

# **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

<b>Table des matières</b>	ii
<b>Liste des figures</b>	iv
<b>Liste des tableaux</b>	v
<b>Remerciements</b>	vii
<b>Introduction</b>	1
<b>1 Synthèse Bibliographique</b>	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 Biodiversité dans les tourbières . . . . .	10
1.1.3 La formation des tourbières . . . . .	10
1.1.4 Les tourbières puits de carbone . . . . .	11
1.1.5 Les tourbières et les changements globaux . . . . .	12
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants . . . . .	14
1.2.1 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières . . . . .	14
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux . . . . .	16
1.2.3 Bilans de carbone . . . . .	20
<b>2 Sites d'études et méthodologies employées</b>	23
2.1 Présentation du site d'étude . . . . .	24
2.2 Mesures de flux . . . . .	28
2.2.1 Présentation des méthodologies possibles . . . . .	28
2.2.2 Les mesures de CO <sub>2</sub> . . . . .	29
2.2.3 Les mesures de CH <sub>4</sub> . . . . .	31
2.3 Facteurs contrôlants . . . . .	32
2.3.1 acquisitions automatisées . . . . .	32
2.3.2 Protocole d'estimation de la végétation . . . . .	33
<b>3 Bilan de C de la tourbière de La Guette</b>	37
3.1 Introduction . . . . .	38
3.2 Procédure expérimentale et analytique . . . . .	38
3.2.1 Méthodes de mesure . . . . .	38
3.2.2 Modélisation du bilan de C . . . . .	40
3.3 Résultats . . . . .	42
3.3.1 Évolution générale des flux et facteurs contrôlants sur la tourbière de La Guette . . . . .	42
3.3.2 Sélection des modèles . . . . .	47

3.3.3	Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème . . . . .	53
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan . . . . .	55
3.4	Discussion . . . . .	55
3.4.1	Représentativité du modèle à l'échelle de l'écosystème . . . . .	55
3.4.2	Sensibilité et limitations du bilan . . . . .	56
3.4.3	Représentativité locale du modèle . . . . .	56
<b>4</b>	<b>Effets de l'hydrologie sur les flux de CO<sub>2</sub> et CH<sub>4</sub></b>	<b>57</b>
4.1	Manipulation du niveau de l'eau en mésocosmes . . . . .	58
4.2	Introduction . . . . .	58
4.2.1	Procédure expérimentale . . . . .	58
4.2.2	Résultats . . . . .	58
4.2.3	Discussion . . . . .	62
<b>5</b>	<b>Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)</b>	<b>63</b>
5.1	Introduction . . . . .	65
5.2	Procédure expérimentale et analytique . . . . .	65
5.2.1	Synchronisation des données . . . . .	65
5.2.2	Différence entre mesures de jour et mesures de nuit . . . . .	65
5.2.3	Caractérisation physico-chimique . . . . .	65
5.3	Résultats . . . . .	65
5.3.1	Température de l'air et variabilité de RE . . . . .	65
5.3.2	Synchronisation RE et température du sol . . . . .	65
5.3.3	Équations utilisées . . . . .	65
5.3.4	Relation entre RE et la température . . . . .	65
5.3.5	Évolution du Q <sub>10</sub> . . . . .	65
5.3.6	Différence entre mesures de jour et de nuit . . . . .	65
5.3.7	Caractérisation de la tourbe . . . . .	65
5.4	Discussion . . . . .	65
5.4.1	Différence de RE entre les différents sites . . . . .	65
5.4.2	Temps de latence entre température et RE . . . . .	65
5.4.3	La synchronisation entre RE et la température améliore la représentation de la sensibilité de RE à la température . . . . .	65
5.4.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit . . . . .	65
5.4.5	La sensibilité du Q <sub>10</sub> à la profondeur de la température et à la synchronisation . . . . .	65
<b>Conclusions et perspectives</b>		<b>67</b>
5.5	Bilan du bilan (de C) ? . . . . .	68
5.6	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précèdent le BdC . . . . .	68
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures . . . . .	68
<b>Références bibliographiques</b>		<b>71</b>
<b>Index</b>		<b>72</b>

# Liste des figures

1.1	Global distribution of peatlands . . . . .	9
1.2	Changement de température et de précipitation moyenne à l'horizon 2100 pour 2 scénarios du GIEC (RCP2.6 et RCP 8.5) . . . . .	13
2.1	Site d'études SNO . . . . .	24
2.2	Carte de la tourbière de La Guette . . . . .	25
2.3	Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	26
2.4	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014 . . . . .	27
2.5	Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014 . .	27
2.6	Mesures de CO <sub>2</sub> . . . . .	30
2.7	SPIRIT . . . . .	31
2.8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur . . . . .	33
2.9	Scanne des feuilles . . . . .	34
2.10	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 . . . . .	35
3.1	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	42
3.2	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015 . . . . .	43
3.3	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	43
3.4	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	44
3.5	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . .	44
3.6	Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015. . . . .	45
3.7	Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015) . . . . .	47
3.8	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant .	48
3.9	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1 . . . . .	49
3.10	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.2 . . . . .	50
3.11	RE modèles avec Tair . . . . .	52
3.12	RE modèles avec Tair . . . . .	52
3.13	CH4 modèle H . . . . .	53
3.14	Flux de CO <sub>2</sub> interpolé à partir des équations 3.2 et 3.3 pour la GPP et de l'équation 3.4 pour RE. . . . .	54
4.1	Carte mésocosmes Zi . . . . .	58

4.2	Schéma d'un mésocosme . . . . .	58
4.3	Évolution du niveau de la nappe dans les mésocosmes Zi . . . . .	59
4.4	Évolution de la teneur en eau du sol dans les mésocosmes Zi . . . . .	59
4.5	Évolution de la température de l'air dans les mésocosmes Zi . . . . .	59
4.6	Évolution du méthane dans les mésocosmes Zi . . . . .	60
4.7	Évolution de la RE dans les mésocosmes Zi . . . . .	60
4.8	Évolution de la NEE dans les mésocosmes Zi . . . . .	60
4.9	Évolution du niveau de la nappe dans les mésocosmes Tianshi . . . . .	61
4.10	Évolution de la NEE dans les mésocosmes Tianshi . . . . .	61
4.11	Évolution de la RE dans les mésocosmes Tianshi . . . . .	61

# Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements . . . . .	11
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après joosten1999 in joosten2002 . . . . .	12
1.3	Vitesse apparente d'accumulation du carbon à long terme en $\text{gC m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	20
3.1	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles. . . . .	54
3.2	Bilan en gCm2an1 . . . . .	55
3.3	Sensibilité relative (en %) du bilan de CO <sub>2</sub> (ENE) en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles. . . . .	56



# Remerciements



# Introduction

---

# <sup>1</sup> Contexte général

<sup>2</sup> En 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise  
<sup>3</sup> pour la première fois, un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration  
<sup>4</sup> de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère sur l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence  
<sup>5</sup> importante de ses mesures lui permirent de voir pour la première fois les variations  
<sup>6</sup> journalière et saisonnière des concentrations en CO<sub>2</sub> atmosphérique, mais également à  
<sup>7</sup> plus long terme leur tendance haussière ([Harris, 2010](#)). Le CO<sub>2</sub> est un gaz à effet de serre  
<sup>8</sup> (GES) et son accumulation dans l'atmosphère... **force ? comparaison ? explication**  
<sup>9</sup> **effet de serre ?** Ce constat a probablement joué un rôle considérable dans la prise de  
<sup>10</sup> conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude du  
<sup>11</sup> changement climatique et plus largement des changements globaux. Car si à l'époque  
<sup>12</sup> les concentration en CO<sub>2</sub> était inférieure à 320 ppm (partie par millions) elles ont  
<sup>13</sup> dépassées, au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm selon un communiqué  
<sup>14</sup> de l'Organisation Météorologique Mondiale. Les concentrations pré-industrielles (avant  
<sup>15</sup> 1800) sont quand à elles généralement estimée à 280 ppm ([Siegenthaler and Oeschger,](#)  
<sup>16</sup> [1987](#)).

<sup>17</sup> Aujourd'hui, que ce soit pour le comprendre, le caractériser ou bien le prédire,  
<sup>18</sup> de nombreux **Combien ? cf fact sheet IPCC** scientifiques dans un grand nombre  
<sup>19</sup> de disciplines, travaillent directement ou indirectement sur les changements globaux.  
<sup>20</sup> Ils sont nombreux également à collaborer au sein du Groupe d'experts Intergouver-  
<sup>21</sup> nemental sur l'Évolution du Climat (GIEC), qui rassemble, évalue et synthétise les  
<sup>22</sup> connaissances internationales liée au sujet.

<sup>23</sup> De manière générale, parmi les flux de C mesurés entre la biosphère et l'atmosphère,  
<sup>24</sup> la respiration et la photosynthèse sont les plus important, 98 et 123 PgC/yr pour le flux  
<sup>25</sup> de respiration globale (+ les feux) et la photosynthèse respectivement ([Bond-Lamberty](#)  
<sup>26</sup> [and Thomson, 2010; Beer et al., 2010](#)). Pour comparaison les flux liés à la production  
<sup>27</sup> de ciment et aux ressources fossiles (charbon, pétrole et gaz) représentent 7.8 PgC/yr

28 (Ciais et al., 2014).

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

31 **schéma ?**

32 Zones humides tourbières

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

36 Pourquoi étudier les tourbières aujourd'hui ?

37 L'étude des tourbières se poursuit car, en plus de rendre de nombreux services éco-  
38 logiques (épuration du sol, régulation des flux hydriques, biodiversité), elles constituent  
39 un stock de carbone relativement important au regard de la surface qu'elle occupent.  
40 Ainsi il est généralement admis que les tourbières contiennent un quart à un tiers  
41 du carbone présent Chiffres (**surfaces...**) dans l'ensemble des terres émergées tandis  
42 qu'elle ne constituent que 3 % des surfaces continentales (**Réf needed**). Ce ratio rela-  
43 tivement important, correspond à un stock d'environ 455 Gt (Gorham, 1991; Turunen  
44 et al., 2002) est à mettre perspective avec les autres stock du cycle du carbone. On  
45 observe que ce stock est du même ordre de grandeur que celui de la végétation

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

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

51 Transition modèles

52 En octobre 2013 le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat  
53 (GIEC) a publié le rapport du groupe de travail I qui travaille sur les aspects scientifique  
54 physique du système et du changement climatique. S'il note que les connaissances ont  
55 avancées, il note également que de nombreux processus ayant trait à la décomposition  
56 du carbone sont toujours absents des modèles notamment en ce qui concerne le carbone

---

57 des zones humides boréales et tropicales et des tourbières. (Réf needed)

## 58 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

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

67 Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de trois volets  
68 **volet... t'as pas mieux ? Branche ? -\_-**" principaux : Dans un premier temps,  
69 l'**observation** régulière des flux de gaz ( $\text{CO}_2$  et  $\text{CH}_4$ ) ainsi que d'un certain nombre de  
70 paramètres environnementaux servant à la caractérisation des variabilités spatiales et  
71 temporelles, ainsi qu'à l'étude des facteurs contrôlant. Certains facteurs contrôlant qui  
72 sont, dans un second temps, étudiés plus spécifiquement à travers un volet **expérimenta-**  
73 **tion**. Ce dernier doit permettre une meilleure compréhension de processus clé avec  
74 notamment l'impact de l'hydrologie. Enfin un troisième volet axé sur la **modélisation**,  
75 avec le développement d'un modèle le plus mécaniste possible.

76 Cette thèse est structurée de la façon suivante : Le chapitre 1 est une synthèse  
77 bibliographique, un état de l'art des connaissances liées au sujet. Les chapitres 2 et  
78 3 rassemblent les travaux du volet observation, ils concernent respectivement le suivi  
79 XX et le suivi YY Les chapitres 4 et 5 développent la partie expérimentale à travers  
80 l'impact d'un assèchement et celui d'un rehaussement du niveau de l'eau. Le chapitre 6  
81 concerne plus spécifiquement la modélisation, même si ce volet interviendra par ailleurs  
82 de façon transverse dans les autres chapitres. Enfin une conclusions et des perspectives

<sup>83</sup> seront exposées.



# 1 Synthèse Bibliographique

<b>1.1 Les tourbières et le cycle du carbone . . . . .</b>	<b>8</b>
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies . . . . .	8
1.1.2 Biodiversité dans les tourbières . . . . .	10
1.1.3 La formation des tourbières . . . . .	10
1.1.4 Les tourbières puits de carbone . . . . .	11
1.1.5 Les tourbières et les changements globaux . . . . .	12
<b>1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants . . . . .</b>	<b>14</b>
1.2.1 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières . . . . .	14
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux . . . . .	16
1.2.3 Bilans de carbone . . . . .	20

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

Dans ce chapitre, nous commenceront par donner une vue de ce que sont les tourbières : Que sont-elles ? Depuis quand sont-elles étudiées ? Pourquoi les a-t-on étudiés ? Nous continuerons en entrant plus en détails sur leur fonctionnement vis à vis des flux de carbone. Enfin nous verrons quels sont les facteurs contrôlant majeurs de ces flux.

# 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

## 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

Les tourbières font partie d'un ensemble d'écosystèmes plus large que l'on appelle les zones humides. Ces zones humides ne sont ni des écosystèmes terrestres au sens strict, ni des écosystèmes aquatiques. Elles sont à la frontière entre les deux et sont caractérisées par un niveau de nappe élevé, proche de la surface du sol, voire au dessus. L'omniprésence de l'eau joue fortement sur l'aération du milieu et constraint, de façon plus ou moins importante, l'accès à l'oxygène. De ces particularités, niveau de nappe élevé et accès à l'oxygène difficile, résulte le développement, dans ces écosystèmes, d'une végétation spécifique qui s'est adaptée aux milieux fortement humides ou inondés. Les zones humides regroupent des écosystèmes très variés parmi lesquels les marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières qui sont le siège d'une biodiversité spécifique.

Les tourbières représentent 50 à 70 % des zones humides ([Joosten and Clarke, 2002](#)). Elles sont généralement définies par rapport à la tourbe, qu'il convient donc de définir au préalable. La tourbe est un sol organique (histosol) formé suite à l'accumulation de litières végétales partiellement décomposées dans un milieu saturé en eau. Ce processus de formation est appelé la tourbification. Les propriétés physiques de la tourbe dépendent du type de végétation, mais également de sa profondeur dans le profil (pé-dogenèse, diagenèse).

La définition des tourbières est variable selon les régions ([\(Réf needed\)](#), exple). Deux définitions sont régulièrement utilisées. La première définie comme tourbières les



FIGURE 1.1 – Global distribution of peatlands

écosystèmes possédant au moins 30 cm de tourbe (parfois 40). Cette définition correspond au *peatland* anglo-saxon. La seconde définition considère comme tourbières les écosystèmes dans lesquels un processus de tourbification est actif. Cette définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en français par le terme de tourbière active. Les deux concepts se chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus être active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à 30 cm malgré un processus de tourbification actif.

Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosystèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par les tourbières à environ 4 000 000 km<sup>2</sup> ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface correspond à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont situées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales ([Society, 2008](#)).

Différentes classifications sont utilisées pour classer ces écosystèmes. De nombreux critères existent pour classer les tourbières selon leur mode de formation, leur source

## **1.1. Les tourbières et le cycle du carbone**

---

d'eau, leur physico-chimie. La terminologie utilisée concernant ces écosystèmes n'a pas toujours été cohérente, de nombreux termes ont été utilisés parfois en contradiction les uns avec les autres ([Joosten and Clarke, 2002](#)). Il existe différents types de tourbières, notamment on distingue des tourbières tempérées/boréales des tourbières tropicales dont le fonctionnement diffère. Dans la suite de ce document seule les tourbières tempérées/boréales seront décrites et étudiées.

### **1.1.2 Biodiversité dans les tourbières**

Les tourbières sont le siège d'une biodiversité importante et spécifique. Ainsi les Sphaignes, qui sont des bryophytes, (des mousses) sont caractéristiques des écosystèmes tourbeux. Ce sont des espèces dites ingénierues, capable de modifier l'environnement dans lequel elles vivent afin de l'adapter à leurs besoins. Les sphaignes sont ainsi capable d'abaisser le pH, de capter des nutriments et de les séquestrer et ce même quand elles n'en ont pas besoin afin d'empêcher d'autres espèces notamment vasculaire d'en profiter. Plus précisément, le fait que les sphaignes captent les nutriments via leur capitulum leur permet de les intercepter avant qu'ils ne soient captés par d'éventuelles racines positionnées plus bas. Les sphaignes, comme de nombreuse mousses ont des litières relativement récalcitrante<sup>1</sup>.

### **1.1.3 La formation des tourbières**

L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant la formation des tourbières. Il s'agit pour le premier du comblement progressif d'une zone d'eau stagnante. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol minéral, grâce à des conditions d'humidité importante. Ces modes de formation ne sont pas exclusif, une tourbière pouvant se développer, selon les endroits considérés ou le temps, via des processus différents.

---

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

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

### 1.1.4 Les tourbières puits de carbone

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

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

En comparaison avec un sol forestier, l'accumulation de matières organiques n'est donc pas lié à une production primaire plus forte, mais bien à une dégradation des matières produites plus faible.

## 1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

---

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

### 1.1.5 Les tourbières et les changements globaux

On définit les changements globaux comme l’ensemble des modifications environnementales plus ou moins rapides, ayant lieu à l’échelle mondiale, que leur origine soit anthropique, climatique ou autre.

#### Homme

Ces écosystèmes ont été et sont encore perturbés par différentes activités humaines, notamment l’agriculture, la sylviculture, qui représentent à elles seules 80 % des surfaces perdues à cause d’activités anthropiques (Tableau 1.2).

Tableau 1.2 – Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d’après joosten1999 in joosten2002

Utilisation	Surface (km <sup>2</sup> )	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

Suite à leur utilisation, la surface des tourbières est divisée par deux en France entre 1945 et 1998, passant de 1200 km<sup>2</sup> à 600 km<sup>2</sup> ([Manneville, 1999](#))

#### Climat

L’impact anthropique direct n’est pas la seule perturbation auxquelles sont soumises les tourbières. D’après les modèles de prédictions du GIEC, les tourbières, comme de nombreux autres écosystèmes, vont subir un changement climatique important dans les années à venir. Toujours d’après le GIEC, les changements les plus rapides que ce soit

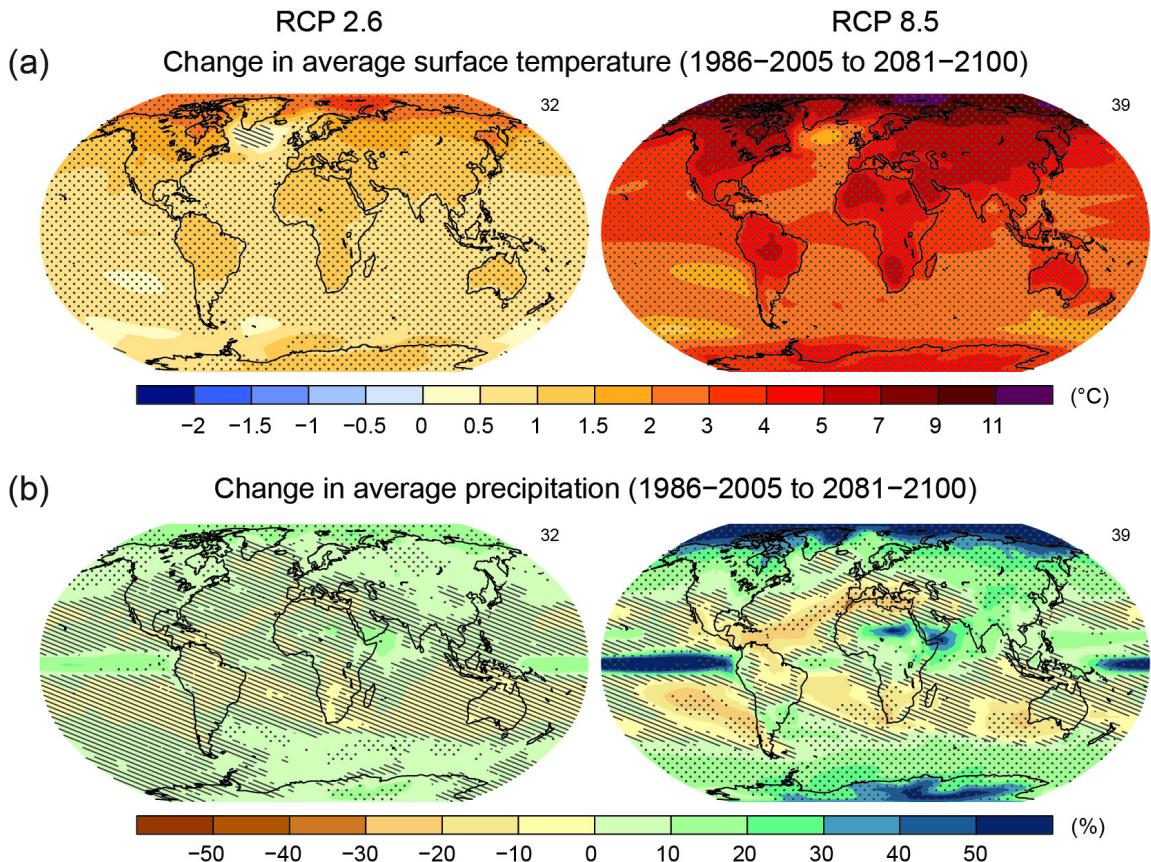


FIGURE 1.2 – Changement de température et de précipitation moyenne à l’horizon 2100 pour 2 scénarios du GIEC (RCP2.6 et RCP 8.5)

en terme de précipitations ou de température sont à attendre dans les zones boréales là où se situent la majorité des tourbières. De ce constat découle un certain nombre de questions concernant ces écosystèmes. D’abord quel effet auront les changements climatiques et avec quelle variabilité régionale ? Cette question n’est pas évidente (paradoxe du sol plus froid ? augmentation photosynthèse) Quelle sera la sensibilité des tourbières ? Là encore leur diversité, leur répartition géographique rend difficile la réponse à cette question. Enfin découlant des précédentes, qu’elle est le devenir de la fonction puits de carbone.

Toutes ces perturbations posent notamment la question de la pérennité de la fonction puit de carbone de ces écosystèmes.

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

### 1.2.1 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

#### Les flux gazeux entrants

Le carbone est principalement présent dans l'atmosphère sous forme de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) et de méthane ( $\text{CH}_4$ ). Comparé au  $\text{CO}_2$ , le  $\text{CH}_4$  est un GES qui est bien moins présent dans l'atmosphère (CHIFFRES!). Cependant son "pouvoir de réchauffement" est bien plus important (effet radiatif  $\text{CO}_2 \times 100$ ) (CHIFFRES!) (D'abord la vapeur d'eau, ensuite le  $\text{CO}_2$  et enfin le  $\text{CH}_4$ ) Il est usuellement convenu (????? ref) que dans une tourbière le méthane représente environ 5 % du bilan de C. **Devenir du méthane atm** Le transfert du  $\text{CO}_2$  atmosphérique vers la biosphère (de l'atmosphère à la tourbe) est principalement (**Réf needed**) liée à la photosynthèse. La photosynthèse est la réaction photochimique permettant l'assimilation du  $\text{CO}_2$  par les végétaux chlorophylliens. **dans le but de ?.**

#### Détails ?

Si la photosynthèse est un processus majeur d'assimilation du  $\text{CO}_2$ , il existe d'autres voies métaboliques permettant la capture du  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère. Ainsi les micro-organismes chemolithotrophes (**expliciter**) sont capables d'assimiler le  $\text{CO}_2$  en utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques.

Les voies métaboliques permettant l'assimilation du  $\text{CO}_2$  sont plutôt bien connues (farquhar) et le fait que les substrats de départ de varient pas (sur?) a permis une compréhension relativement fine du processus. Cependant une fois assimilé par la végétation le devenir du carbone est moins direct.

## Les flux gazeux sortants

Dans les tourbières le CO<sub>2</sub> est produit par des sources multiples. Ces sources sont la respiration des de la flore qu'elle soit aérienne ou souterraine et la respiration microbienne. Une autre source de CO<sub>2</sub> est l'oxydation du CH<sub>4</sub> lors de sa migration des zones anoxiques aux zones oxiques de la colonne de tourbe. Enfin dans les zones anaérobies, le CO<sub>2</sub> peut être produit par fermentation (respiration anaérobie). La production de CO<sub>2</sub> est donc un signal intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe. C'est cette multitude de processus qui rend l'estimation de ce flux difficile, en effet chacune des respirations n'aura pas la même sensibilité vis à vis de facteurs contrôlant. La respiration de l'écosystème (RE) est définie comme l'ensemble des respirations de la colonne de tourbe, en incluant à la fois sa partie aérienne et sa partie souterraine. La respiration du sol (SR) est elle définie comme l'ensemble des respirations de la colonne de tourbe, en excluant la partie aérienne. La respiration du sol comprend donc principalement les respirations issues de la rhizosphère et des communautés de micro-organisme.

Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à environ 500 gC m<sup>-2</sup> ([Francez, 2000](#)).

La strate muscinale pouvant jouer/participer/produire jusqu'à 80 % de la production primaire ([Francez, 2000](#)). Cette production primaire n'est pas particulière élevée (**Réf needed**) et c'est en fait la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone. L'accumulation moyenne estimée dans les tourbières boréales est de 30 gC m<sup>-2</sup>. Le taux d'accumulation varie en fonction des espèces végétales présentes ((**Réf needed**)), le niveau d'eau ((**Réf needed**)), ... (??)

## storage ?

Le carbone assimilé par photosynthèse, utilisé par la plante puis évacué que se soit sous forme d'exudats racinaire ou de matériels morts, de litière, va en partie se dégrader. Continuum de dégradation avec des matières organiques de plus en plus récalcitrantes avec la profondeur.

La vitesse de stockage au cours du temps ?

L'accumulation de matières organiques et donc de carbone dans les tourbières est donc fonction de la prépondérance relative de ces flux entre l'écosystème et l'atmosphère.

### 1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

Ces flux sont contrôlés par différents facteurs. Parmi ceux qui sont le plus souvent cité figure la température, le niveau de la nappe et la végétation.

L'augmentation de la vitesse de réaction de nombreuses réactions biochimiques avec la température est connue depuis longtemps. Elle a été mise en évidence par un chimiste suédois en 1889 : Svante August Arrhenius sur la base de travaux réalisés par un autre chimiste, néerlandais, Jacobus Henricus Van't Hoff. Depuis, de nombreuses mesures de terrain confirment cette relation (**Réf needed**) La photosynthèse et l'ensemble des respirations sont donc contrôlées, au moins en partie, par la température.

Deuxième facteur contrôlant majeur : l'hydrologie. L'eau joue un rôle indispensable à la formation et au maintient de ces écosystèmes. Le niveau de la nappe, que le défini ici comme la distance entre la surface topographique de l'écosystème et le toit de l'aquifère/l'eau libre/la zone saturée. Ce niveau sépare la colonne de tourbe en une zone oxique, où il y a présence d'oxygène, et une zone anoxique dans laquelle l'oxygène est absent. Cette différence va influer sur la production du CO<sub>2</sub> et du CH<sub>4</sub>. La zone anoxique permet aux organismes anaérobies de se développer, notamment les Archaea<sup>2</sup> méthanogènes. L'activité de ces organismes est la plus importante juste sous la surface de l'eau, là où ils trouvent, en plus de l'anoxie, des matières organiques de qualité (faiblement décomposées). La zone aérobie permet la respiration aérobie (**aérobie vs oxique**) des micro-organismes, des racines et de la faune. C'est donc dans cette zone qu'est produit la majorité du CO<sub>2</sub>. Lors de son transport de la zone anoxique vers la surface, le CH<sub>4</sub> passe par la zone oxique et y est en partie oxydé en CO<sub>2</sub>. (organismes méthanotrophes) Le niveau de la nappe contraint également la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire (Laiho2006). Ce point a son importance notamment

---

2. micro-organismes unicellulaires procaryotes

pour la végétation.

La végétation est également un facteur important concernant les flux de gaz liés aux tourbières. D'abord car elle exerce une influence directe sur les flux, avec d'un côté la photosynthèse et la respiration. La photosynthèse est le seul processus<sup>3</sup> permettant le piégeage du carbone présent dans l'atmosphère. Le potentiel de végétation pouvant être différent selon la plante considérée (Moore2002), la composition des communautés végétales influe donc la quantité de carbone potentiellement assimilable par l'écosystème. La respiration des plantes que ce soit via leurs parties aériennes ou souterraines (les racines) va permettre de libérer du CO<sub>2</sub>. (**Estimation chiffres ?**) La végétation fournit également via ses litières, des matières organiques fraîches pour les micro-organismes. Mais la végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présent dans la rhizosphère<sup>4</sup> via la libération d'xsudats racinaires (Moore2002). Enfin un effet indirect lié à l'adaptation de certaines plantes vasculaire aux conditions saturée en eau et anoxique. En effet certaines plantes présentes dans ces milieux humides ont développées un Aerenchyme, un espace intercellulaire agrandi permettant le transport d'oxygène des parties aériennes de la plante aux parties submergées. Le transport peut également se faire dans l'autre sens et permettant par exemple le transport du CO<sub>2</sub> ou du CH<sub>4</sub> dans l'atmosphère. Ce passage au travers de la plante permet également au CH<sub>4</sub> d'éviter d'être oxydé avant d'atteindre l'atmosphère.

D'autres facteurs à évoquer ?

### **Facteurs contrôlant la respiration de l'écosystème**

Updegraf2001

Montre, dans une expérimentation à base de mésocosme, que la respiration de l'écosystème est contrôlée presque exclusivement par la température du sol.

Cai2010

Mesures in-situ, sécheresse court terme, plus chaud et plus sec (1an). Sensibilité à la

---

3. pas tout à fait exact, certains organismes peuvent se développer uniquement avec du CO<sub>2</sub> et un apport d'énergie suffisant

4. zone du sol impacté par les racines

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

---

température (Q10) identique l'année humide et l'année sèche. Dans les conditions plus chaude et plus sèche Cai observe une augmentation de la Respiration (plus forte que celle de la photosynthèse)

Stratck2006

Augmentation de la respiration suite à un abaissement du niveau de l'eau (8ans plus tôt).

Ballantyne2014

dans une expérimentation in-situ, montre une respiration de l'écosystème plus importante quand le niveau de la nappe est bas que lorsque le niveau de la nappe est haut. L'expérimentation se fait sur un site dont l'abaissement de la nappe est effectif depuis longtemps (80 ans plus tôt) Même résultat que strack, donc effet présent même sur le long terme.

### Facteurs contrôlant la production primaire brute

Si la diversité des réactions est moindre pour la photosynthèse, sa réponse aux variables environnementales à l'échelle de l'écosystème n'en est pas moins difficile à prédire. Comme pour la respiration, l'augmentation de la température augmente la vitesse de réaction (Cai2010). (**Réf needed**)L'effet d'une variation du niveau de la nappe est cependant moins évidente. La baisse du niveau de la nappe peut à la fois induire une augmentation de la PBB, notamment quand elle favorise la végétation vasculaire (Ballantyne2014). Mais elle peut également la diminuer, lorsqu'elle induit un stress hydrique important (Strack & Zuback 2013, Peichl 2014, Alm1999, Griffis2000, Weltzin2000)

### Facteurs contrôlant l'ENE

On défini l'Échange Net de l'Écosystème (ENE) comme la différence entre la Photosynthèse Primaire Brute (PPB) et la Respiration de l'écosystème (RE). Les facteurs contrôlants l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent ces 2 flux. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la nature de l'effet ou son

importance. Ainsi une variation de l'ENE peut parfois être contrôlée majoritairement soit par la PPB soit par la RE soit par les deux. Par exemple, une baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE. Cependant certains attribuent cette baisse à une augmentation de la Respiration (Aurela2013, Ballantyne2014, Alm1999, Ise2008, Oechel1993) quand d'autres l'attribue à une diminution de la photosynthèse Sonnentag2010, Peicl2014. Enfin certains voient un effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution de la photosynthèse (StrackZuback2013)

À noter un article intéressant (Lund2012) dans lequel, dans un même site une baisse du niveau de la nappe 2 années différentes entraînera une baisse de l'ENE dans les 2 cas, mais dans l'un des cas cette baisse est contrôlée par un augmentation de la respiration et dans l'autre cas cette baisse est contrôlée par une diminution de la photosynthèse.

Également un article de Ballantyne2014 qui lui ne note pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur l'ENE car l'augmentation de la respiration est compensée par une augmentation de la photosynthèse.

## Facteurs contrôlant les flux de méthane

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

La prépondérance relative des ces différents flux, contrôlée par les conditions environnementales, va donc impacter le fonctionnement des tourbières. Soit elles stockent du carbone, en accumulant des matières organiques, et donc fonctionnent comme des puits ou soit elles relâchent du carbone et fonctionnent comme des sources.

L'étude individuelle de tel ou tel flux avec tel ou tel facteur contrôlant est nécessaire afin de comprendre ce qu'il se passe au niveau des processus. Il est tout aussi nécessaire d'arriver à intégrer l'ensemble de la complexité naturelle. C'est l'intérêt d'établir des bilans de carbone.

Tableau 1.3 – Vitesse apparente d'accumulation du carbon à long terme en  $\text{gC m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 

min – max	moyenne	référence
20 – 140	?	Mitra2005
?	18.6	Yu2009
	17.2	Gorham2012
	20	Jones2010
	16.2	Borren2004
	18.5	Packalen2014
	19.4	Vitt2000
	19	Turunen2004
5.74 – 129.31	33.66	Xing2015

### 1.2.3 Bilans de carbone

Le calcul d'un bilan de carbone à l'échelle d'un écosystème permet de déterminer si l'équilibre (où le déséquilibre) des flux tend à stocker du carbone, le système fonctionnant alors comme un puits, ou à libérer du carbone, le système fonctionnant alors comme une source. Il existe différentes façons de réaliser le bilan de carbone d'une tourbière que l'on peut séparer en deux approches principales. La première approche consiste à utiliser l'archive tourbeuse pour estimer des vitesses d'accumulation de la tourbe. Cette méthode permet d'étudier la fonction puits sur des temps long (derniers millénaires) et de lier d'éventuels changements dans les vitesses d'accumulation à des facteurs environnementaux. La seconde approche se base d'avantage sur des mesures actuelles des différents flux afin d'étudier, sur des temps forcément plus court, l'évolution de la prépondérance puits/source d'un écosystème. Les deux approches sont donc complémentaires.

#### passé

long-term apparent rate of carbon accumulation (LORCA) datations + dry bulk density + carbon content (Tableau 1.3)

**tableau LORCA ajouter colonne contexte (exple : 7 tourbières ombrotrophes)**

## présent

Dans cette approche on estime les flux actuels de carbone entrant et sortant de l'écosystème afin de déterminer un bilan. Un certain nombre de flux de carbone sont présent au sein des écosystèmes terrestre (équation (1.1))

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

- ENE : Échange Net de l'Écosystème
- PPB : Production Primaire Brute
- Re : Respiration de l'Écosystème
- $F_{COP}$  : Flux de Carbone Organique Dissous
- $F_{COP}$  : Flux de Carbone Organique Particulaire
- $F_{CH_4}$  : Flux de Méthane
- $F_{CID}$  : Flux de Carbone Inorganique Dissous
- $F_{COV}$  : Flux de Composés Organique Volatils
- $F_{CO}$  : Flux de Monoxyde de Carbone

Les bilans les plus complets réalisées sur les tourbières comprennent la partie gazeuse, dissoute...

Dans les tourbières, les flux de  $\text{CO}_2$  sont généralement les plus importants (**Réf needed**), puis les flux de  $\text{CH}_4$  et/ou de COD et enfin les flux de COP.

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

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



## 2 Sites d'études et méthodologies employées

<b>2.1 Présentation du site d'étude . . . . .</b>	<b>24</b>
<b>2.2 Mesures de flux . . . . .</b>	<b>28</b>
2.2.1 Présentation des méthodologies possibles . . . . .	28
2.2.2 Les mesures de CO <sub>2</sub> . . . . .	29
2.2.3 Les mesures de CH <sub>4</sub> . . . . .	31
<b>2.3 Facteurs contrôlants . . . . .</b>	<b>32</b>
2.3.1 acquisitions automatisées . . . . .	32
2.3.2 Protocole d'estimation de la végétation . . . . .	33

## 2.1. Présentation du site d'étude



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

FIGURE 2.1 – Site d'études SNO

## 2.1 Présentation du site d'étude

L'ensemble des sites d'études sont regroupés au sein d'un service d'observation

La tourbière de La Guette est située à Neuvy-sur-Barangeon, en Sologne, dans le département du Cher. Le site s'étend sur une surface d'une vingtaine d'hectare avec une géométrie relativement allongée. Avec une conductivité généralement inférieure à 80 uS/m<sup>2</sup> et un pH compris entre 4 et 5 elle se classe parmi les "transitionnal poor fen". Les datations effectuées sur le site permettent de dire que la tourbière est âgée de 5 à 6000 ans. Dans les années 19XX la construction d'une route coupe la tourbière dans sa partie sud. En 2008 le récurage du fossé de drainage bordant la route semble entraîner une augmentation significative des pertes d'eau du système.

Des travaux (SOURCE, Émelie) d'analyse de photos aériennes ont ainsi montré une progression importante du boisement (principalement des pins (*Pinus Sylvesteris*)



FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

## 2.1. Présentation du site d'étude

---



FIGURE 2.3 – Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

et des bouleau (*Betula sp.*). Des herbacées envahissent également le site avec une forte présence de la molinie (*Molinia caerulea*)

Sont présente sur le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières comme les sphaignes (principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*) et *Eriophorum angustifolium*.

Au cours des dernières années, les précipitations sont relativement différentes avec deux années plus sèche que la moyenne avant 2013 et deux années plus humide en 2013 et 2014 (Figure 2.3). On observe également cette dualité au niveau du niveau de la nappe. Avant 2013 les étés sont marqués par des étiages important avec des baisses du niveau de nappe allant jusqu'à -60 cm en 2012 (Figure 2.4). Après 2013, les étiages sont beaucoup moins importants sur le site.

Au sein de ses sites de nombreuses mesures ont été effectuée et notamment des mesures de flux de GES à la fois concernant le CO<sub>2</sub> et le CH<sub>4</sub>. La méthodologie étant transverse à de nombreuses expérimentations il convient de l'expliquer au préalable.



FIGURE 2.4 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

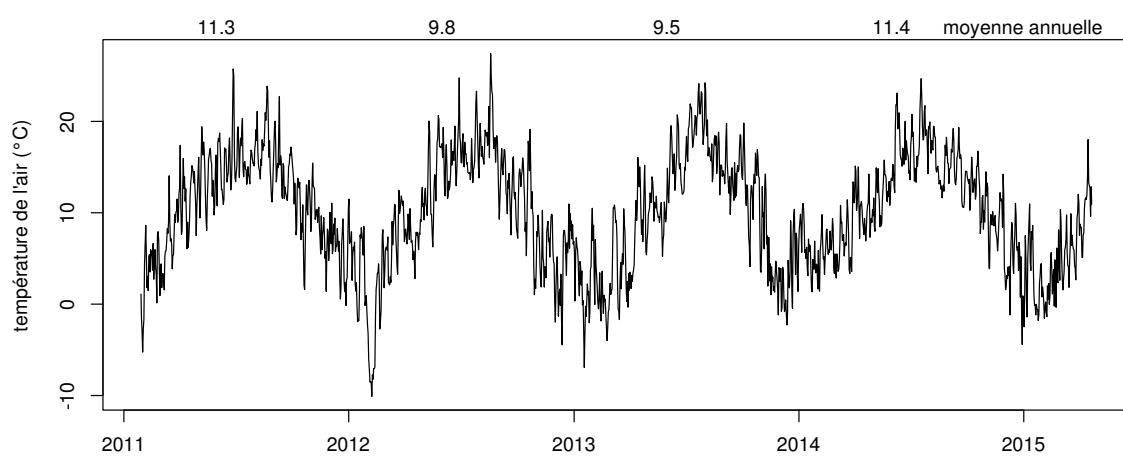


FIGURE 2.5 – Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

## 2.2 Mesures de flux

### 2.2.1 Présentation des méthodologies possibles

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

Les chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le gaz à l'intérieur de la chambre à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans ce cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur. Elles peuvent également être dynamique, lorsqu'un système de pompe, permettant notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le système est sans flux artificiel.

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

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

vingston and Hutchinson, 1995)

Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients.

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

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

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

### 2.2.2 Les mesures de CO<sub>2</sub>

Toutes les mesures de CO<sub>2</sub> présentées par la suite ont été faite avec les mêmes matériels et le même protocole. Les chambres en **XXXX** ont été conçue (LPC2E) fabriquées (ISTO) au CNRS. Ce sont des chambres transparentes, cylindrique, de 30 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Les mesures de CO<sub>2</sub> à proprement parler ont été faite à l'aide d'une sonde Vaisala GMP 343®. La sonde est directement insérée dans la chambre ainsi qu'une sonde Vaisala **XXXXX** mesurant d'humidité et la température dans la chambre.

Avant toute mesure, des embases sont installées sur le site. Ce sont des cylindres de PVC d'une hauteur de 15 cm insérés dans le sol sur 8 à 10 cm. La partie enterrée de ces cylindres ayant préalablement été percée d'une quarantaine de trou afin de minimiser les impacts de l'embase sur le développement racinaire et les écoulements d'eau.

La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée. Aucun système de pompe n'est donc utilisé, la chambre est posée sur l'embase, elle contient l'analyseur de CO<sub>2</sub> qui mesure la variation de la concentration en gaz au cours du temps. Un ventilateur de faible puissance est également présent à l'intérieur de la chambre afin d'homogénéiser l'air présent dans la chambre. 1 à 3 min sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés. Ensuite l'enregistrement est lancé, avec l'acquisition toutes les 5 s pendant 5 min de la concentration en CO<sub>2</sub>, de la température et de l'humidité. La mesure se déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser le déséquilibre avec le milieu extérieur.

## 2.2. Mesures de flux



FIGURE 2.6 – Mesures de CO<sub>2</sub>

Dans ce but les mesures ont parfois été encore raccourcie, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégage rapidement, notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient supposer une différence importante vis à vis des conditions extérieures.

Généralement, deux acquisitions de CO<sub>2</sub> sont faites à la suite sur une embase. La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.6-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.6-b).

De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitable. D'abord le placement de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'herbacées et de bruyère n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphaignes

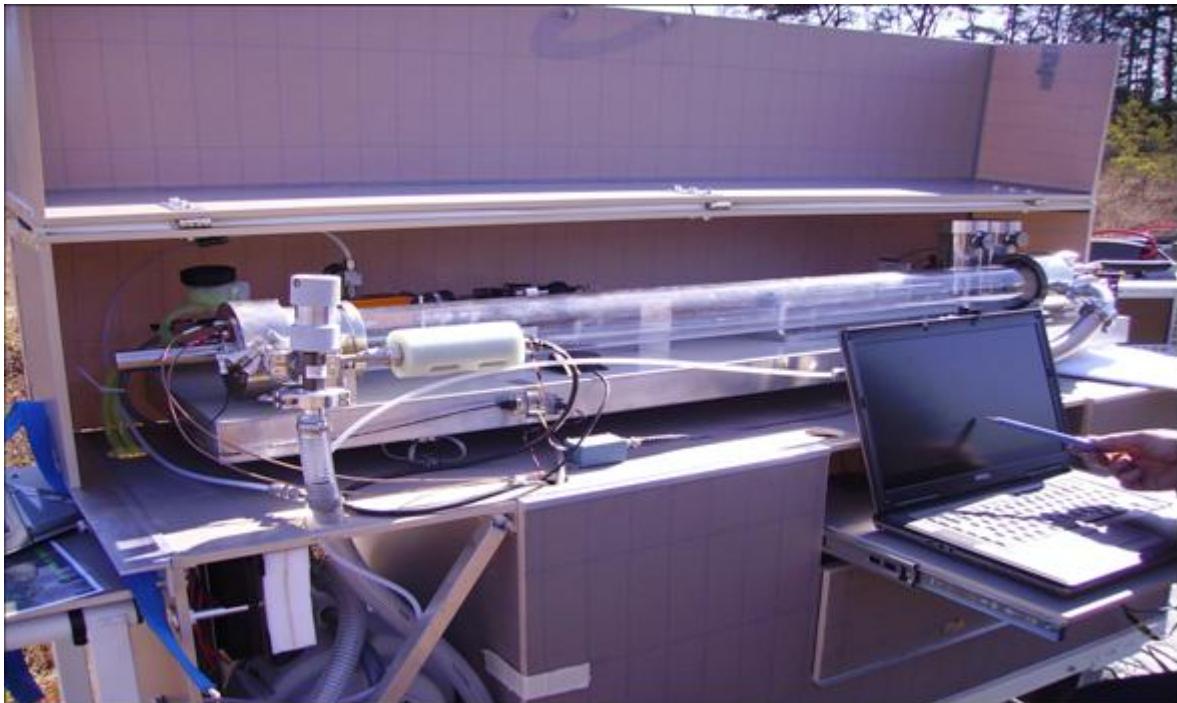


FIGURE 2.7 – SPIRIT

gelées, recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire impossible. Selon l'heure de la journée des gradients de concentrations peuvent être présent et augmenter localement les concentrations de CO<sub>2</sub> de façon importante allant jusqu'à saturer la sonde.

Au vu du volume de données acquises et souhaitant garder l'intérêt de mesure manuelle, à savoir le contrôle humain des flux et des conditions de mesure, il a été nécessaire de développer un outil de traitement facilitant le contrôle et le calcul des flux. Ceci afin d'éviter de recourir à des seuils arbitraires (typiquement une valeur de R<sup>2</sup>) pour le contrôle qualité des données, mais également de permettre une reproductibilité et un traçage des modifications effectuées sur les données brutes. (donner des exemples)

### 2.2.3 Les mesures de CH<sub>4</sub>

Les mesures de CH<sub>4</sub> ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires à celles utilisées pour les mesures de CO<sub>2</sub> à l'exception de l'interface avec l'analyseur. La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures, elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO<sub>2</sub> puisqu'elle nécessite la mise

en oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. Les mesures de concentration en CH<sub>4</sub> ont été réalisée à l'aide d'un instrument développé par le LPC2E, le SPIRIT (Figure 2.7). C'est un SPectrometre Infra Rouge In-situ Troposphérique (son premier objectif étant d'être emporté lors de campagne avion ou ballon ? pour mesurer le CH<sub>4</sub> de la troposphère.). Il permet la mesure du CH<sub>4</sub> à haute fréquence. Le fonctionnement détaillé de l'appareil est décrit dans ([Guimbaud et al., 2011](#)).

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

## 2.3 Facteurs contrôlants

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

### 2.3.1 acquisitions automatisées

Les paramètres météorologiques ont été mesurés, en un point, au centre de la tourbière (Figure 2.2)([carte ?](#)) à l'aide d'une station d'acquisition Campbell installée sur le site en 2008. Les variables ont été acquises à une fréquence horaire jusqu'au 20 février 2014 puis toutes les demi-heures par la suite. Les paramètres enregistrés sont la pression atmosphérique, l'humidité relative de l'air, la pluviométrie, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction du vent. ([détail du matos ?](#)). Cette même station a également permis l'acquisition de la température de l'air et de la tourbe à -5, -10, -20 et

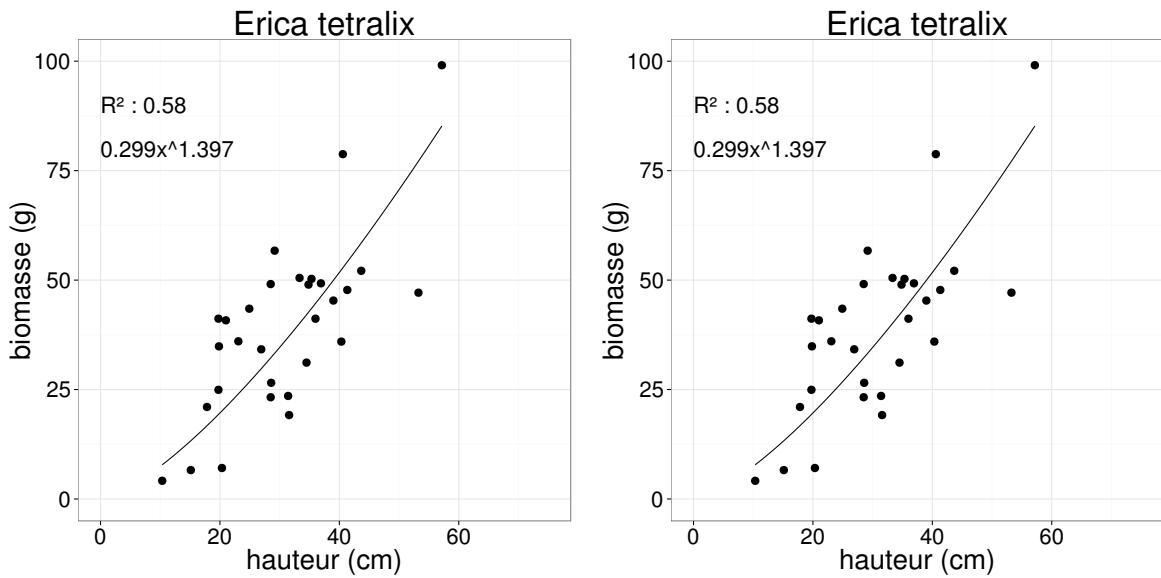


FIGURE 2.8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

–40 cm. Installées à la même époque, quatre sondes OTT ? de mesure du niveau de la nappe d'eau permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.

### 2.3.2 Protocole d'estimation de la végétation

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

#### La strate arbustive

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

#### La strate herbacée

Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir

## 2.3. Facteurs contrôlants

---

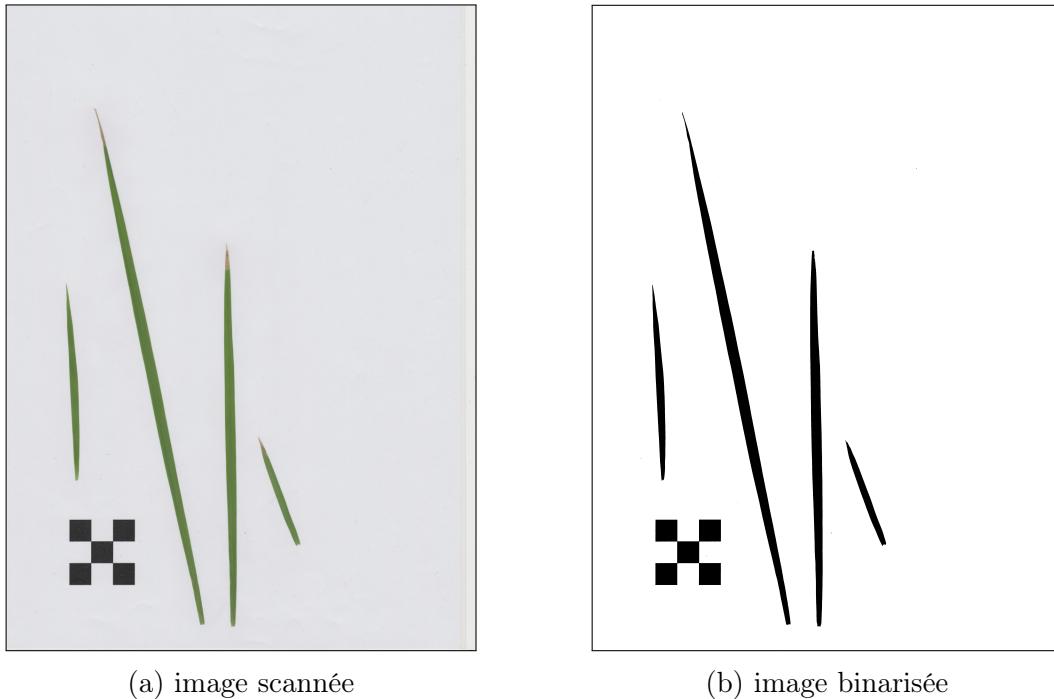


FIGURE 2.9 – Scanne des feuilles

les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.



FIGURE 2.10 – 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



# 3 Bilan de C de la tourbière de La Guette

<b>3.1 Introduction</b>	<b>38</b>
<b>3.2 Procédure expérimentale et analytique</b>	<b>38</b>
3.2.1 Méthodes de mesure	38
3.2.2 Modélisation du bilan de C	40
<b>3.3 Résultats</b>	<b>42</b>
3.3.1 Évolution générale des flux et facteurs contrôlants sur la tourbière de La Guette	42
3.3.2 Sélection des modèles	47
3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème	53
3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	55
<b>3.4 Discussion</b>	<b>55</b>
3.4.1 Représentativité du modèle à l'échelle de l'écosystème	55
3.4.2 Sensibilité et limitations du bilan	56
3.4.3 Représentativité locale du modèle	56

## 3.1 Introduction

Parmi les écosystèmes tourbeux pour lesquels un bilan de carbone a été calculé, la majorité se situe dans les hautes latitudes (**Réf needed**) et/ou en montagne. Le premier objectif de ce chapitre est d'établir le bilan de C de la tourbière de La Guette. L'intérêt est double, d'une part car ce site est représentatif d'une grande partie des tourbières dans les perturbations qu'elle subie : son drainage et son envahissement par une végétation vasculaire (cf Chapitre 2). D'autre part sa position en basse latitude la place dans des conditions environnementale qui, sans être identiques, peuvent se rapprocher de celles que subiront d'autres écosystèmes tourbeux suite au réchauffement climatique. Le second objectif est de caractériser la variabilité spatiale de ces flux de GES à travers ce bilan de C.

## 3.2 Procédure expérimentale et analytique

### 3.2.1 Méthodes de mesure

#### Mesures de flux de gaz

##### placer carte tourbière embase + quadrillage

Les mesures des flux de CO<sub>2</sub> et de CH<sub>4</sub> ont été effectués en utilisant la méthode décrite dans la partie [2.2](#). En juin 2011, 20 placettes ont été installées <sup>1</sup> selon un échantillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en étant assuré d'avoir une représentativité homogène du site. Les placettes, délimitées par des piquets, occupaient une surface de 4 m<sup>2</sup> (2×2 m), à l'intérieur de laquelle ont été ins-

---

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

tallé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure des flux de gaz. Usuellement les placettes sont séparées en groupes micro-topographique, ce qui à l'avantage de permettre une distinction des capacités sources/puits relativement fine mais qui à généralement l'inconvénient du placement proche des embases les unes des autres. Elles peuvent également être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais par rapport à bas-marais, ou réhabilité par rapport à non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale, la taille du site le permettant, il a donc été décidé de positionner des placettes sur l'ensemble du site. De plus, du fait de l'omniprésence de végétation vasculaire, et de la taille des chambres par rapport à la micro-topographie une telle approche était difficile à mettre en oeuvre.

Les flux de gaz mesurés sont le CO<sub>2</sub> et le CH<sub>4</sub>. Des tests effectués sur la tourbière ayant montré des émissions de N<sub>2</sub>O nulle, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO<sub>2</sub> ont été effectué de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle (20 campagnes, pour 24 mois de mesure). Quand aux mesures de CH<sub>4</sub> ont été effectuées avec une fréquence moindre (12 campagnes) principalement liée au difficulté de mise en oeuvre de l'instrument SPIRIT (lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux).

Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, du PAR, des températures du sol à différentes profondeur, de la végétation. Des prélèvements d'eau ont également été effectué chaque mois, une mesure du pH et de la conductivité dans cette eau a été réalisée sur le terrain après les mesures de flux puis les échantillons ont été congelés avant d'être analysé en terme de concentration de carbone dissous. Ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régulièrement, des planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles, la dispersion des placettes sur l'ensemble du site rendant impossible une installation plus permanente.

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

### 3.2.2 Modélisation du bilan de C

#### Démarche générale

Afin de calculer le bilan de carbone du site il est nécessaire d'établir des modèles des flux afin de pourvoir interpoler les données acquises mensuellement sur l'ensemble des deux années de mesure. Pour établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées par campagne de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les relations entre flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux.

La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain. Cependant afin d'établir le bilan de C tout en gardant une discrimination entre flux d'entrée et de sortie la RE et la PPB (obtenue grâce à l'équation  $PPB = ENE - RE$ ) ont été modélisé séparément. Les flux en phase gazeuse ont été modélisé en partant d'équations usuellement utilisées et dans lesquelles la température est le facteur contrôlant majeur. Puis les résidus<sup>2</sup> de ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant. Dans le cas où une tendance est visible, le facteur est intégré.

Les modèles ont été comparés avec différents indicateurs, principalement Le R<sup>2</sup>, la NRMSE et l'AIC. Le R<sup>2</sup> est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées. L'AIC (Akaike...) permet de déterminer si l'amélioration d'un modèle suite à l'ajout d'un paramètre est suffisamment intéressante pour que ce modèle plus complexe soit utilisé.

La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus fortes. Concernant la respiration de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La

---

2. Valeurs moyennes - Valeurs moyennes estimées

température qui semble le plus utilisée est la température du sol à -5 cm ([Ballantyne et al., 2014](#)) (**Réf needed**), même si d'autres, notamment la température de l'air et la température du sol à -10 cm le sont également régulièrement ([Bortoluzzi et al., 2006](#); [Kim and Verma, 1992](#)). Cette profondeur, -5 cm, est régulièrement utilisée car c'est dans la tourbe, proche de la surface qu'est produite la majorité du CO<sub>2</sub>. **production CO<sub>2</sub> ? profils ?** C'est également à des profondeurs relativement faibles que se situent la majorité des racines (**Réf needed**) qui peuvent contribuer à la respiration du sol (**de l'écosystème ?**) pour 35 à 60 % ([Silvola et al., 1996](#); [Crow and Wieder, 2005](#)).

Après cette phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles ont été évalué à l'aide de données indépendantes issues d'une autre expérimentation. Cette dernière est également un suivi des même flux de gaz, sur le même site pendant l'année 2014. Les méthodes de mesures des flux étant strictement identiques à celles utilisées pour établir le bilan de carbone. En revanche le positionnement des placettes est beaucoup plus standard avec 4 placettes dans une station en amont et 4 en aval (plus de détails dans l'annexe **XXX**). On ne parle pas ici de validation car les données utilisées bien qu'indépendante du jeu de données utilisé pour la calibration n'ont pas été acquise suivant un protocole identique, notamment au niveau de la répartition des embases sur le site.

Enfin les facteurs contrôlants ont été interpolés au pas de mesure de la station météo présente sur le site, c'est à dire à l'heure. L'interpolation étant soit une simple interpolation linéaire entre les données mensuelles, soit une relation avec les facteurs acquis par la station météorologique. À l'aide de ces interpolations et des équations les flux ont ensuite été recalculés, à l'échelle horaire, sur les 2 années de mesure puis les flux ont été sommés afin de calculer les bilans.

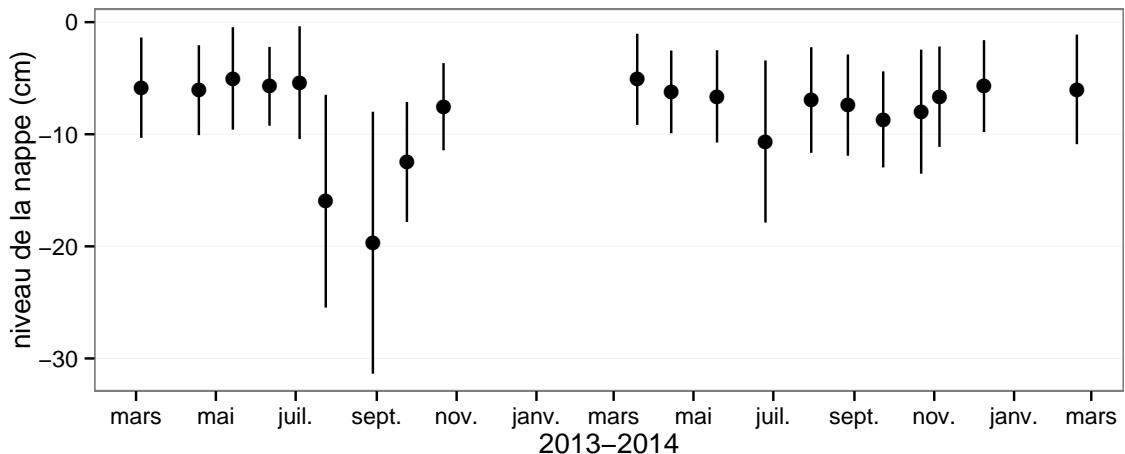


FIGURE 3.1 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

## 3.3 Résultats

### 3.3.1 Évolution générale des flux et facteurs contrôlants sur la tourbière de La Guette

#### Les Facteurs contrôlant

L'évolution du niveau de la nappe des 20 placettes, décrite dans la figure 3.1, est marquée par un étiage d'une vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et l'absence d'un étiage net en 2014 avec un niveau de la nappe moyen ne descendant que rarement sous la barre des  $-10\text{ cm}$ . Ces observations sont cohérentes avec la figure 2.4 représentant des données acquises à plus haute fréquence, et confirment la particularité de ces 2 années vis à vis des précédentes qui présentent des étiages bien plus fort.

La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.2)

La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre  $35$  and  $55 \mu\text{S m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (figure 3.3).

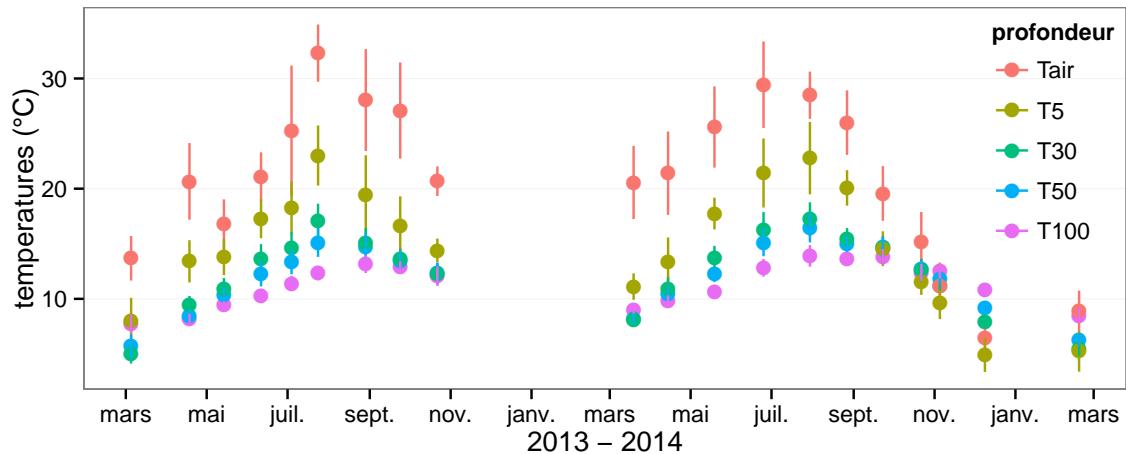


FIGURE 3.2 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à  $-5$ ,  $-30$ ,  $-50$  et  $-100$  cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

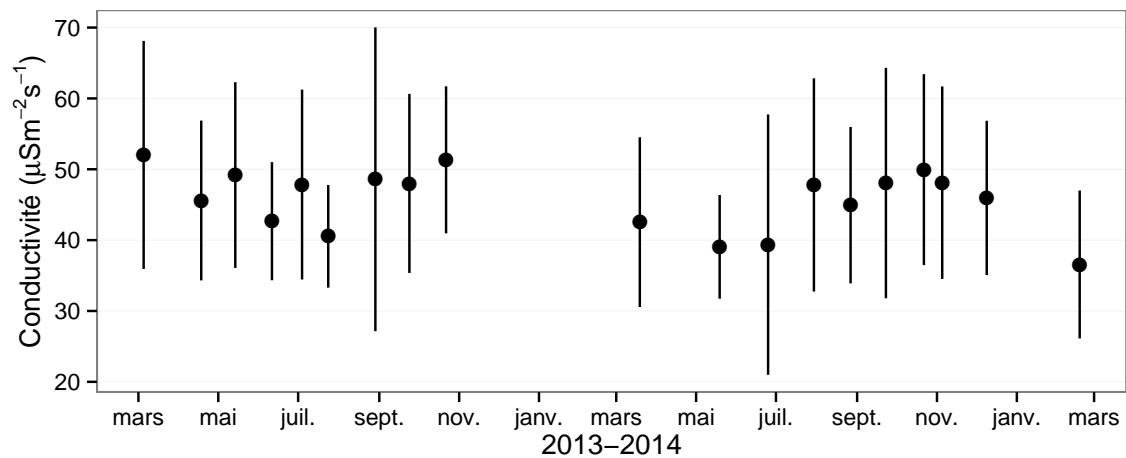


FIGURE 3.3 – Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

### 3.3. Résultats

---

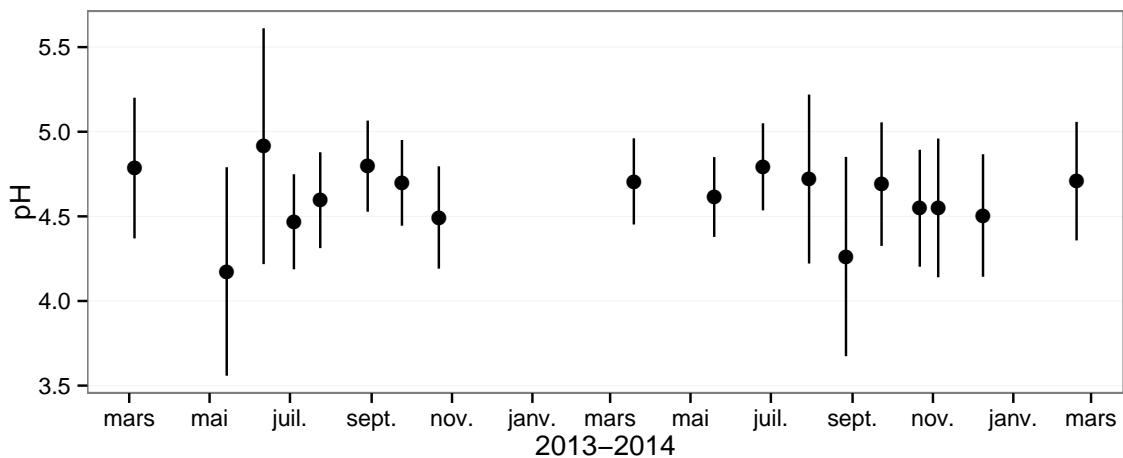


FIGURE 3.4 – Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

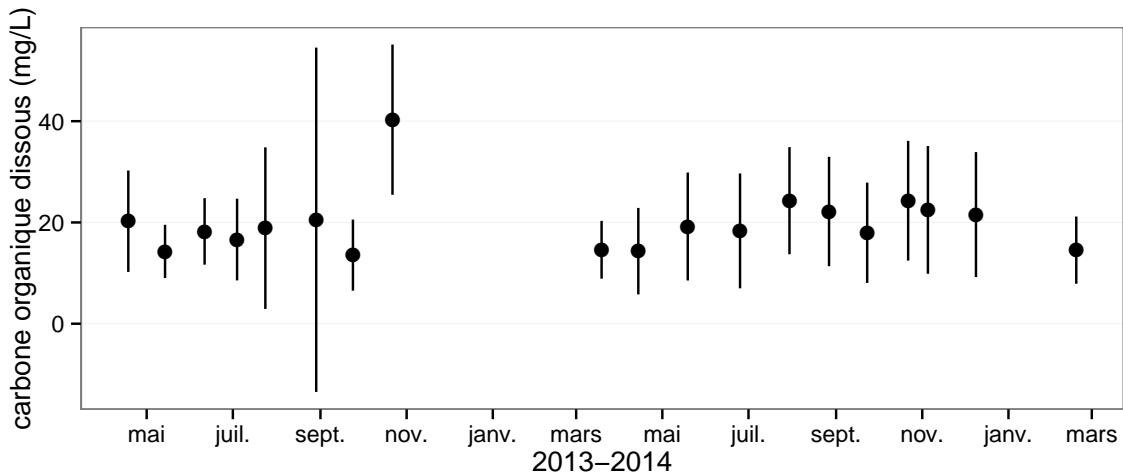


FIGURE 3.5 – Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre 4 et 5 (figure 3.4). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification *poor-fen* du site .

La concentration en carbone organique dissous présente dans l'eau de la tourbière est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L<sup>-1</sup> (figure 3.5).

### Les flux de carbone

L'ensemble des mesures de CO<sub>2</sub> s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompue suite à des pannes/casses matérielles. Malgré cela les périodes les plus critiques, notamment la

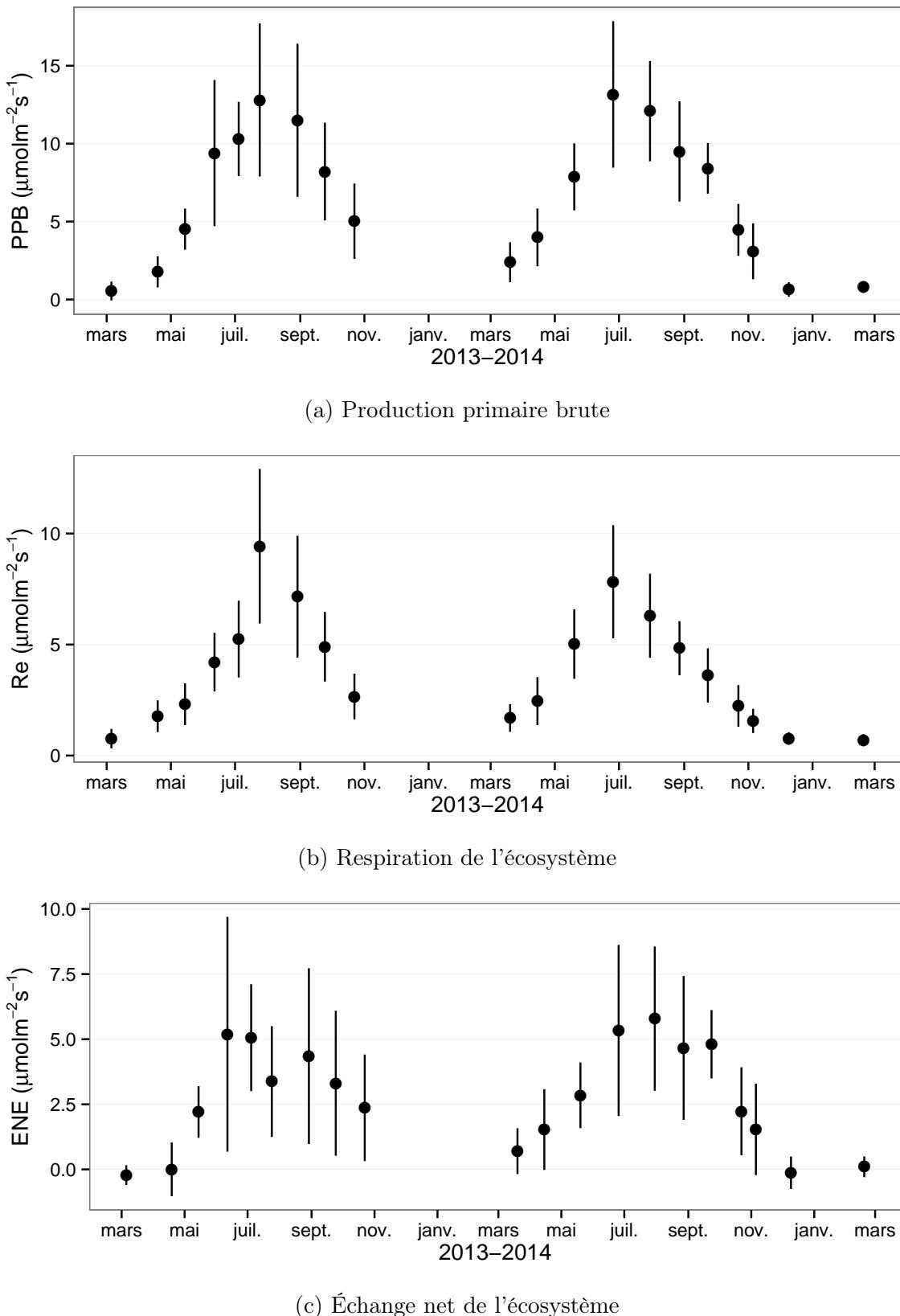


FIGURE 3.6 – Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

### 3.3. Résultats

---

saison de végétation, ont pu être mesurées pour les 2 années, permettant d'avoir une vision correcte/globale de chacune d'elle. À noter également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente avec les valeurs mesurées.

En 2013, les valeurs de la PPB augmentent au printemps et une partie de l'été avec un maximum de  $999\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  atteint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août. En 2014 le maximum de PPB,  $99\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , est atteint en juin, soit plus tôt que l'année précédente. Puis pendant l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à être proche de 0. En moyenne les valeurs de la PPB sont de  $7,12 \pm 5,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en 2013 et de  $6,56 \pm 4,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en 2014 (Figure 3.6a).

La RE en 2013 augmente pendant le printemps et une partie de l'été, elle atteint un maximum de  $99\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus tôt, en juin à  $99\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avant de décroître jusqu'en hiver pour approcher des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de  $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 :  $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figure 3.6b).

Concernant l'ENE, en 2013 elle augmente jusqu'en juin avec un maximum à  $99\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avant de diminuer jusqu'à la fin de l'année. Cependant, cette baisse est moins homogène que celle des deux flux précédents, avec notamment une augmentation de l'ENE entre juillet et août 2013. Ceci étant, il faut également noter les valeurs importantes de la déviation standard particulièrement en juin et en août. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet avec  $99\,999 \pm 888 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avant qu'elle ne décroisse. Cette baisse est cependant plus homogène qu'en 2013. les moyennes de l'ENE en 2013 et 2014 sont très proches et sont respectivement de  $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et  $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figure 3.6c).

Le CH<sub>4</sub> comme le CO<sub>2</sub> montre une variabilité saisonnière importante, cependant les flux mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux mesurés pour le CO<sub>2</sub> (Figure 3.7). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de CH<sub>4</sub> mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants qu'en 2014 avec des maximum de  $0,078$  and  $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivement.

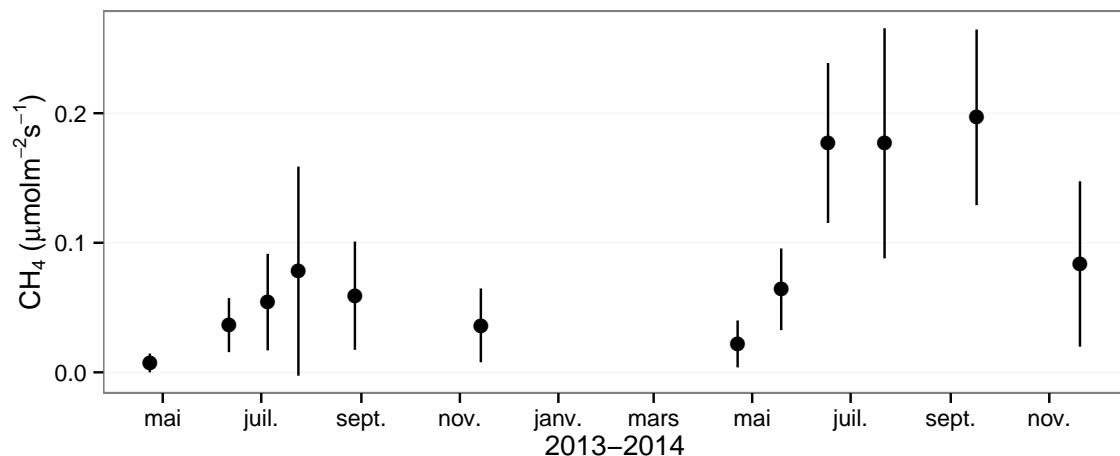


FIGURE 3.7 – Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

### Les relation flux gazeux et facteurs contrôlants

Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant les deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre les flux et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO<sub>2</sub> (PPB et RE) ou le CH<sub>4</sub> (Figure 3.8). La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température de l'air, et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins évidentes, particulièrement pour la RE. Le CH<sub>4</sub> quand à lui ne présente pas de relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis à vis de l'indice de végétation. (**CH<sub>4</sub> et Température dans la tourbe ?**)

### 3.3.2 Sélection des modèles

#### La Production Primaire Brute

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

### 3.3. Résultats

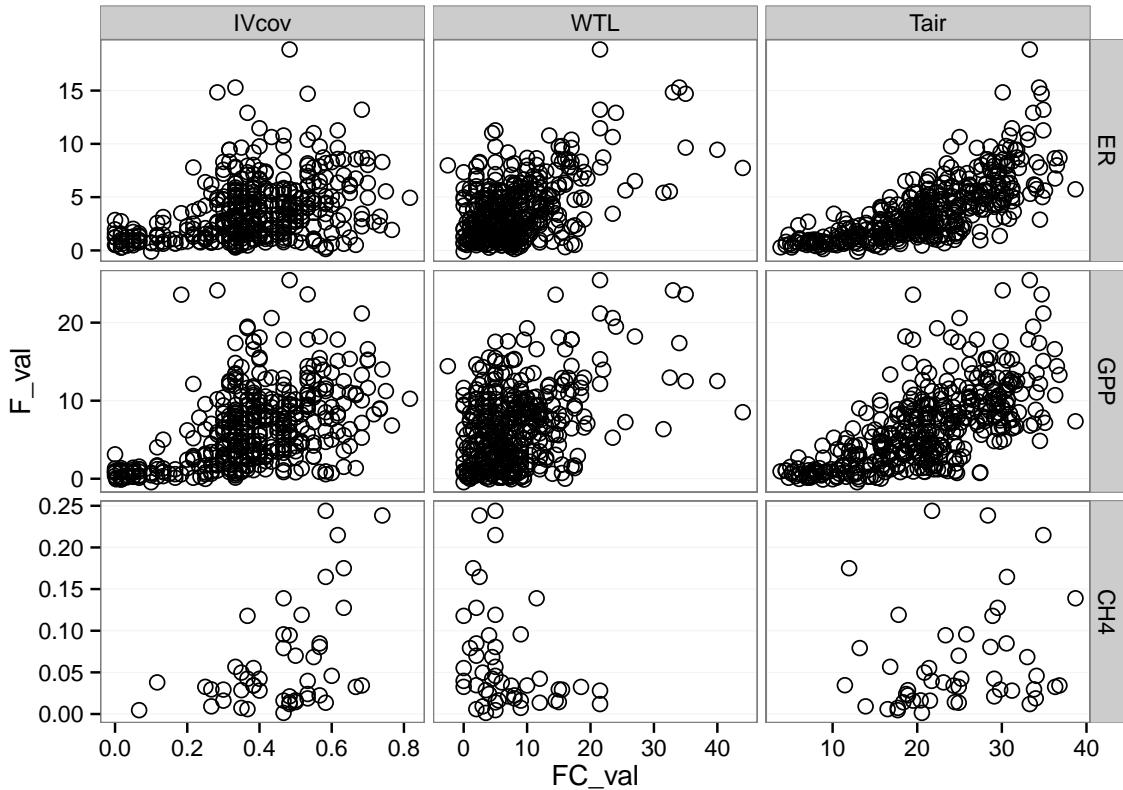


FIGURE 3.8 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

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

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

L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable explicative de la PPBsat, permet d'expliquer 66 % des variations observées (Figure ??-a). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène (Figure ??-b). Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure ??-c), mais ne présentent pas de tendance particulière avec le niveau de la nappe (Figure ??-d) Afin de prendre en compte cette tendance linéaire le modèle est adapté :

$$PPBs_{sat} = (a * IV) * \exp\left(\frac{T - b}{c}\right)^2 \quad (3.2)$$

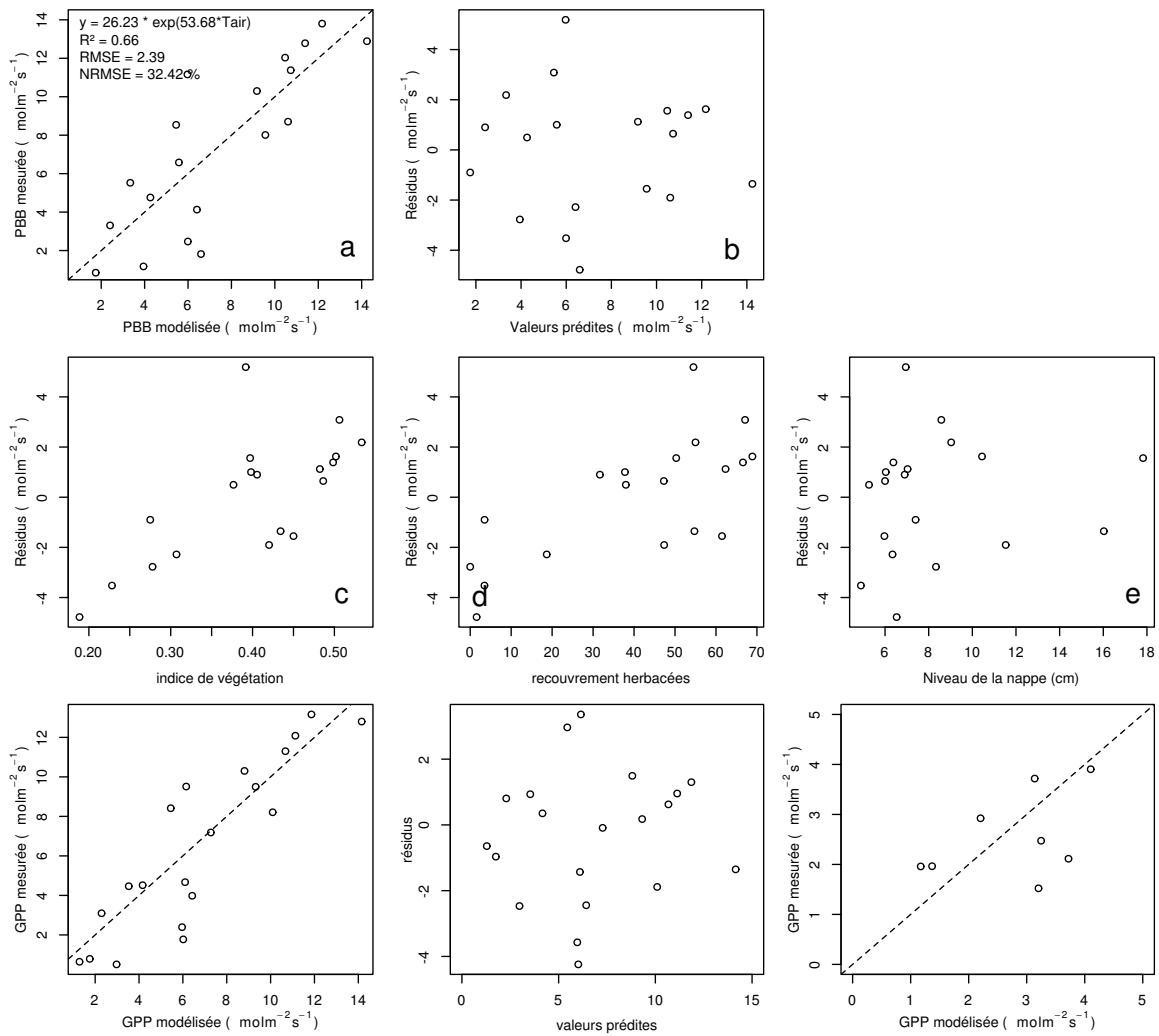


FIGURE 3.9 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1

### 3.3. Résultats

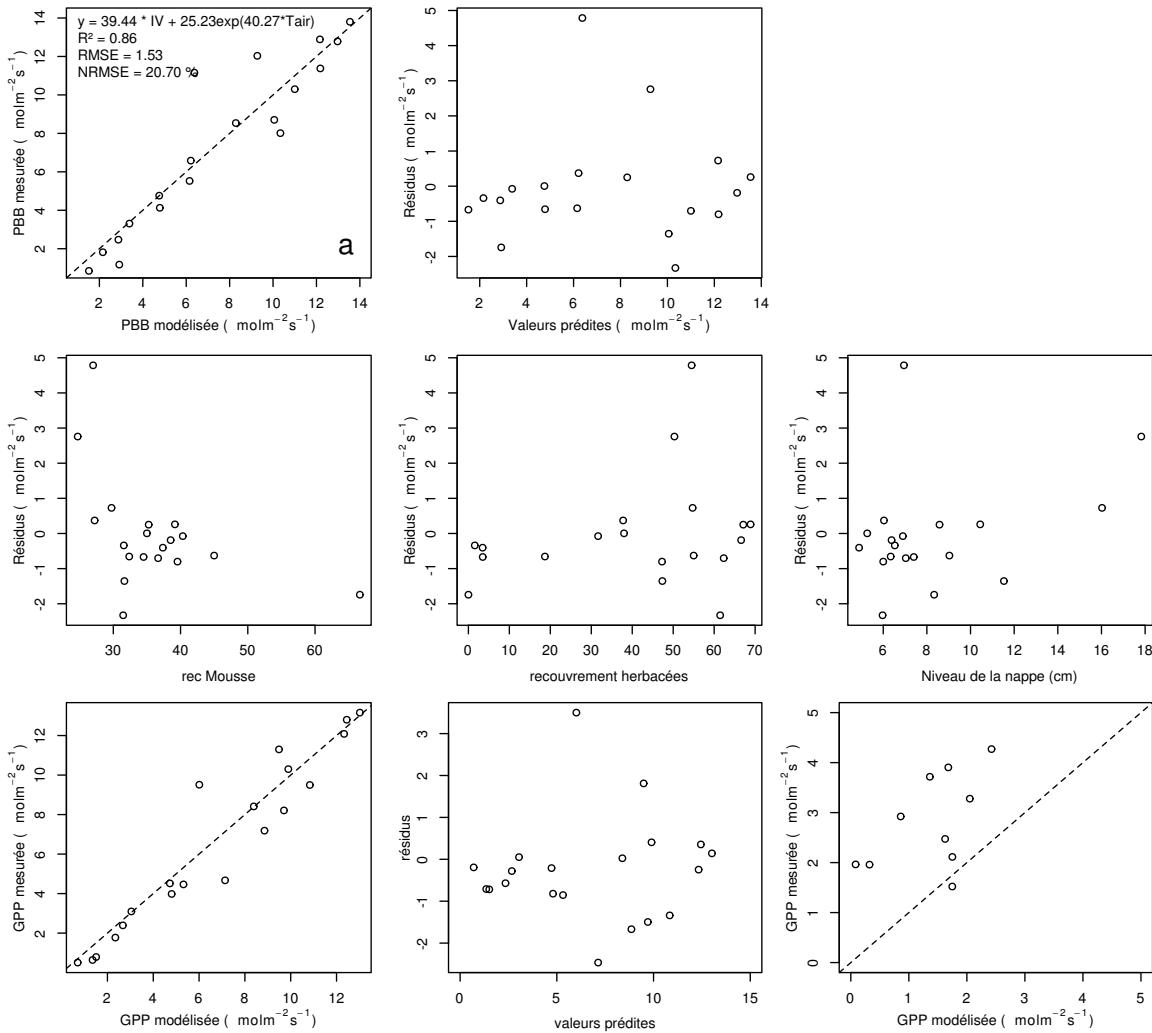


FIGURE 3.10 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.2

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 RMSE diminue) (Figure ??). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment, avec d'avantage de résidus présent entre  $-1$  et  $-2$  qu'entre  $1$  et  $2$ , ainsi qu'un point de valeur supérieur à  $4$ . Le biais reste malgré tout léger au regard de l'amélioration apportée.

À partir de ce potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en compte la luminosité. On utilise l'équation 3.3 proposée par (Bubier et al., 1998) et régulièrement et souvent utilisée (Bortoluzzi et al., 2006; Worrall et al., 2009) :

$$PPB = \frac{PPBsat * a * PAR}{PPBsat + a * PAR} \quad (3.3)$$

La PPB calculée à partir de l'équation 3.1 présente des résidus relativement homogène avec cependant d'avantage de points situés entre  $-2$  et  $-4$  qu'entre  $2$  et  $4$  (Figure ??-a,b). Une observation similaire peut être faire pour PPB calculé à partir de l'équation 3.2, avec cependant des résidus resserrés entre  $-2$  et  $2$  et un point un peu plus extrême(Figure ??-c,d).

## La Respiration de l'Écosystème

La RE est estimée directement à partir des données acquises moyennées en partant de la température connue pour contrôler une grande partie de ce flux. Différents modèles ont été testés parmi les plus souvent utilisés (linéaire, exponentiel, arrhénius).

Les variations de la RE moyenne au cours du temps suivent les variations saisonnières de la température.

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

La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer une grande partie, 90 %, des variations de la respiration de l'écosystème (Figure 3.11-a). Les résidus de cette équation semble répartis de façon non-biaisée, pas de tendance dans le nuage de point (Figure 3.11-b). Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et l'indice de végétation. Très souvent utilisée, la température à  $-5$  cm donne des résultats proche mais moins bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus. La tendance des résidus avec l'indice de végétation est ici moins marqué encore qu'avec la température de l'air. Dans les deux cas, le gain possible en ajoutant un paramètre semble limité et peu pertinent.

## Le flux de CH<sub>4</sub>

Pas de consensus clair émerge de la littérature quand aux facteurs prépondérant dans le contrôle du CH<sub>4</sub>. La température, peut être utilisée (Alm et al., 1999; Bubier et al., 1995), le niveau de la nappe (Bubier et al., 1993) ou la végétation (Bortoluzzi et al., 2006). Avec les données acquises, le recouvrement les herbacées H est le meilleur

### 3.3. Résultats

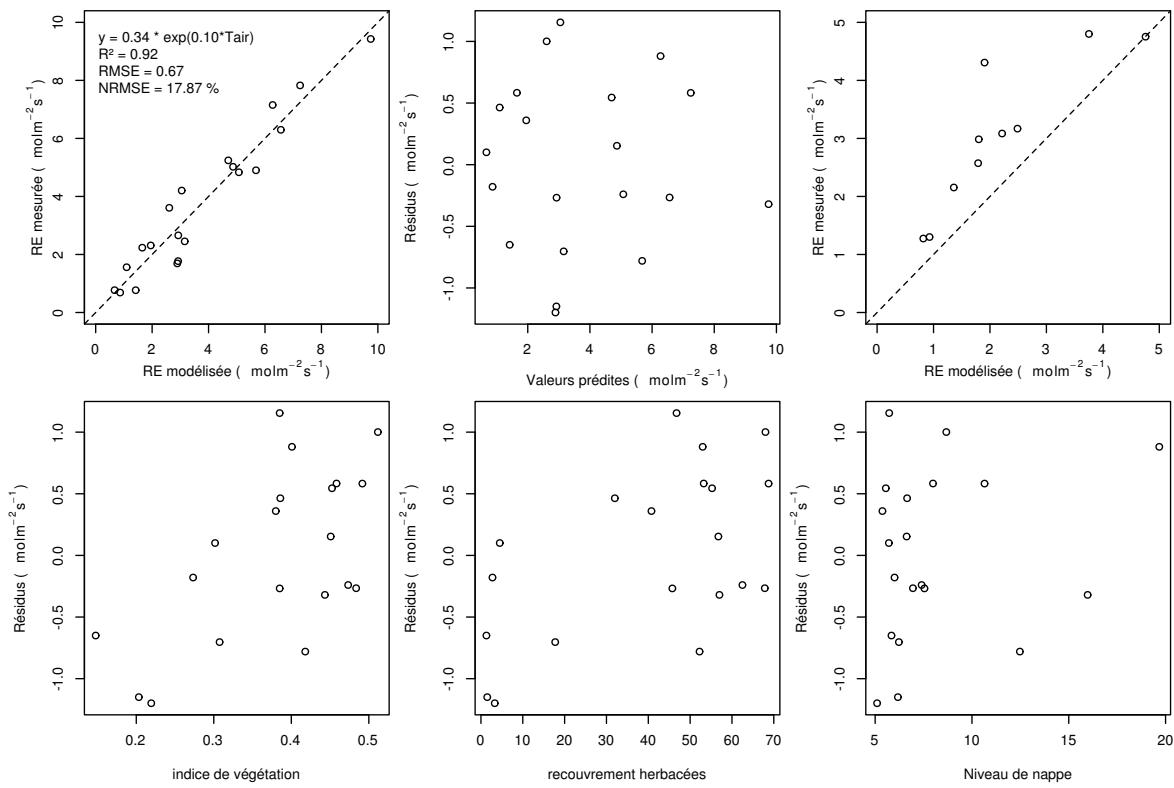


FIGURE 3.11 – RE modèles avec Tair

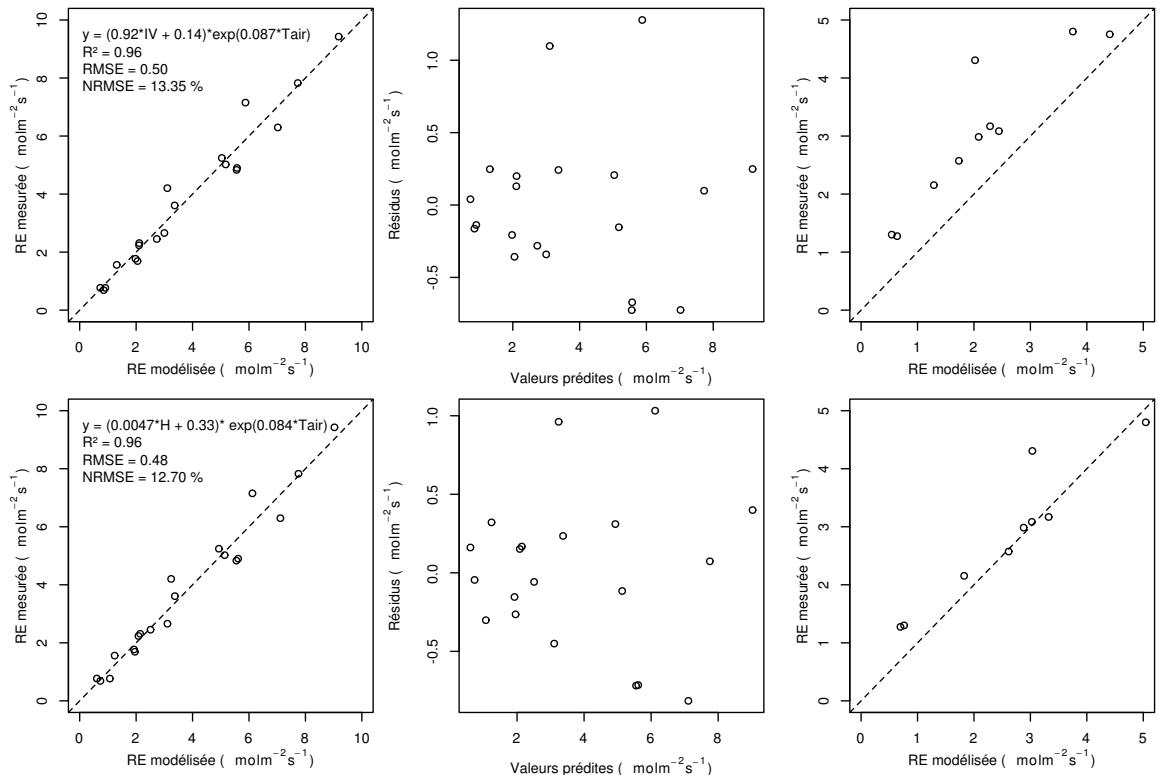
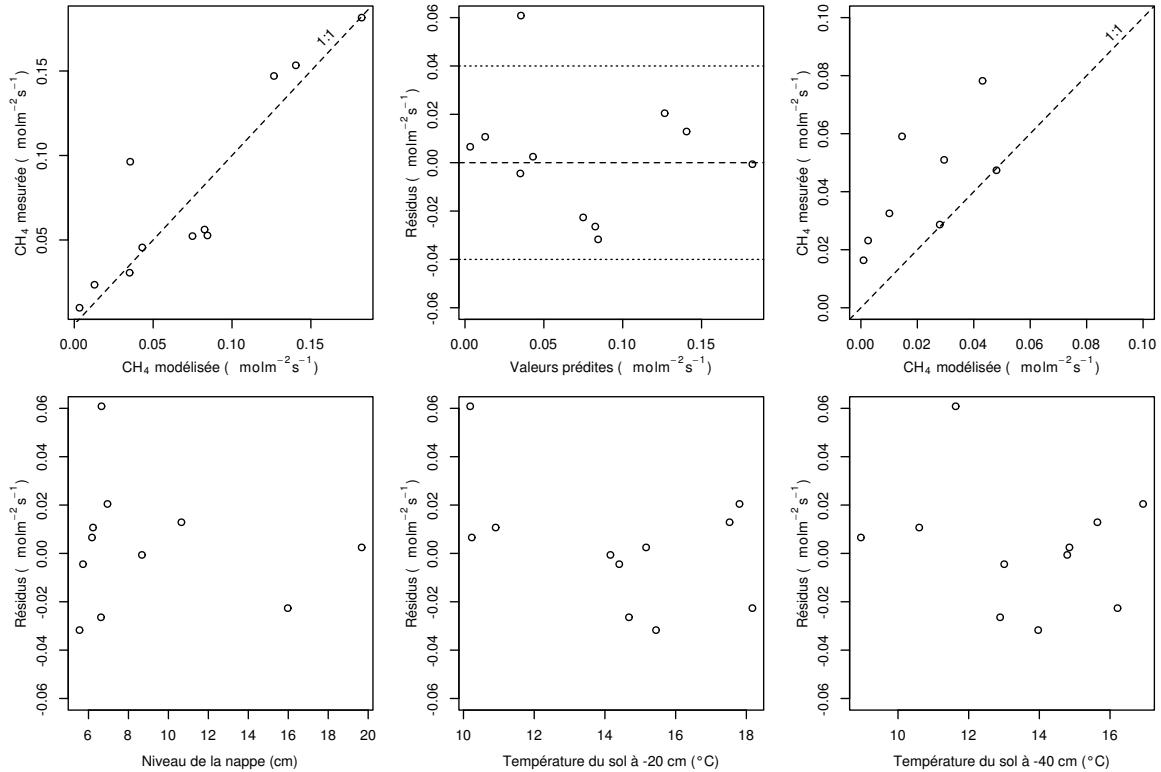


FIGURE 3.12 – RE modèles avec Tair


 FIGURE 3.13 –  $\text{CH}_4$  modèle H

prédicteur (Figure 3.13). le méthane est également corrélé avec les températures, faiblement avec la température de surface puis plus fortement avec les températures du sol à plus forte profondeur. Enfin il est anti-corrélé ( $R=-0.51$ ) avec le niveau de la nappe.

## Le COD

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

#### Bilan (param et valeur)

Afin de calculer le bilan à l'aide des équations XXXX, la température de l'air mesurée au niveau de la station météo a été utilisée. Pour l'indice de végétation, le bilan a été calculé avec une interpolation linéaire entre les points.

### 3.3. Résultats

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

	par	valeur	se	pval	-10 %	+10 %
PPB – Tair IV						
a	33.66	19.89			-9.0	8.9
b	42.45	22.28			19.3	-19.9
c	25.77	15.28			-10.1	8.6
i	0.33				-1.1	1.0
ER – Tair						
a	0.34	0.08			-10	+10
b	0.10	0.01			-22.6	+29.9
CH4 – IV						
a	0.00	0.00			-10	+10
b	13.01	2.82			-43.9	79.2

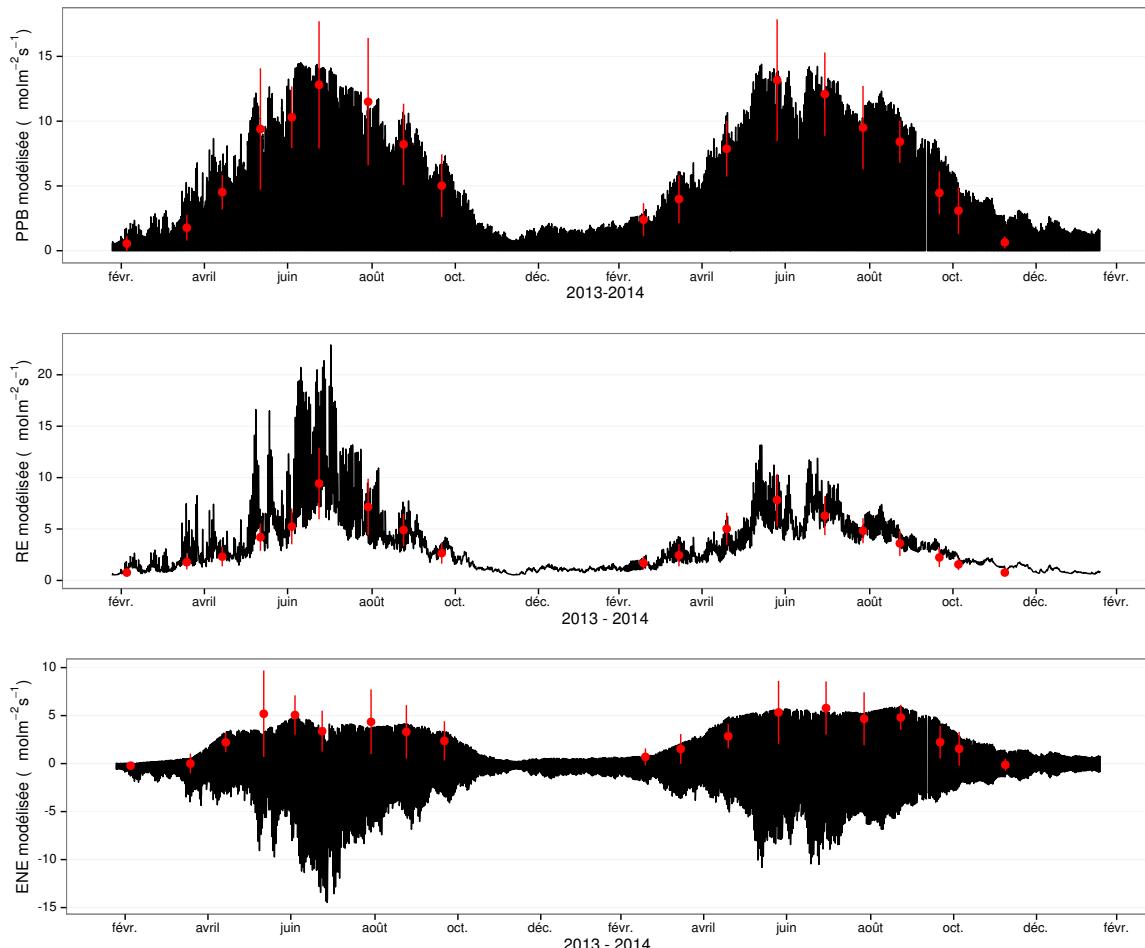


FIGURE 3.14 – Flux de  $\text{CO}_2$  interpolé à partir des équations 3.2 et 3.3 pour la GPP et de l'équation 3.4 pour RE.

Tableau 3.2 – Bilan en gCm<sup>2</sup>an<sup>-1</sup>

	année	PBB	RE	CH4	COD	BCNE
mdl 2 (Tair IV - Tair - IV)	2013	1035.2 ± 209	1332.8 ± 238	10.1 ± 3		
	2014	1212.9 ± 245	1273.3 ± 228	24.6 ± 8		
	total	1124.1 ± 227	1283.9 ± 229	17.4 ± 6		

### Évaluation du bilan

L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles de ±10 %, montre pour une équation exponentielle simple des valeurs attendues ±10 % pour le paramètre a et 29 à −22 % pour le b (Figure ??). Pour la PPB issue des équations 3.2 et 3.3 le paramètre i à très peu d'effet sur le bilan, 0 à −1 %. Cependant l'effet sur le bilan augmente lorsque la végétation est prise en compte (équation 3.1 et 3.3) : −8 à −10 %. À l'inverse, la sensibilité de l'ensemble des autres paramètres (a, b, c) diminue lorsque l'indice de végétation est pris en compte. Le paramètre a est l'exception, passant de −10 à −17 % pour une baisse de 10 %. Considérant le modèle de PPB prenant en compte la végétation, la sensibilité maximum des différents paramètres du bilan est proche de 30 %, et similaire pour la PPB et la RE.

#### 3.3.4 Variabilité spatiale du bilan

##### Représentativité locale

##### Modélisation par placette

##### Corrélation avec facteurs contrôlant

## 3.4 Discussion

#### 3.4.1 Représentativité du modèle à l'échelle de l'écosystème

Valeur absolue des flux

### 3.4. Discussion

---

Tableau 3.3 – Sensibilité relative (en %) du bilan de CO<sub>2</sub> (ENE) en réponse à une variation de ±10 % de chacun des paramètres des modèles.

RE	par	GPP				CH <sub>4</sub>					
		valeur	-10 %	+10 %	par	valeur	-10 %	+10 %	par	valeur	-10 %
mdl 1 équation ?? et équation 3.1 Tair, Tair, H											
a	0.34	-766	766	a	26.23	741	-736	a	17.82	-12.28	12.28
b	0.10	-1730	2289	b	53.68	-3358	2693	b	0.03	-15.08	17.68
				c	27.21	1725	-1680				
				i	1.84	31.56	-26.92				
mdl 2 équation ?? et équation 3.2 Tair, Tair IVcov, H											
a	0.34	-71.08	71.08	a	33.66	56.25	-55.32	a	17.82	-1.14	1.14
b	0.10	-160.59	212.51	b	42.45	-119.84	123.69	b	0.03	-1.40	1.64
				c	25.77	62.63	-53.28				
				i	0.33	6.94	-6.02				
mdl 3 équation ?? et équation 3.2 Tair IVcov, Tair IVcov, H											
a	0.92	-55.69	55.69	a	33.66	61.31	-60.31	a	17.82	-1.24	1.24
b	0.09	-149.40	189.01	b	42.45	-130.64	134.84	b	0.03	-1.53	1.79
c	0.14	-20.89	20.89	c	25.77	68.28	-58.08				
				i	0.33	7.57	-6.56				

Différence entre 2013 et 2014

apport d'un indice de végétation

#### 3.4.2 Sensibilité et limitations du bilan

sensibilité du bilan au variation des paramètres

limitations

- pas d'arbres
- pas de zones à gros touradons
- pas de cartographie (mais pas grave si les placette sont maj bien représentée par mdl ecos)
- extrapolation sur d'autres site difficile (cf validation)

#### 3.4.3 Représentativité locale du modèle

Distribution des paramètres

Pourquoi certaines placette mieux que d'autres

# 4 Effets de l'hydrologie sur les flux de CO<sub>2</sub> et CH<sub>4</sub>

<b>4.1 Manipulation du niveau de l'eau en mésocosmes . . . . .</b>	<b>58</b>
<b>4.2 Introduction . . . . .</b>	<b>58</b>
4.2.1 Procédure expérimentale . . . . .	58
4.2.2 Résultats . . . . .	58
4.2.3 Discussion . . . . .	62

## 4.1. Manipulation du niveau de l'eau en mésocosmes

---

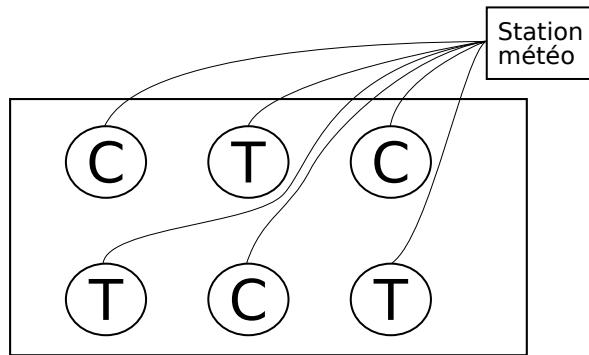


FIGURE 4.1 – Carte mésocosmes Zi

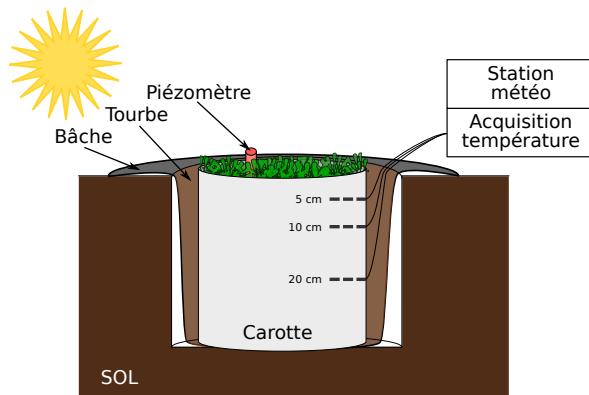


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

## 4.1 Manipulation du niveau de l'eau en mésocosmes

## 4.2 Introduction

### 4.2.1 Procédure expérimentale

### 4.2.2 Résultats

#### Dessication

- augmentation RE
- diminution CH<sub>4</sub>

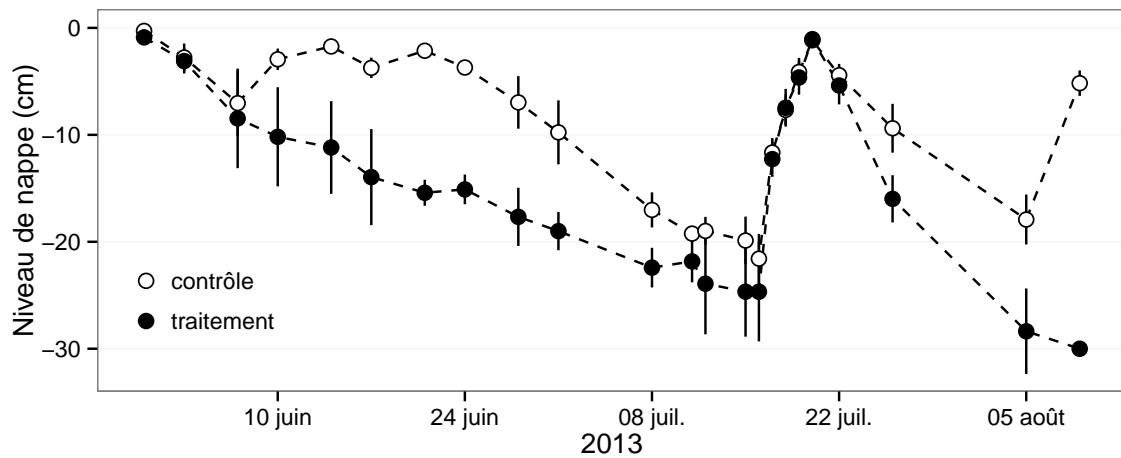


FIGURE 4.3 – Évolution du niveau de la nappe dans les mésocosmes Zi

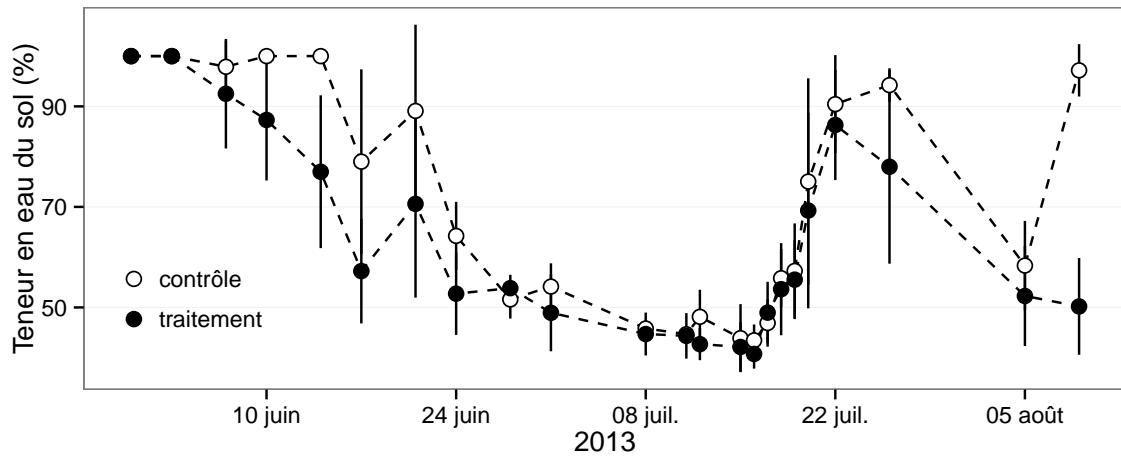


FIGURE 4.4 – Évolution de la teneur en eau du sol dans les mésocosmes Zi

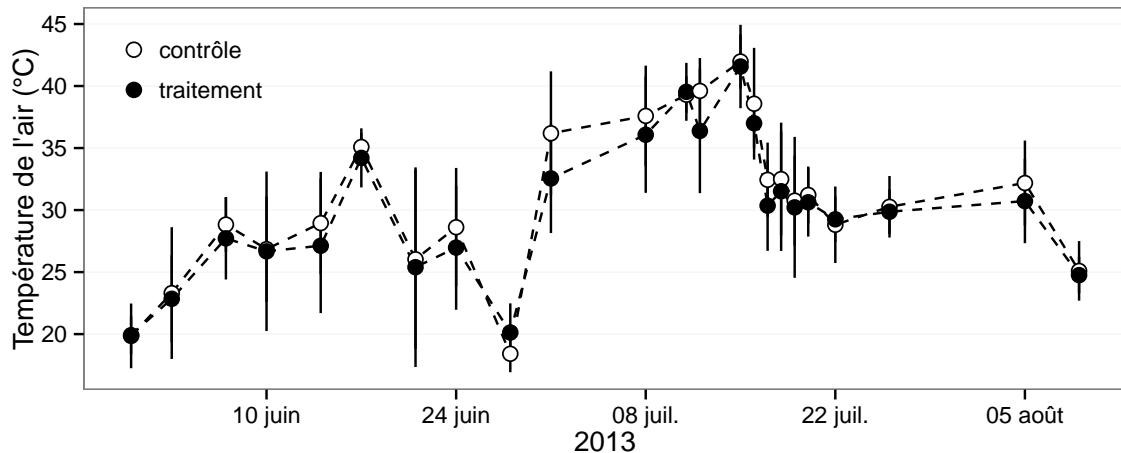


FIGURE 4.5 – Évolution de la température de l'air dans les mésocosmes Zi

## 4.2. Introduction

---

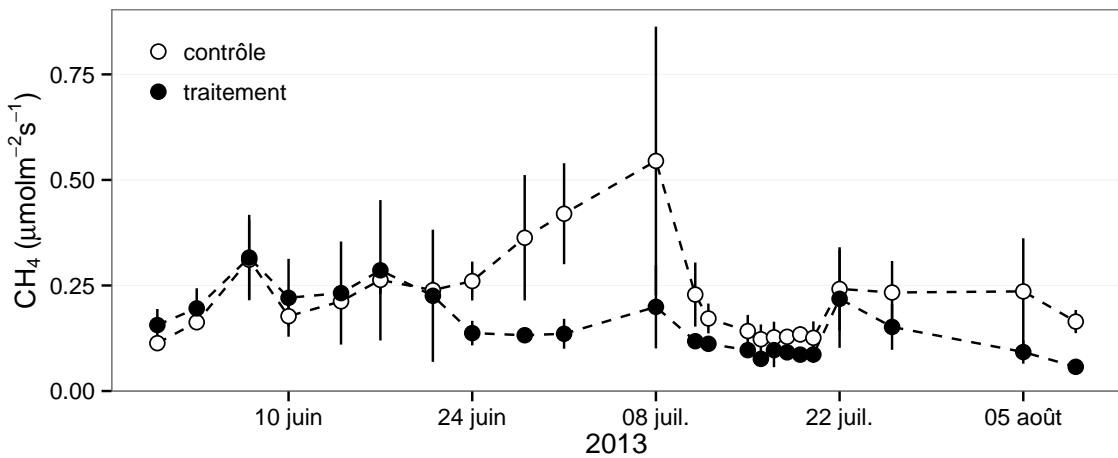


FIGURE 4.6 – Évolution du méthane dans les mésocosmes Zi

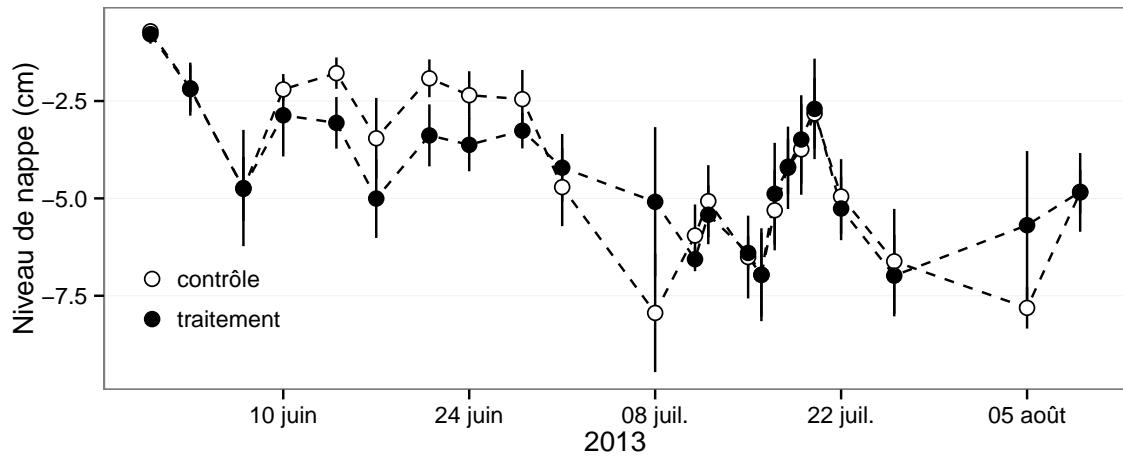


FIGURE 4.7 – Évolution de la RE dans les mésocosmes Zi

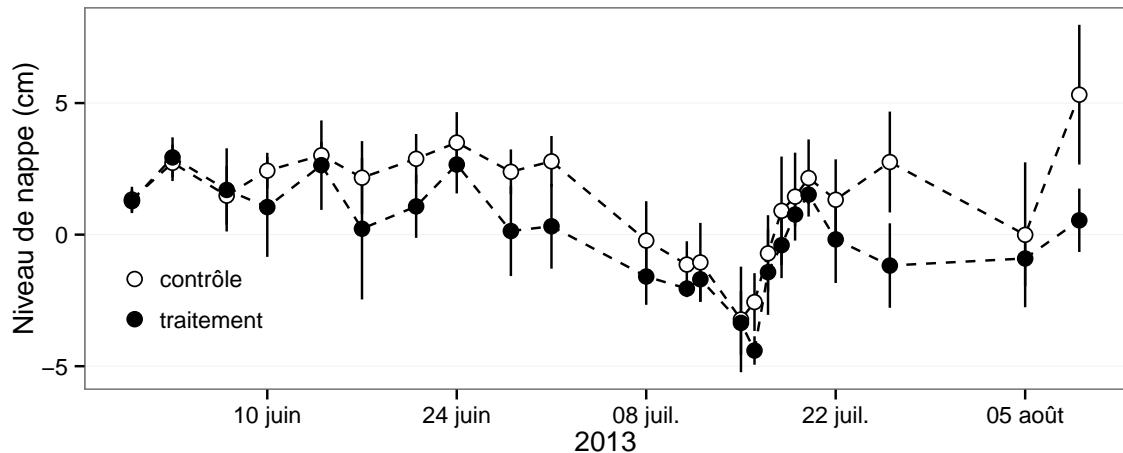


FIGURE 4.8 – Évolution de la NEE dans les mésocosmes Zi

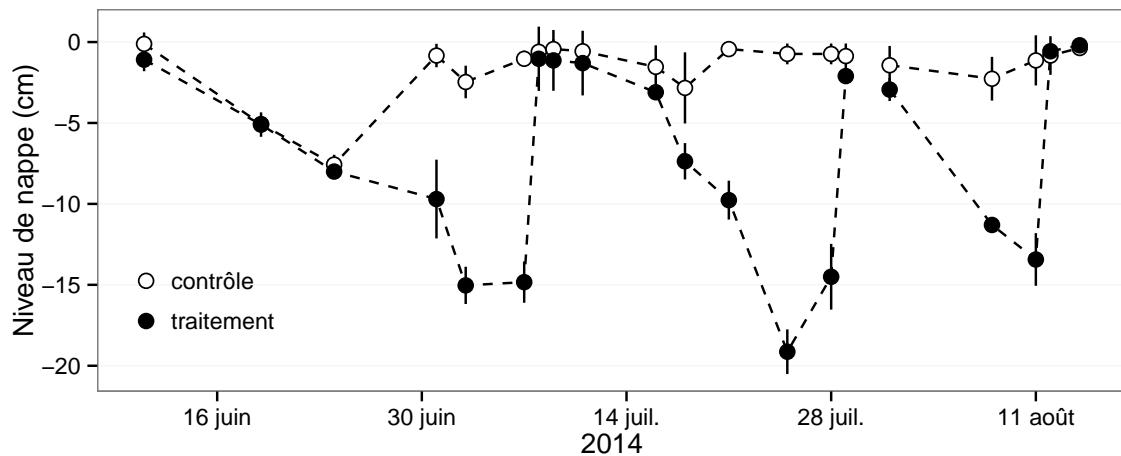


FIGURE 4.9 – Évolution du niveau de la nappe dans les mésocosmes Tianyi

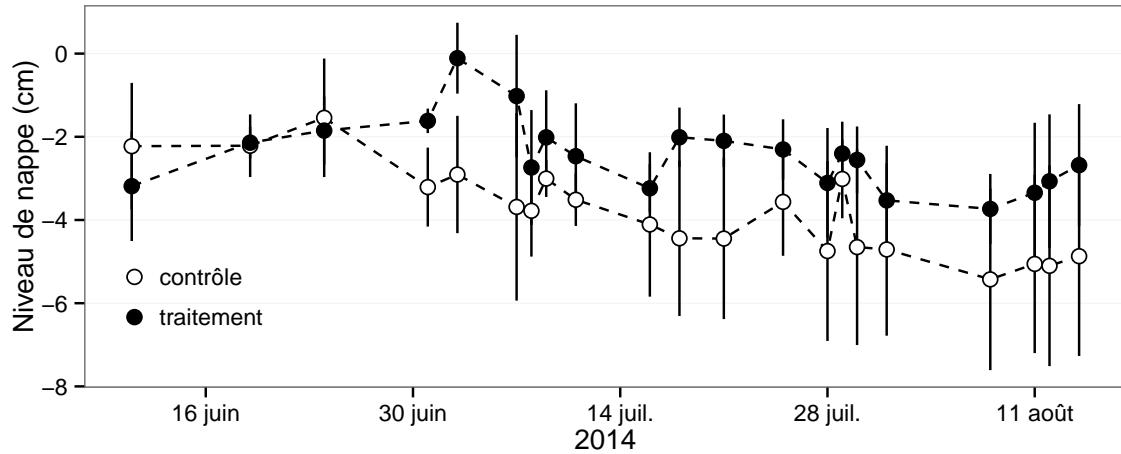


FIGURE 4.10 – Évolution de la NEE dans les mésocosmes Tianyi

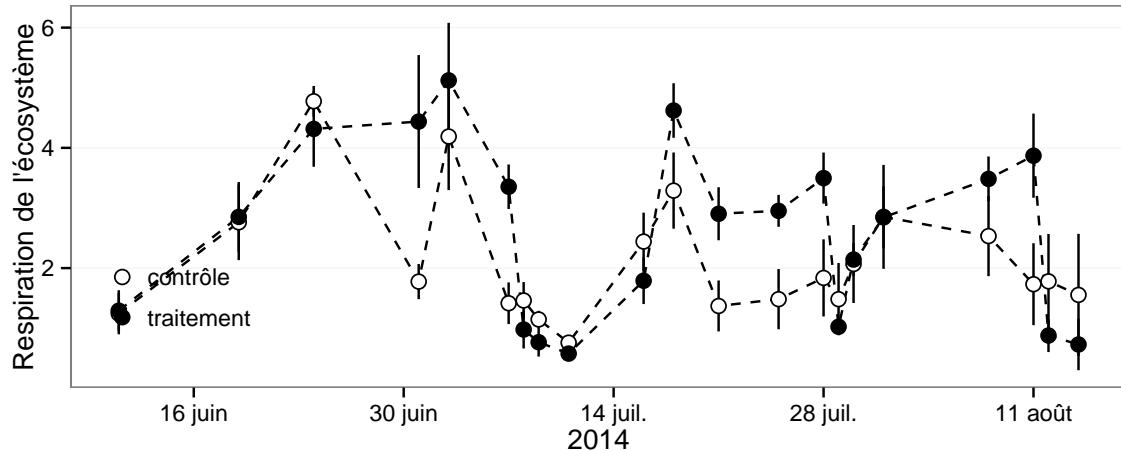


FIGURE 4.11 – Évolution de la RE dans les mésocosmes Tianyi

## 4.2. Introduction

### **Événement pluvieux**

- diminution RE
- augmentation CH<sub>4</sub> avec retard

### **Effet cycles multiples**

#### **4.2.3 Discussion**

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

<b>5.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>65</b>
<b>5.2</b>	<b>Procédure expérimentale et analytique</b>	<b>65</b>
5.2.1	Synchronisation des données	65
5.2.2	Différence entre mesures de jour et mesures de nuit	65
5.2.3	Caractérisation physico-chimique	65
<b>5.3</b>	<b>Résultats</b>	<b>65</b>
5.3.1	Température de l'air et variabilité de RE	65
5.3.2	Synchronisation RE et température du sol	65
5.3.3	Équations utilisées	65
5.3.4	Relation entre RE et la température	65
5.3.5	Évolution du Q10	65
5.3.6	Différence entre mesures de jour et de nuit	65
5.3.7	Caractérisation de la tourbe	65
<b>5.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>65</b>
5.4.1	Différence de RE entre les différents sites	65
5.4.2	Temps de latence entre température et RE	65
5.4.3	La synchronisation entre RE et la température améliore la représentation de la sensibilité de RE à la température	65
5.4.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	65
5.4.5	La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à la synchronisation	65



## 5.1 Introduction

## 5.2 Procédure expérimentale et analytique

### 5.2.1 Synchronisation des données

### 5.2.2 Différence entre mesures de jour et mesures de nuit

### 5.2.3 Caractérisation physico-chimique

## 5.3 Résultats

### 5.3.1 Température de l'air et variabilité de RE

### 5.3.2 Synchronisation RE et température du sol

### 5.3.3 Équations utilisées

### 5.3.4 Relation entre RE et la température

### 5.3.5 Évolution du Q10

### 5.3.6 Différence entre mesures de jour et de nuit

### 5.3.7 Caractérisation de la tourbe

## 5.4 Discussion

### 5.4.1 Différence de RE entre les différents sites

### 5.4.2 Temps de latence entre température et RE

### 5.4.3 La synchronisation entre RE et la température améliore



## Conclusions et perspectives

## 5.5 Bilan du bilan (de C) ?

Flux fort

sensibilité param forte

Modèles multi annuel et prise en compte de la végétation

Quid des variations journalières dans un bilan annuel ?

Les prendre en compte améliorerait-il les modèles

modèles globaux et profondeur de tourbe

## 5.6 Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précèdent le BdC

(lien chap 3 et 4)

## 5.7 Ouverture vers d'autre méthodes de me- sures

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

# Bibliographie

- Alm, J., Saarnio, S., Nykänen, H., Silvola, J., and Martikainen, P. (1999). Winter CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, 44(2) :163–186.
- Ballantyne, D. M., Hribljan, J. A., Pypker, T. G., and Chimner, R. A. (2014). Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in northern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1) :35–47.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rödenbeck, C., Arain, M. A., Baldocchi, D., Bonan, G. B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Oleson, K. W., Rousset, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F. I., and Papale, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993) :834–838.
- Bond-Lamberty, B. and Thomson, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288) :579–582.
- Bortoluzzi, E., Epron, D., Siegenthaler, A., Gilbert, D., and Buttler, A. (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration. *New Phytol.*, 172(4) :708–718.
- Bubier, J., Costello, A., Moore, T. R., Roulet, N. T., and Savage, K. (1993). Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71(8) :1056–1063.
- Bubier, J. L., Crill, P. M., Moore, T. R., Savage, K., and Varner, R. K. (1998). Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in a boreal peatland complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4) :703–714.
- Bubier, J. L., Moore, T. R., Bellisario, L., Comer, N. T., and Crill, P. M. (1995). Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(4) :455–470.
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., Chhabra, A., DeFries, R., Galloway, J., Heimann, M., and others (2014). Carbon and other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- Crow, S. E. and Wieder, R. K. (2005). Sources of CO<sub>2</sub> emission from a northern peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7) :1825–1834.
- Eswaran, H., Van Den Berg, E., and Reich, P. (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1) :192–194.
- Francez, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum, de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39 :205–270.

- Gorham, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2) :182–195.
- Guimbaud, C., Catoire, V., Gogo, S., Robert, C., Chartier, M., Laggoun-Défarge, F., Grossel, A., Albéric, P., Pomathiod, L., Nicoullaud, B., and Richard, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Technology*, 22(7) :1–17.
- Harris, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO<sub>2</sub> Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19) :7865–7870.
- Joosten, H. and Clarke, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International mire conservation group.
- June, T., Evans, J. R., and Farquhar, G. D. (2004). A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3) :275–283. WOS :000220831200008.
- Kim, J. and Verma, S. B. (1992). Soil surface CO<sub>2</sub> flux in a Minnesota peatland. *Biogeochemistry*, 18(1) :37–51.
- Lappalainen, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society Jyskä.
- Livingston, G. P. and Hutchinson, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas. Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- Luo, Y. and Zhou, X. (2006). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations. In Luo, Y. and Zhou, X., editors, *Soil Respiration and the Environment*, pages 161 – 185. Academic Press, Burlington.
- Manneville, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse, Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- Post, W. M., Emanuel, W. R., Zinke, P. J., and Stangenberger, A. G. (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298 :156–159.
- Pumpanen, J., Kolari, P., Ilvesniemi, H., Minkkinen, K., Vesala, T., Niinistö, S., Lohila, A., Larmola, T., Morero, M., Pihlatie, M., Janssens, I., Yuste, J. C., Grünzweig, J. M., Reth, S., Subke, J.-A., Savage, K., Kutsch, W., Østreng, G., Ziegler, W., Anthoni, P., Lindroth, A., and Hari, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO<sub>2</sub> efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4) :159–176.
- Robert, M. and Saugier, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7) :577–595.
- Siegenthaler, U. and Oeschger, H. (1987). Biospheric CO<sub>2</sub> emissions during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*, 39B(1–2) :140–154.
- Silvola, J., Alm, J., Ahlholm, U., Nykänen, H., and Martikainen, P. J. (1996). The contribution of plant roots to CO<sub>2</sub> fluxes from organic soils. *Biol. Fertil. Soils*, 23(2) :126–131.
- Society, I. P. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society.
- Turunen, J., Tomppo, E., Tolonen, K., and Reinikainen, A. (2002). Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and subarctic regions. *The Holocene*, 12(1) :69–80.

Worrall, F., Burt, T., Rowson, J., Warburton, J., and Adamson, J. (2009). The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total Environment*, 407(13) :4084–4094.

# Index

## A

atterrissement ..... 10

## C

carbone

  stock ..... 10

changements globaux ..... 2, 12

## E

échange net de l'écosystème

  contrôle ..... 18

## P

paludification ..... 10

photosynthèse ..... 14

production primaire brute

  contrôle ..... 18

## R

respiration ..... 14

  de l'écosystème ..... 14

  contrôle ..... 17

  du sol ..... 15

## S

services écologiques ..... 3

## T

tourbières ..... 8–13

  distribution ..... 9

  formation ..... 10

  surface ..... 9

  utilisation ..... 12

turbification ..... 8

## Z

zone humide ..... 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 Domitianus gener, paulo ante agens palatii Caesaris curam, ad Mesopotamiam missus a socero per militares numeros immode dicte scrutabatur, an quaedam altiora meditantis iam Galli secreta suscepit scripta, qui conpertis Antiochiae gestis per minorem Armeniam lapsus Constantinopolim petit.

Mots clés : mot 1, mot 2, ...

[Titre de la thèse (en anglais)]

Résumé : (1700 caractères max.)

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

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

Mots clés : mot 1, mot 2, ...