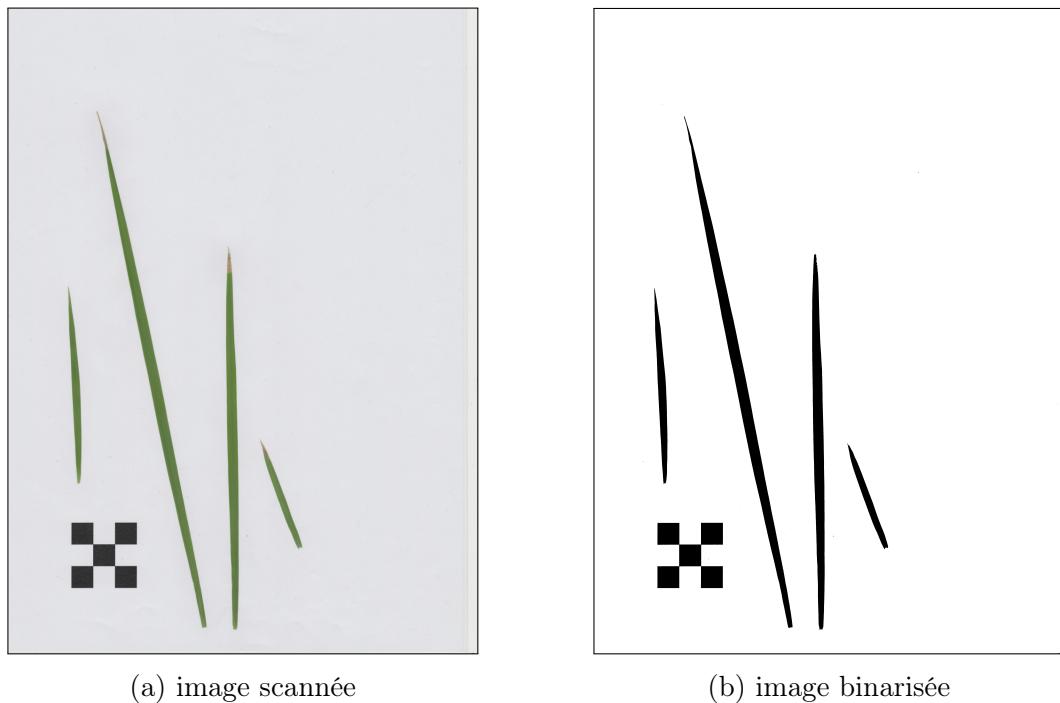


FIGURE 9 – Scanne des feuilles

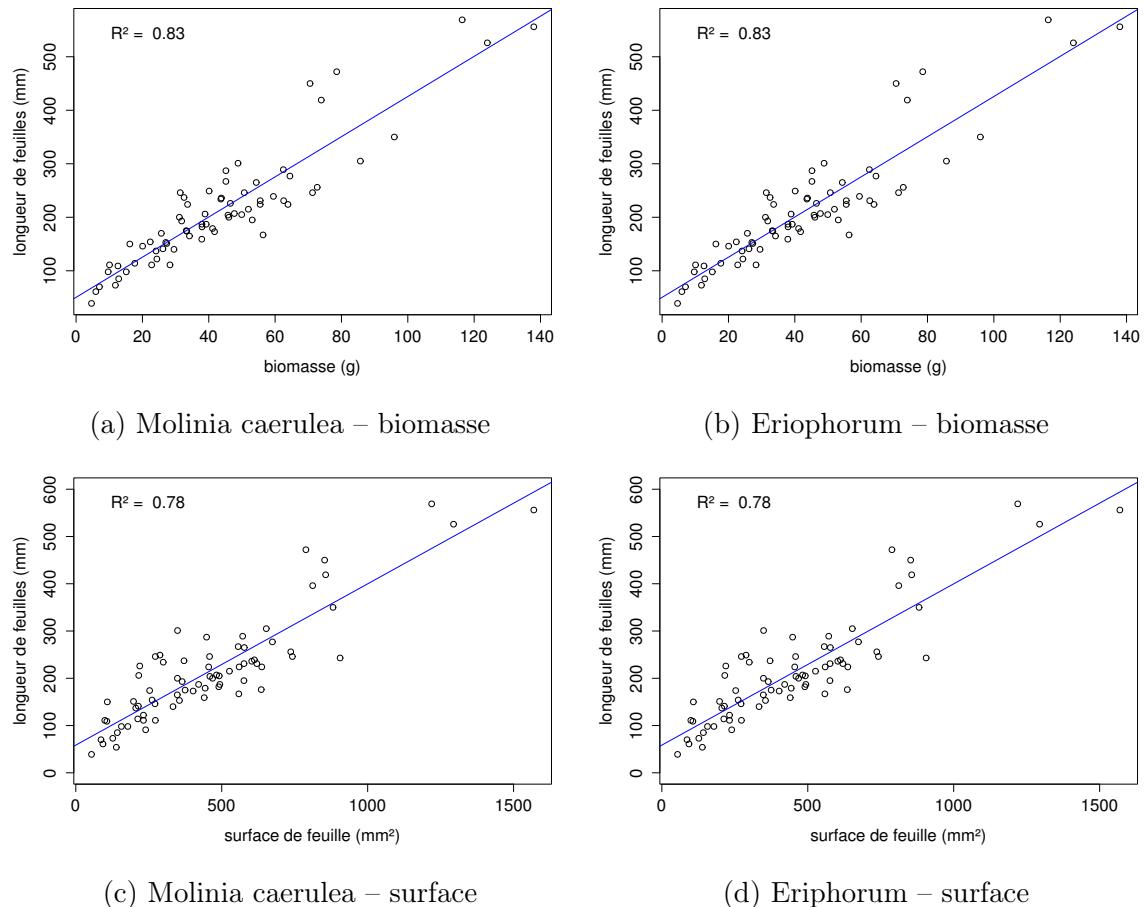


FIGURE 10 – Calibration de la biomasse herbacées pour *Molinia Caerulea* (a), pour *Eriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *Molinia Caerulea* (c), pour *Eriophorum* (d) en fonction de la hauteur

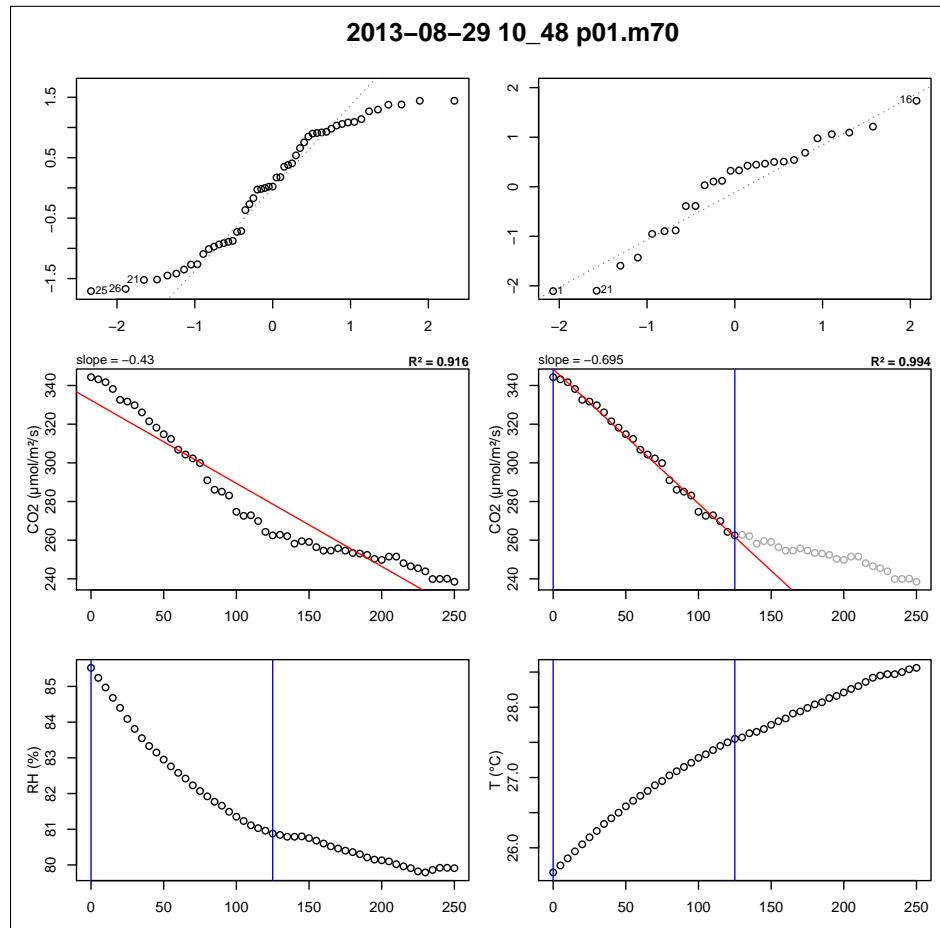


FIGURE 11 – Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO₂

C package m70r

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

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

³⁴³¹ D Résultats des ACP

³⁴³² Les données de CH₄ étant moins nombreuses que les données de CO₂, deux ACP
³⁴³³ ont été effectuées, l'une sans les données de CH₄ et l'autre avec, afin de maximiser le
³⁴³⁴ nombre d'observation utilisés.

³⁴³⁵ D.1 ACP des flux de CO₂ et des facteurs contrôlants (sans ³⁴³⁶ CH₄)

³⁴³⁷ D.2 ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH₄)

³⁴³⁸ E Le projet CARBIODIV

³⁴³⁹ Ce projet vise à restaurer l'hydrologie de la tourbière de La Guette et de suivre les
³⁴⁴⁰ effets de cette restauration sur les flux de carbone et la biodiversité. Ce projet implique
³⁴⁴¹ donc des laboratoires scientifiques (ISTO, LPC2E) une cellule de recherche et déve-
³⁴⁴² loppement de l'Université d'Orléans (CETRAHE), des associations (SNE, CERCOPE,
³⁴⁴³ LIN'Eco), et une entreprise (Environnement41).

³⁴⁴⁴ Carte Nécessaire.

³⁴⁴⁵ F Calibrations flux de GES et facteurs contrô- ³⁴⁴⁶ lant

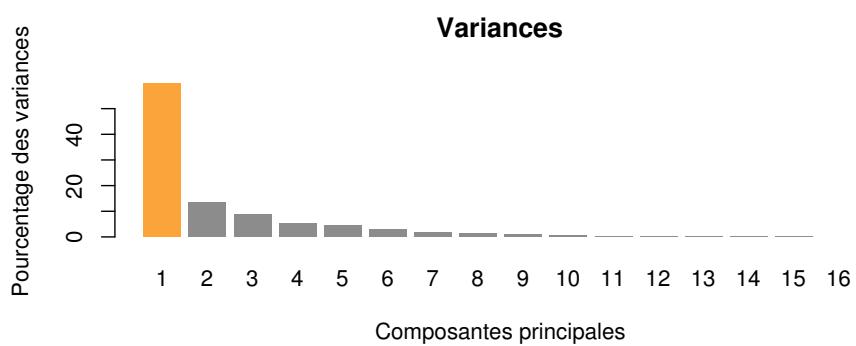
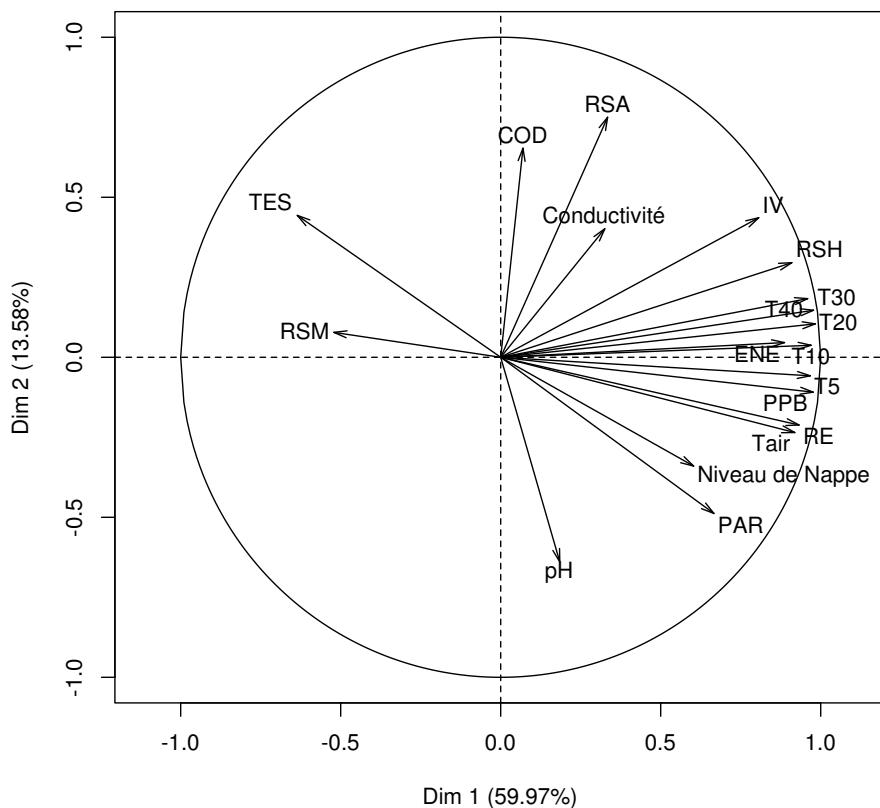


FIGURE 12 – Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliquée par dimension (en bas)

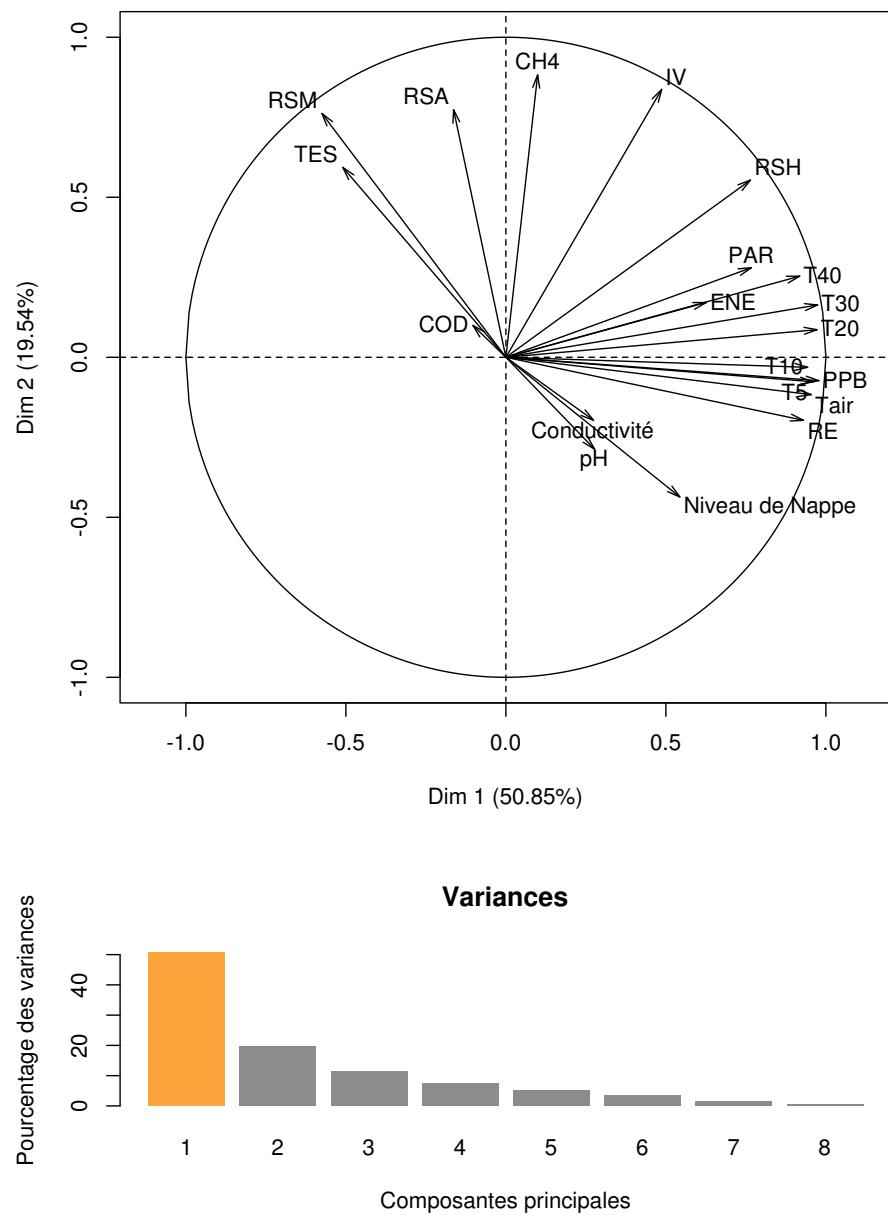


FIGURE 13 – Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)

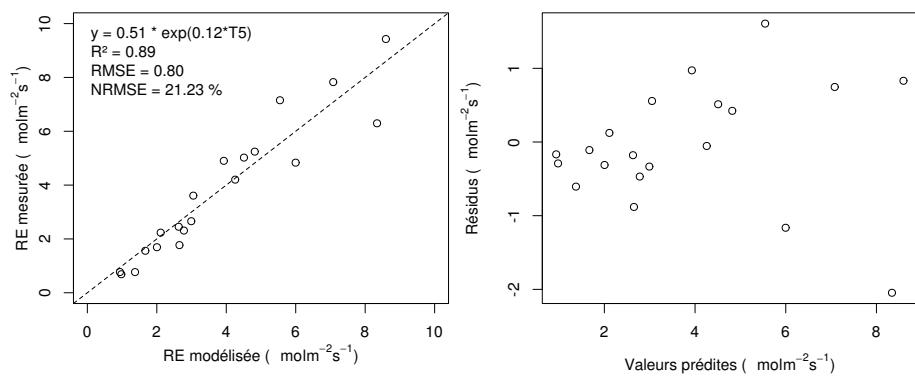


FIGURE 14 – Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à droite la distribution des résidus.

³⁴⁴⁷ G Cartes des flux par placettes

³⁴⁴⁸ G.1 PPB

³⁴⁴⁹ La calibration des placettes p05, p13 et p15 n'a pas convergée.

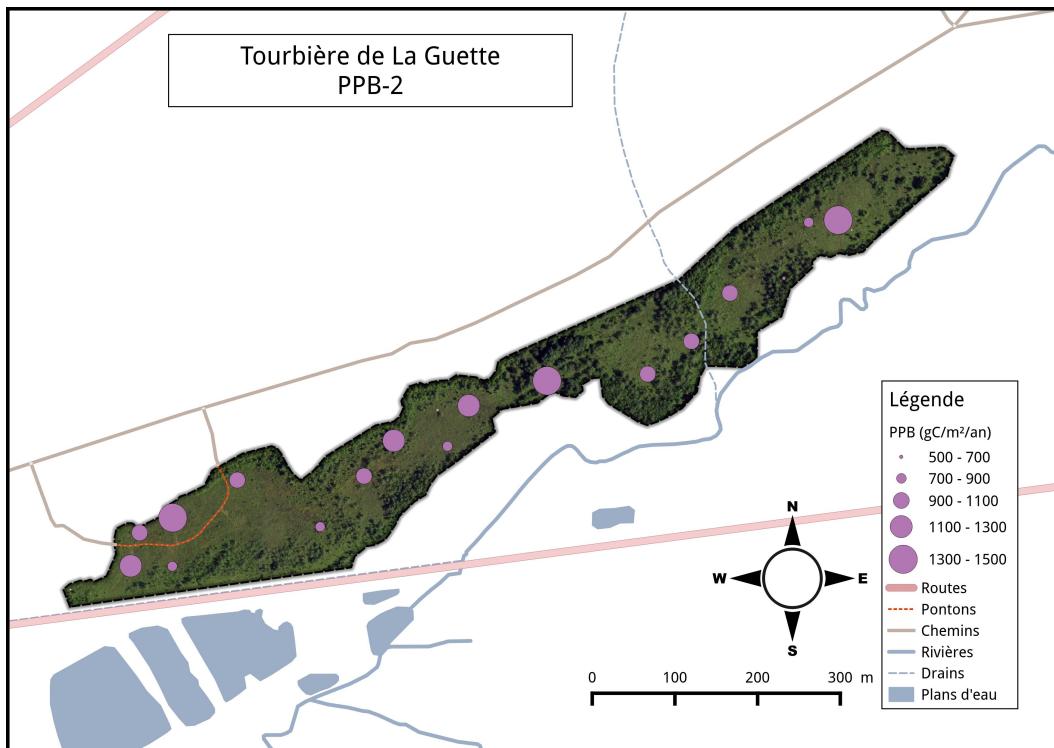


FIGURE 15 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle PPB-2

3450 G.2 RE

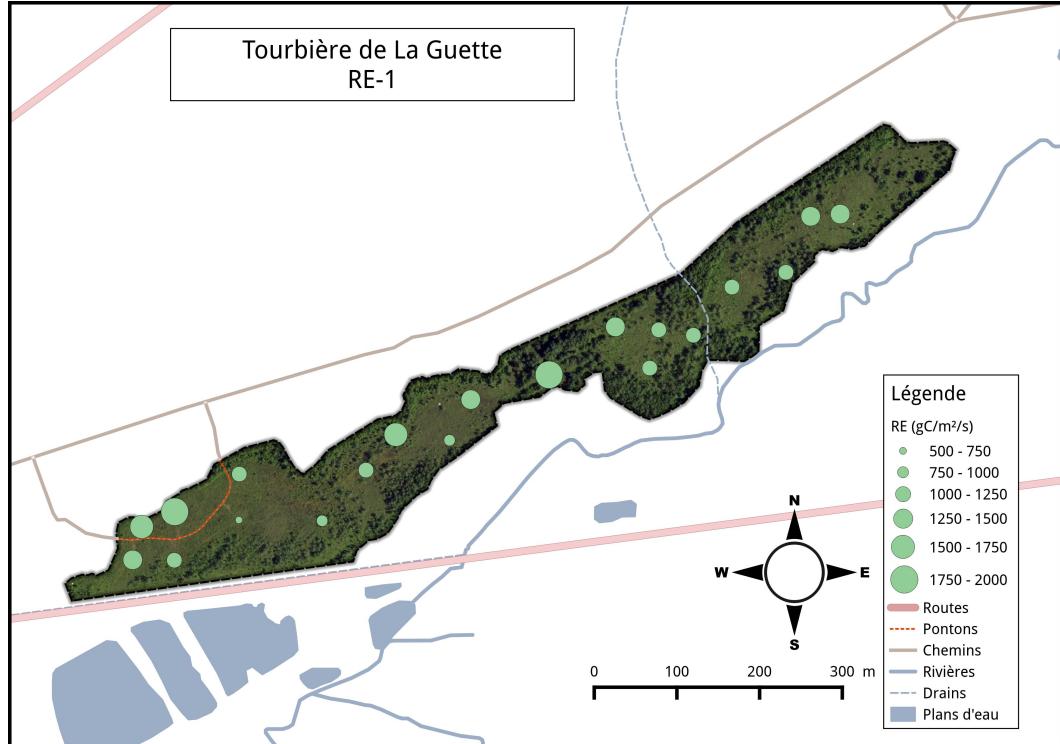


FIGURE 16 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-1

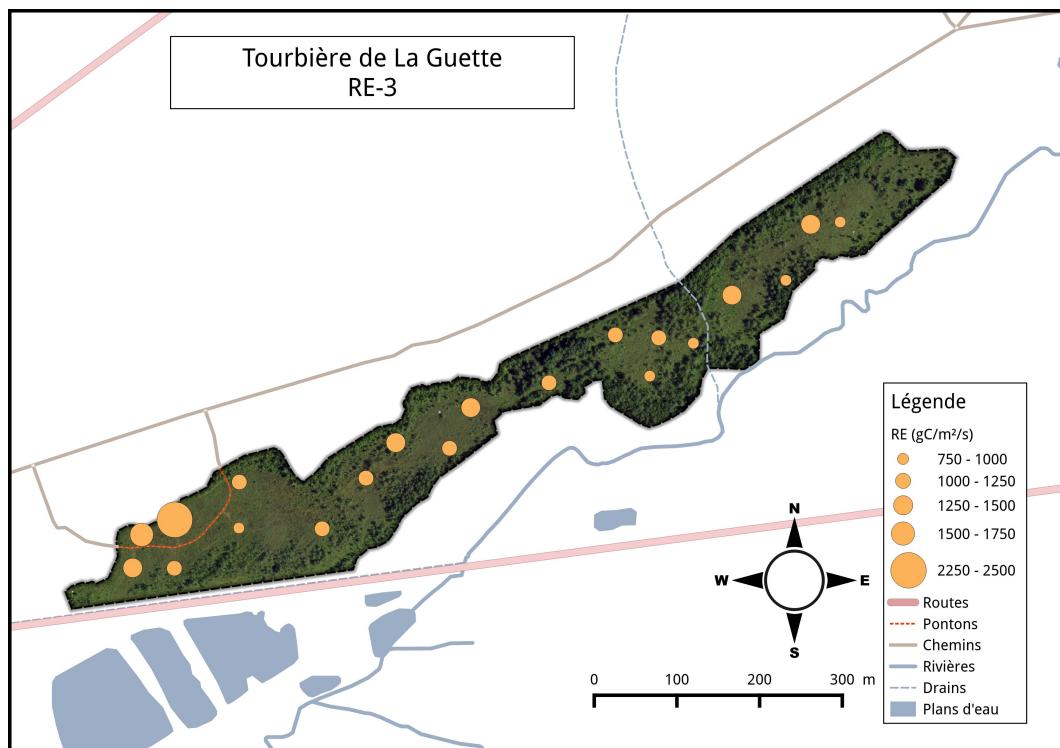


FIGURE 17 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à partir du modèle RE-3

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

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

3451 H Tableau modélisation par groupe de végétation
 3452

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

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

I Tableau de données bibliographiques

Tableau 5 – Références et données utilisés. La colonne « Année » se réfère aux années de mesure, les flux (ENE, RE, PPB, CH₄, COD, BCNE) sont exprimés en gC m⁻² an⁻¹. La colonne « Classif. » décrit le type de tourbière (Haut-marais : bog ou Bas-marais : fen). La colonne « Manag. » décrit une éventuelle utilisation du site. Les colonnes « TMA » et « PMA » correspondent respectivement aux températures moyennes annuelles et aux précipitations moyennes annuelles. Les latitudes et longitudes (colonne « Lat/Lon ») sont exprimés en degrés décimaux

Année	ENE	RE	PPB	CH ₄	COD	BCNE	Flux considérés	Classif.	Manag.	TMA	PMA	Lat/Lon	Référence
1993	97,3	53,9	151,2	6,05	43,8	34,2	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	5,2	1953	54,69 ; -2,38	Worrall et al., 2009
1994	120,7	52,1	172,8	6,05	22,9	61,1							
1995	133,2	54,8	188	6,05	26,3	75,8							
1996	129,9	49,4	179,3	6,05	19,6	83,2							
1997	126,7	54,8	181,5	6,05	24,9	66							
1998	111,2	53	164,2	6,05	66,1	9,8							
1999	123,3	53,9	177,2	6,05	12,1	83,2							
2000	125,1	52,1	177,2	6,05	39,1	58,7							
2001	125,8	55,7	181,5	6,05	86,3	17,1							
2002	115,3	57,5	172,8	6,05	56,6	26,9							
2003	118,4	56,6	175	6,05	24,9	80,7							
2004	123,8	51,2	175	6,05	67,4	24,5							
2005	131,7	58,4	190,1	6,05	31,7	75,8							
1999	60,5			2,9	11,5	44,7	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,0	943	45,4 ; -75,48	Roulet et al., 2007
2000	34,6			4,3	13	17,3							
2001	2			2,9	11,5	-14,4							
2002	20,2			2,9	17,3	-0,3							
2003	14,4			3,2	17,3	-5,8							
2004	112,4			3,5	18,7	89,4							
2004	55			9	20,4	27	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	1,2	523	64,1 ; 19,33	Nilsson et al., 2008
2005	48			14	15,1	20							
2004	137,5	241,5	379	1,5		134	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,6	1417	47,2 ; 6,79	Bortoluzzi et al., 2006
2005	155,5	286,5	442	1,6		152,5							
2010	-244,1			6,6		-250,7	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	5,2	996	48,0 ; -69,43	Strack et Zuback, 2013
2003	66,8			3,8	13,5	49,6	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	10,6	2500	51,6 ; -9,55	Koehler et al., 2011
2004	67,2			3,6	13,1	50,5					2500		
2005	84			4,7	13,9	65,6					2500		
2006	12,5			4,6	16,5	-8,6					2952		
2007	13,5			4,2	11,9	-2,8					2235		
2008	42,7			3,6	15,0	24,1					2500		
2007	136			0,29	17,34	101	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	grazing	10	1155	55,8 ; -3,24	Dinsmore et al., 2010
2008	93,5			0,35	30,75	38,2							
2001	70	500	570	5	5	60	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural	6,0	943	45,4 ; -75,48	Moore et al., 2002
1992	10,3	153,4	163,7	4,1	4,2	2	CO ₂ , CH ₄ , COD	bog	natural			63,7 ; 20,10	Waddington et Roulet, 2000
1993	3	196,5	199,5	3,9	6,7	-7,6							
2004	51,3					-31,9	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	3,3	713	61,8 ; 24,20	Aurela et al., 2007
2005	59,7					-40,3							
1994	-145					-145	CO ₂ , CH ₄ , COD	fen	natural	8,2	1071	43,2 ; -71,06	Carroll et Crill, 1997
2010	75,8	759,5	835,3	0,05		75,8	CO ₂ , CH ₄	bog	natural	8,6	795	53,0 ; 7,32	Beyer et Höper, 2015
2010	201,7	856,3	1058	16,2		185,5							
2010	113,6	420,3	533,9	22,4		91,2							
2011	-9,2	997,3	988,1	0,11		-9,3							
2011	-29,7	1052,2	1022,5	20,2		-49,9							
2011	76,2	584,5	660,7	24,2		52							
2008	-142	2180				-142	CO ₂ , CH ₄	fen	grassland	8,9	695	52,3 ; 8,20	Beyer et al., 2015
2009	-565	2125				-565							
2010	-293	2010				-293							
2011	-245	2439				-245							
2011	-84		17		-102	CO ₂ , CH ₄	bog	natural	9,6	821	53,7 ; -9,8	Vanselow-Algan et al., 2015	
2011	-16		27		-44				9,6	821	53,7 ; -9,8		

2011	-67		40	-395			9,6	821	53,7 ; -9,8		
2009	-390	2894	2512	-390	CO ₂	fen	grassland	9,6	913	55,9 ; 8,43	
2009	-450	2539	2102	-450	CO ₂	fen	grassland	9,0	579	56,4 ; 10,40	
2009	-690	2839	2157	-690	CO ₂	bog	grassland	8,6	702	57,2 ; 9,83	
2004	144			144	CO ₂	fen	natural	2,1	504	55,0 ; -112,47	
1997	20			20	CO ₂	fen	naturel	-9,2	214	74,5 ; -20,57	
2008	61,98			3,56	55,77	CO ₂	fen	natural	-0,2	321	68,4 ; 19,05
2009	38,42			2,76	33,01				-0,4	281	Olefeldt <i>et al.</i> , 2012
2009	-404,1	858,2	454,1	-101,2	CO ₂	fen	natural	-4,28	738	54,1 ; 72,50	Trudeau <i>et al.</i> , 2014
2010	-272,4	755,6	483,2	-71,3	CO ₂						
2001	58	261	319	58	CO ₂	fen	natural	1,8	888	64,2 ; 19,55	Peichl <i>et al.</i> , 2014
2002	60	443	503	60				2,9	533		
2003	47	402	449	47				2,3	584		
2004	59	298	358	59				0,9	650		
2005	58	322	380	58				3,1	659		
2006	18	265	283	18				2,8	661		
2007	48	254	302	48				2,8	586		
2008	105	351	456	105				2,0	751		
2009	41	174	215	41				0,4	702		
2010	66	137	203	66				3,5	639		
2011	79	261	340	79				1,9	707		
2012	57	172	229	57				2,3	630		
1997	4			4	CO ₂	fen	natural	-1	470	69,1 ; 27,28	Aurela <i>et al.</i> , 2004
1998	21			21							
1999	8			8							
2000	6			6							
2001	37			37							
2002	53			53							
2008	-668	3518	2359	-668	CO ₂	fen	grassland	9,5	913	55,9 ; 8,4	Görres <i>et al.</i> , 2014
2008	-736	2836	2100	-736		fen	grassland	9,1	579	56,4 ; 10,4	
2008	-614	2727	2114	-614		bog	grassland	8,8	702	57,1 ; 9,8	

[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 Domitiani gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immodice scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepert 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 Domitiani gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immodice scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepert scripta, qui conpertis Antiochiae gestis per minorem Armeniam lapsus Constantinopolim petit.

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

