

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

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

THÈSE présentée par : Benoît D'ANGELO

soutenue le : [XX mois en lettres 2015]

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

Discipline : Sciences de la Terre et de l'Univers

[Titre de la thèse]

[Sous titre éventuel]

THÈSE dirigée par :

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

RAPPORTEURS :

Prénom Nom Titre, établissement
Prénom Nom Titre, établissement

JURY:

Table des matières

Table des matières	iii
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	ix
Remerciements	xi
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	7
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	19
1.2.1 GES et Tourbières	19
1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	36
1.3 Objectifs du travail	39
2 Sites d'études et méthodologies employées	41
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
2.2 Autres sites du service national d'observation	47
2.3 Mesures de flux de gaz	48
2.3.1 Les mesures de CO ₂	48
2.3.2 Les mesures de CH ₄	50
2.3.3 Le calcul des flux	52
2.4 Facteurs contrôlants	52
2.4.1 acquisitions automatisées	52
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	55
3.1 Introduction	56
3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
3.2.1 Méthodes de mesures	57
3.2.2 Modélisation du bilan de C	59
3.3 Résultats	64
3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière de La Guette	64
3.3.2 Sélection des modèles	69

3.3.3	Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle de l'écosystème	77
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan	84
3.4	Discussion	86
3.4.1	Estimations des flux	86
3.4.2	Estimations des bilans	89
3.4.3	Sensibilité et limitations du bilan	89
3.4.4	Représentativité locale du modèle	90
3.4.5	Variation du bilan avec la végétation	90
3.4.6	perspectives	91
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES	93
4.1	Introduction	94
4.2	Procédure expérimentale	95
4.2.1	Expérimentation A	96
4.2.2	Expérimentation B	96
4.2.3	traitement	97
4.3	Résultats	98
4.3.1	Expérimentation A	98
4.3.2	Expérimentation B	101
4.3.3	tendances générales	104
4.4	Discussion	104
4.4.1	Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	104
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	106
4.4.3	Effet cycles multiples	107
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème (article)	109
5.1	Introduction	111
5.1.1	Study sites	113
5.1.2	Data acquisition	113
5.1.3	Data synchronisation	114
5.1.4	Sensitivity of ER to temperature	114
5.1.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	115
5.1.6	Physico-chemical characterisation of the peat	115
5.2	Résultats	116
5.2.1	Température de l'air et variabilité de RE	116
5.2.2	Synchronisation RE et température du sol	117
5.2.3	Équations utilisées	118
5.2.4	Relation entre RE et la température	119
5.2.5	Évolution du Q10	120
5.2.6	Différence entre mesures de jour et de nuit	122
5.2.7	Caractérisation de la tourbe	122
5.3	Discussion	122
5.3.1	Différence de RE entre les différents sites	122
5.3.2	Temps de latence entre température et RE	126
5.3.3	La synchronisation entre RE et la température améliore la représentation de la sensibilité de RE à la température	127

5.3.4	Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	128
5.3.5	La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à la synchronisation	128
5.4	Conclusions	129
Conclusions et perspectives		131
5.5	Bilan du bilan (de C) ?	132
5.6	L'hydrologie	132
5.6.1	Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches qui précèdent le BdC	133
5.7	Ouverture vers d'autre méthodes de mesures	133
5.8	perspectives	134
Références bibliographiques		145
Index		146
Annexes		147
A	Photos supplémentaires	148
B	protocole végétation	148
C	CARBODIV	151
D	package m70r	151

Liste des figures

1.1	Global distribution of peatlands	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013b)	14
1.4	Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006)	19
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 ^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyenne (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95 ^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012)(IPCC2013).	20
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	21
1.7	schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère	22
1.8	todo, modifié d'après Long et Hällgren (1993)	27
1.9	Productivités moyennes des espèces de sphaignes en g m ⁻² an ⁻¹ . Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. modifié d'après Gunnarsson (2005)	29
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35
1.11	Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m ⁻² an ⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle	36
2.1	Site d'études SNOT	42
2.2	Carte de la tourbière de La Guette	44
2.3	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	45
2.4	Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	46
2.5	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	46
2.6	Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014 . .	47
2.7	Mesures de CO ₂	49
2.8	SPIRIT	51

3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié	57
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)	62
3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)	63
3.4	Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	64
3.5	Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015	65
3.6	Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	65
3.7	Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.8	Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	66
3.9	Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.	67
3.10	Évolution des flux de méthane moyen (N ?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)	69
3.11	Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant	70
3.12	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1	71
3.13	PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3	73
3.14	RE modèles avec Tair	75
3.15	RE modèles avec Tair	76
3.16	CH ₄ modèle H	76
3.17	Flux de CO ₂ interpolé à partir de PPB-1 et PPB-2	79
3.18	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	80
3.19	Flux de CO ₂ interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3	80
3.20	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3	83
3.21	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	84
3.22	Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2	85
4.1	Prélèvement des mésocosmes	97
4.2	Schéma d'un mésocosme	98
4.3	Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu.	99
4.4	Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.	102
4.5	Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe	105

5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	117
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	118
5.3	Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.	121
5.4	Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).	123
5.5	Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature ($T_5 - NS$), synchronised data at -5 cm depth temperature ($T_5 - S$), and non-synchronised data at air temperature (T_{air}).	124
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013	133
7	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesure.	148
8	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	149
9	Scanne des feuilles	149
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	150

Liste des tableaux

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	15
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicale). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	17
3.1	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	78
3.2	Bilan des flux en gCm2an1	81
3.3	Bilan des flux en gCm2an1	81
3.4	Sensibilité relative (en %) du bilan de CO ₂ (ENE) en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	82
3.5	Bilan des flux de CO ₂ en gCm2an1, en utilisant PPB-2 et RE-3	85
4.1	Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations	97
5.1	R ² and NRMSE profile with depth for models using non-synchronised and synchronised data and for the three equations (linear : lin, exponential : exp, arrhenius : arr).	119
5.2	Peat chemical properties as a function of depth in cm : content (%) N, C, H, S, the total, retention and effective porosity, Φ_T , Φ_R , Φ_E respectively in $m^3.m^{-3}$, solid peat volumic fraction in $m^3.m^{-3}$ and the bulk density (Bd) in $g.cm^{-3}$	125

Remerciements

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

¹ Introduction

² Contexte général

³ En 1957, Charles David Keeling, scientifique américain, met au point et utilise
⁴ pour la première fois, un analyseur de gaz infra-rouge pour mesurer la concentration
⁵ de CO₂ de l'atmosphère sur l'île d'Hawaii, à Mauna Loa. La précision et la fréquence
⁶ importante de ses mesures lui permirent de voir pour la première fois les variations
⁷ journalières et saisonnières des concentrations en CO₂ atmosphérique, mais également à
⁸ plus long terme leur tendance haussière [Harris \(2010\)](#). Le CO₂ est un gaz à effet de serre
⁹ (GES) et son accumulation dans l'atmosphère... **force ? comparaison ? explication**
¹⁰ **effet de serre ?** Ce constat a probablement joué un rôle considérable dans la prise de
¹¹ conscience, par la communauté scientifique, de l'importance et de l'intérêt de l'étude du
¹² changement climatique et plus largement des changements globaux. Car si à l'époque
¹³ les concentration en CO₂ étaient inférieures à 320 ppm (partie par millions) elles ont
¹⁴ dépassé, au printemps 2014, la barre symbolique des 400 ppm selon un communiqué de
¹⁵ l'Organisation Météorologique Mondiale. Les concentrations pré-industrielles (avant
¹⁶ 1800) sont quant à elles généralement estimées à 280 ppm [Siegenthaler et Oeschger](#)
¹⁷ ([1987](#)).

¹⁸ Aujourd'hui, que ce soit pour le comprendre, le caractériser ou bien le prédire,
¹⁹ de nombreux **Combien ? cf fact sheet IPCC** scientifiques dans un grand nombre
²⁰ de disciplines, travaillent directement ou indirectement sur les changements globaux.
²¹ Ils sont nombreux également à collaborer au sein du Groupe d'experts Intergouver-
²² nemental sur l'Évolution du Climat (GIEC), qui rassemble, évalue et synthétise les
²³ connaissances internationales liées au sujet.

²⁴ De manière générale, parmi les flux de C mesurés entre la biosphère et l'atmosphère,
²⁵ la respiration et la photosynthèse sont les plus importants, 98 et 123 PgC/yr pour le flux
²⁶ de respiration globale (+ les feux) et la photosynthèse respectivement [Bond-Lamberty](#)
²⁷ et [Thomson \(2010\)](#); [Beer et al. \(2010\)](#). Pour comparaison les flux liés à la production
²⁸ de ciment et aux ressources fossiles (charbon, pétrole et gaz) représentent 7.8 PgC/yr

29 Ciais *et al.* (2014).

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

32 schéma ?

33 Zones humides tourbières

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

37 Pourquoi étudier les tourbières aujourd'hui ?

38 Les sols stockent entre 1500 et 2000 GtC et parmi eux, les tourbières, zones humides
39 longtemps considérée néfastes et impropre, ont été drainées et exploitées. Pourtant,
40 parmi les nombreux services écologiques qu'elles donnent (épuration du sol, régulation
41 des flux hydriques, biodiversité), elles constituent un stock de carbone relativement
42 important au regard de la surface qu'elles occupent. Ainsi il est généralement admis que
43 les tourbières contiennent un quart à un tiers du carbone présent Chiffres (**surfaces...**)
44 dans l'ensemble des terres émergées tandis qu'elle ne constituent que 3 % des surfaces
45 continentales (**Réf needed**). Ce ratio relativement important, correspond à un stock
46 d'environ 455 Gt Gorham (1991); Turunen *et al.* (2002). Il est à mettre perspective
47 avec les autres stock du cycle du carbone. On observe que ce stock est du même ordre
48 de grandeur que celui de la végétation

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

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

54 Transition modèles

55 En octobre 2013 le GIEC a publié le rapport du groupe de travail I qui travaille sur
56 les aspects scientifiques physiques du système et du changement climatique. S'il note
57 que les connaissances ont avancé, il note également que de nombreux processus ayant

58 trait à la décomposition du carbone sont toujours absents des modèles notamment en
59 ce qui concerne le carbone des zones humides boréales et tropicales et des tourbières.
60 (Réf needed)

61 Objectif de la thèse et approche mise en oeuvre

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

70 Pour atteindre ces objectifs, nos travaux ont été articulés autour de trois axes
71 principaux : Dans un premier temps, l'**observation** régulière des flux de gaz (CO_2
72 et CH_4) ainsi que d'un certain nombre de paramètres environnementaux servant à la
73 caractérisation des variabilités spatiales et temporelles, ainsi qu'à l'étude des facteurs
74 contrôlant. Certains facteurs contrôlant qui sont, dans un second temps, étudiés plus
75 spécifiquement à travers un volet **expérimentation**. Ce dernier doit permettre une
76 meilleure compréhension des processus clés avec notamment l'impact de l'hydrologie.
77 Enfin un troisième volet axé sur la **modélisation**, avec le développement d'un modèle
78 le plus mécaniste possible.

79 Cette thèse est structurée de la façon suivante :

80 — Le premier chapitre pose le contexte dans lequel s'inscrit ce travail. Cette syn-
81 thèse bibliographique se découpe en trois parties, la première relativement gé-
82 nérale définit les terminologies et les concepts principaux employés par la suite.
83 La seconde précise l'état des connaissances sur les tourbières vis à vis des flux

- 84 de carbone. Enfin la troisième partie replaces ce travail au sein du contexte
85 précédemment établi.
- 86 — Le deuxième chapitre quant à lui décrit d'abord les sites d'études puis les mé-
87 thodes et matériels employés lors des différentes expérimentations.
- 88 — Le troisième chapitre présent l'estimation du bilan de carbone de la tourbière
89 de La Guette, sa variabilité temporelle et spatiale.
- 90 — Le quatrième chapitre décrit l'effet de cycle de dessication/ré-humectation sur
91 les flux de GES de mésocosmes prélevés sur le terrain.
- 92 — Le cinquième chapitre
- 93 — Enfin la dernière partie du document se veut une synthèse des travaux réalisés, de
94 leur résultats, suivie d'une ouverture vers les perspectives que ce travail apporte.

⁹⁵ 1 Synthèse bibliographique

⁹⁶

⁹⁷	1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
⁹⁸	1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
⁹⁹	1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
¹⁰⁰	1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	16
¹⁰¹	1.2 Flux de gaz à effet de serre et facteurs contrôlants	19
¹⁰²	1.2.1 GES et Tourbières	19
¹⁰³	1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières	22
¹⁰⁴	1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux	26
¹⁰⁵	1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	33
¹⁰⁶	1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux	36
¹⁰⁷	1.3 Objectifs du travail	39
¹⁰⁸		
¹⁰⁹		
¹¹⁰		

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

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

117 1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

120 1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

121 Définitions

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

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

ZONES HUMIDES :

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

(Ramsar, 1987)

131 Les zones humides regroupent donc des écosystèmes très variés parmi lesquels les
132 marais, les mangroves, les plaines d'inondations et les tourbières. Ces dernières sont
133 des écosystèmes plutôt continentaux (par opposition aux écosystèmes côtiers comme
134 les deltas) et ont comme particularité d'avoir, comme toutes les zones humides, un
135 niveau de nappe élevé et donc une zone anaérobie importante. Ceci induit le dévelop-
136 pement de communautés microbienne et végétales spécifiques, adaptées aux milieux
137 fortement humides ou inondés. Les sphaignes étant la végétation caractéristique de ces
138 écosystèmes, ce sont des mousses, des bryophytes de la famille des *Sphagnaceae*.

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

TOURBIÈRE :

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

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

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

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

TOURBIÈRE ACTIVE :

¹⁴⁶ Écosystèmes dans lesquels un processus de tourbification est actif.

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

¹⁴⁷ Cette seconde définition correspond au *mire* anglo-saxon et peut être traduite en fran-
¹⁴⁸ çais par le terme de tourbière active. Les concepts derrières ces deux définitions se
¹⁴⁹ chevauchent mais ne sont pas complètement similaires : une tourbière drainée peut,
¹⁵⁰ par exemple, avoir plus de 30 cm de tourbe et ne plus former de tourbe, ne plus être
¹⁵¹ active. À l'inverse il peut exister des zones où l'épaisseur de tourbe est inférieure à
¹⁵² 30 cm malgré un processus de tourbification actif. Un même écosystème tourbeux peut
¹⁵³ d'ailleurs contenir à la fois des zones qui correspondent à la première définition et
¹⁵⁴ d'autres à la seconde. Les tourbières sont donc, selon la définition utilisée, des éco-
¹⁵⁵ systèmes contenant ou des écosystèmes formant de la tourbe. Mais qu'est ce que la
¹⁵⁶ tourbe ?

TOURBE :

¹⁵⁷ «Accumulation sédentaire³ de matériel composé d'au moins 30 % (matière
sèche), de matières organiques mortes.»

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

¹⁵⁸ Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol
¹⁵⁹ organique (histosol) au sens large, dans lesquels sont classés la majorité des sols tour-
¹⁶⁰ beux (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre
¹⁶¹ sols organiques et tourbes avec un seuil à 75 % ([Andrejko et al., 1983](#)) ou 80 % ([Landva
et al., 1983](#)). Il est également nécessaire de préciser que, au delà de la classification
¹⁶² utilisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement
¹⁶³ 80 % de matières organiques au minimum ([Rydin et Jeglum, 2013a](#)). Ce processus de
¹⁶⁴ formation est appelé la tourbification ou turfigénèse et les matières organiques accu-
¹⁶⁵ mulées proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques
¹⁶⁶ de la façon suivante :

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

MATIÈRES ORGANIQUES :

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

168

¹⁶⁹ Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

¹⁷⁰ Ces variations de définitions ajoutées aux limites floues qui peuvent exister entre
¹⁷¹ certain écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosys-
¹⁷² tèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par
¹⁷³ les tourbières à environ 4 000 000 km² ([Lappalainen, 1996](#)). Cette surface correspond
¹⁷⁴ à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont
¹⁷⁵ situés dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales
¹⁷⁶ ([Strack, 2008](#)) (Figure 1.1). Ce sont sur ces écosystèmes que sera focalisé ce travail, lais-
¹⁷⁷ sant de côté les tourbières tropicales dont le fonctionnement est distinct et spécifique
¹⁷⁸ (**Réf needed**).

¹⁷⁹ La formation des tourbières

¹⁸⁰ L'atterrissement et la paludification sont les deux processus principaux permettant
¹⁸¹ la formation des tourbières (Figure 1.2). Il s'agit pour le premier du comblement pro-
¹⁸² gressif d'une zone d'eau stagnante (Figure 1.2). Ce comblement est généralement lié à
¹⁸³ l'action combiné d'apports exogènes et d'une végétation colonisant les eaux en formant
¹⁸⁴ des tremblants⁵. La paludification est la formation de tourbe directement sur un sol
¹⁸⁵ minéral, grâce à des conditions d'humidité importante dans des zones peu perméables

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

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

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

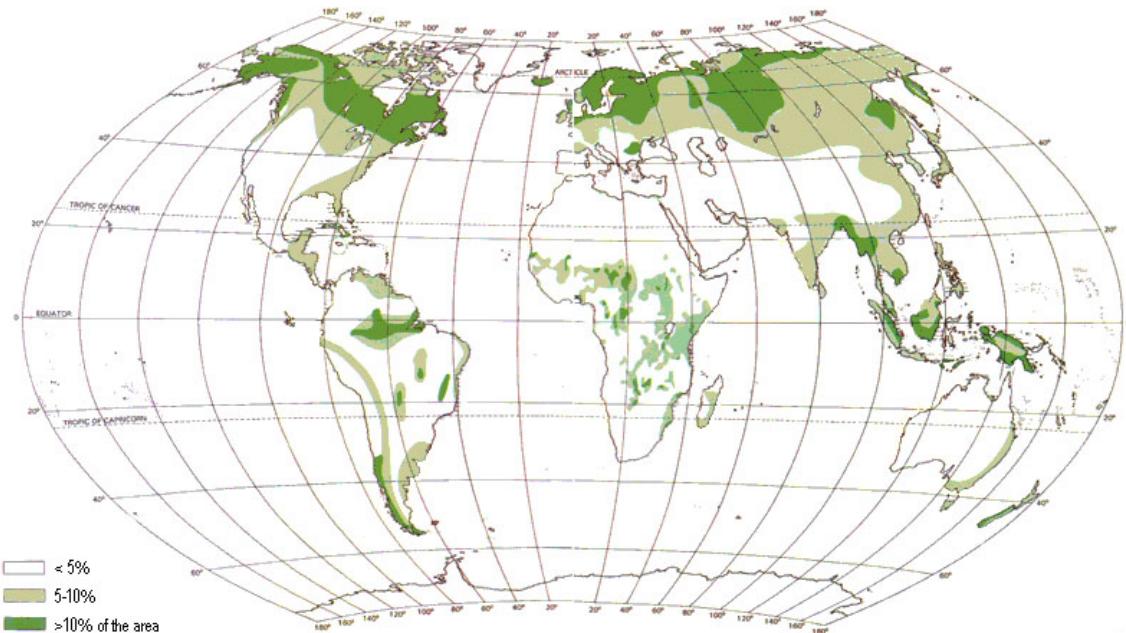


FIGURE 1.1 – Global distribution of peatlands

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

189 Classifications

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

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

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

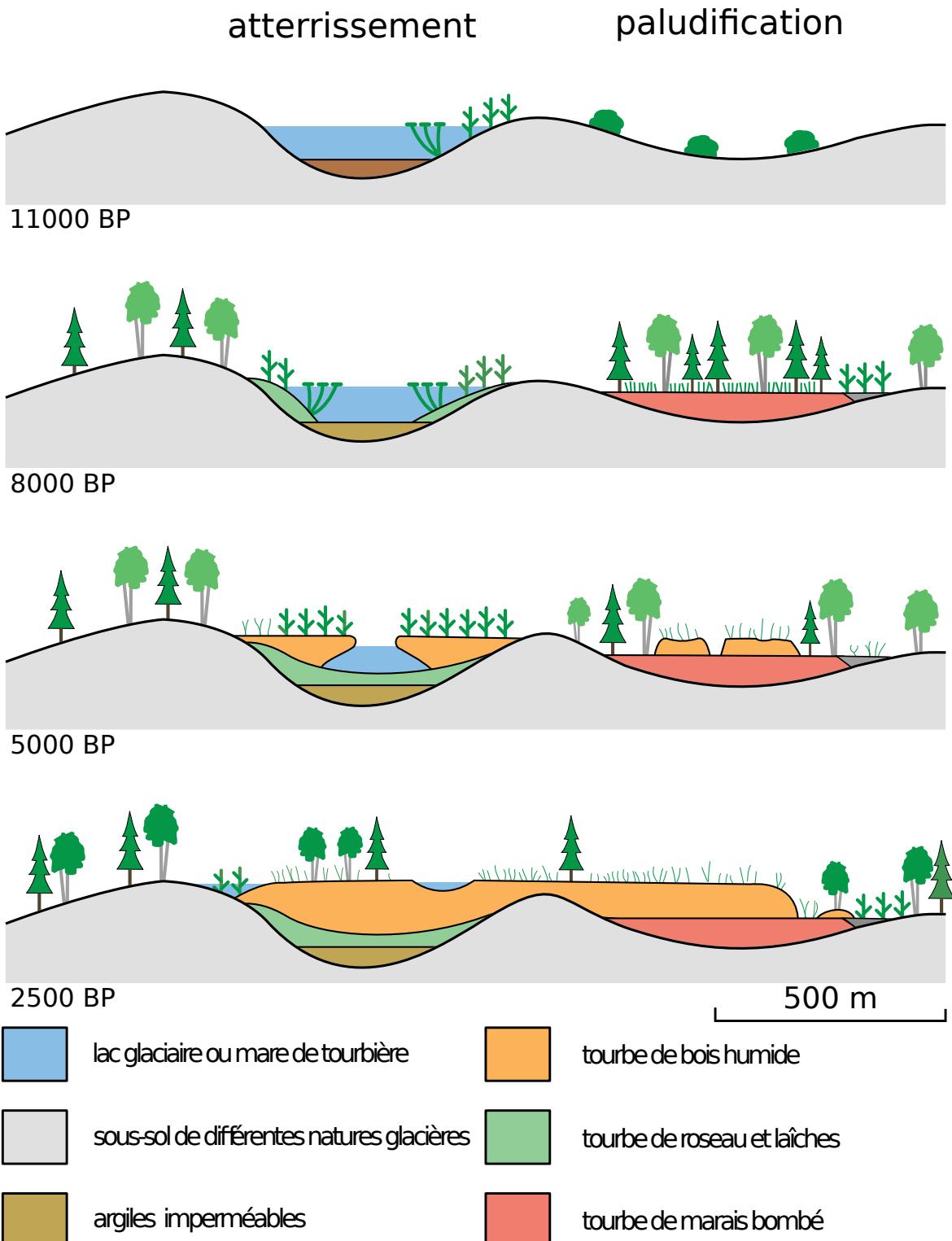


FIGURE 1.2 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. modifié d'après [Manneville \(1999\)](#)

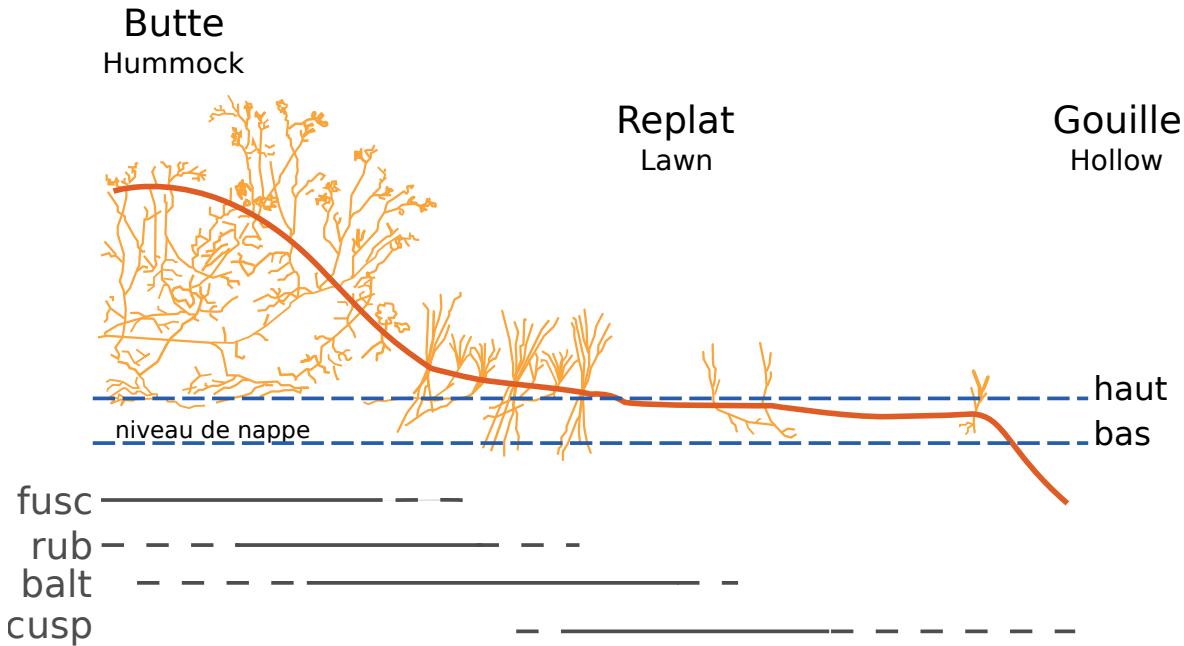


FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après [Rydin et Jeglum \(2013b\)](#)

202 un niveau de nappe très proche de la surface du sol. De forme concave ou en pente elles
 203 sont généralement alimentées en eaux par des sources ou par ruissellement et sont donc
 204 dites minérotrophes. Le pH de leur eaux de surface varient de 4 à 8. Les végétations
 205 dominantes de ces écosystèmes peuvent être des bryophytes, des graminées ou des
 206 arbustes bas ([Rydin et Jeglum, 2013b](#)). Au sein de ces écosystèmes la topographie
 207 est fortement variables et fait l'objet d'une terminologie particulière : on parle de
 208 buttes (*Hummock* en anglais) pour désigner des sur-élévation topographique, de Gouille
 209 (*Hollow* en anglais) pour les dépressions et de replat (*Lawn* en anglais) pour les zones
 210 entre les deux (Figure 1.3).

211 1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

212 Puits de carbone

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

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

217 270 et 455 Gt C (Tableau 1.1). Cela représente 10 à 25 % du carbone présent dans les
 218 sols et entre 30 et 60 % du stock de carbone atmosphérique. Ce stock est un héritage
 219 datant des 10 derniers milliers d'années, l'holocène, période pendant laquelle se sont
 220 formés la majorité des tourbières (Yu *et al.*, 2010) (Figure 1.4).

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

1.1. Les tourbières et le cycle du carbone

238 Biodiversité dans les tourbières

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

251 Autres fonctions environnementales

252 Les tourbières jouent également un rôle important vis-à-vis de la qualité de l'eau,
253 notamment en filtrant les matières en suspension, en dégradant certains micro-polluants
254 organiques. Elles permettent également de tamponner les effets d'une sécheresse ou
255 d'une inondation en fournissant un peu d'eau dans le premier cas et en épongeant une
256 partie des excédants dans le second ([Joosten et Clarke, 2002](#); ?).

257 1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

258 On définit les changements globaux comme l'ensemble des modifications environne-
259 mentales plus ou moins rapide, ayant lieu à l'échelle mondiale, quelle que soit leur ori-
260 gine. Les deux contraintes développées dans cette partie sont la pressions de l'homme :
261 contrainte anthropique, et celle du climat : contrainte climatique.

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

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

²⁶² Contrainte anthropique

²⁶³ L'interaction entre les Hommes et les zones humides au sens large et les tourbières
²⁶⁴ en particulier remonte probablement à l'aube de l'humanité. De grandes découvertes
²⁶⁵ archéologiques ont été faites dans ces écosystèmes témoins d'époques révolues. Des
²⁶⁶ chemins de rondins néolithique aux crannogs de l'époque romaine ([Buckland, 1993](#)).
²⁶⁷ L'utilisation de la tourbe et des tourbières a du commencer relativement tôt, mais c'est
²⁶⁸ à partir du 17^e siècle que le drainage de ces écosystèmes, pour les convertir en terres
²⁶⁹ agricoles, s'est intensifié. Au 19^e siècle, l'apparition de machines permettant une ré-
²⁷⁰ colte industrialisée de la tourbe, a développé son utilisation comme combustible. Enfin
²⁷¹ depuis le milieu du 20^e une part importante de ces écosystèmes ont été drainé pour
²⁷² développer la sylviculture. Aujourd'hui l'exploitation principale de la tourbe est liée à
²⁷³ son utilisation comme substrat horticole ([Lappalainen, 1996; Chapman et al., 2003](#)).
²⁷⁴ Suite à ces perturbations, la surface de tourbières altérée est estimée à 500 000 km² en-
²⁷⁵ viron, principalement du fait de leur reconversion pour l'agriculture et la sylviculture
²⁷⁶ (Tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement agricole, la surface
²⁷⁷ des tourbières a été par deux entre 1945 et 1998, passant de 1200 km² à 600 km² ([Lap-](#)
²⁷⁸ [palainen, 1996; Manneville, 1999](#)).

²⁷⁹ Ces écosystèmes ont donc été et sont encore perturbés par différentes activités
²⁸⁰ humaines.

281 Contrainte climatique

282 Comme nous l'avons dit, le stock de C accumulé par les tourbières s'est majori-
283 tairement constitué pendant l'Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient
284 influencés par le climat, et leur développement n'a pas été linéaire sur ces douze derniers
285 milliers d'années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très important
286 au début de cette période entre il y a 12 000 et 8000 ans ([Smith et al., 2004](#); [MacDo-](#)
287 [nald et al., 2006](#); [Yu et al., 2009](#)). Cette période coïncide avec le maximum thermique
288 holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud que aujourd'hui
289 ([Kaufman et al., 2004](#)). Ce constat peu sembler paradoxal si l'on considère que dans
290 la littérature concernant les tourbières et le réchauffement actuel, la crainte de voir
291 ces écosystèmes se transformer en source de C est majoritaire. Cependant ces même
292 auteurs qui ont montré cette relation, entre le HTM et le développement important des
293 tourbières, ne préjugent pas de l'effet du réchauffement actuel. Notamment [Jones et Yu](#)
294 ([2010](#)) expliquent que pendant cette période de maximum thermique, existe également
295 une saisonnalité très importante, avec des été chauds et des hivers froid, qui a dû en
296 minimisant la respiration hivernale de ces écosystèmes, jouer un rôle important dans
297 leur développement.

298 Cette forte saisonnalité n'est pas attendue lors du réchauffement actuel. L'effet
299 estimé dans les hautes latitudes, semble plus important pendant l'hiver et l'automne,
300 et tendrait donc à la minimiser ([Christensen et al., 2007](#)). Les effets directs attendus
301 du réchauffement dans les hautes latitudes à l'horizon 2100, sont une augmentation
302 des températures de 2 à 8 °C dans les zones boréales, et de 2 à 6 °C dans les zone
303 tempérées, ainsi qu'une augmentation probable des précipitations ([Christensen et al.,](#)
304 [2013; Frolking et al., 2011](#)). De façon plus indirecte est attendue la fonte du permafrost,
305 l'augmentation de l'intensité et de la fréquence de feux et des changements dans les
306 compositions des communautés végétales.

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

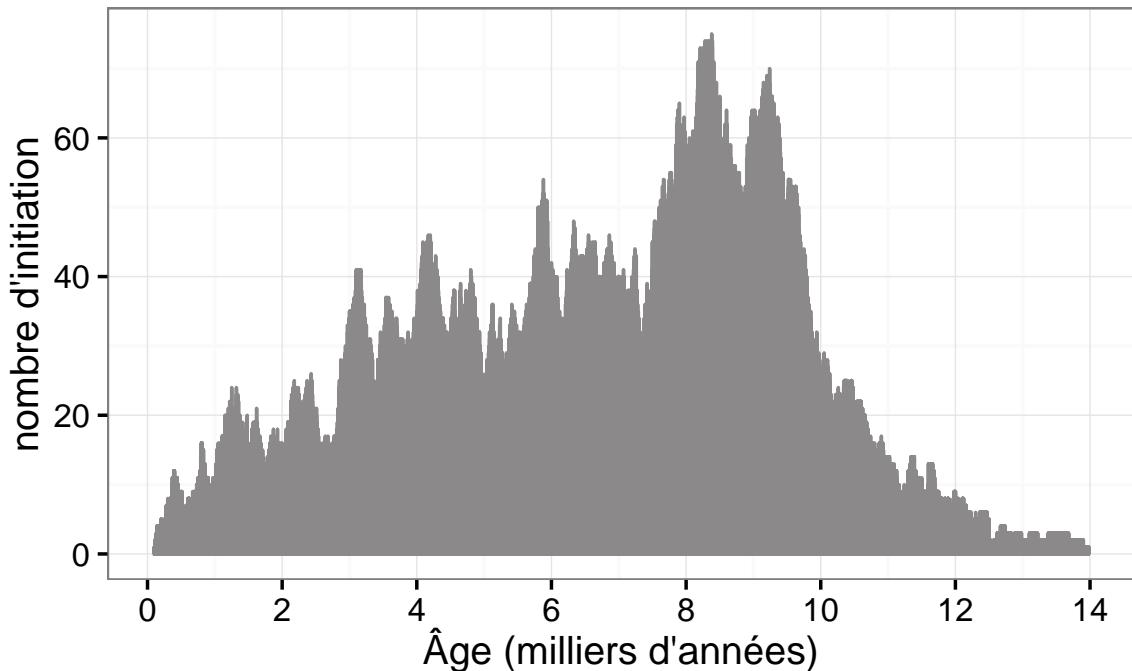


FIGURE 1.4 – Nombre de tourbières nouvellement formées pendant l’holocène. Modifié d’après ([MacDonald et al., 2006](#))

³¹⁰ échangent avec l’atmosphère, est une nécessité.

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

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

³¹⁸ 1.2.1 GES et Tourbières

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

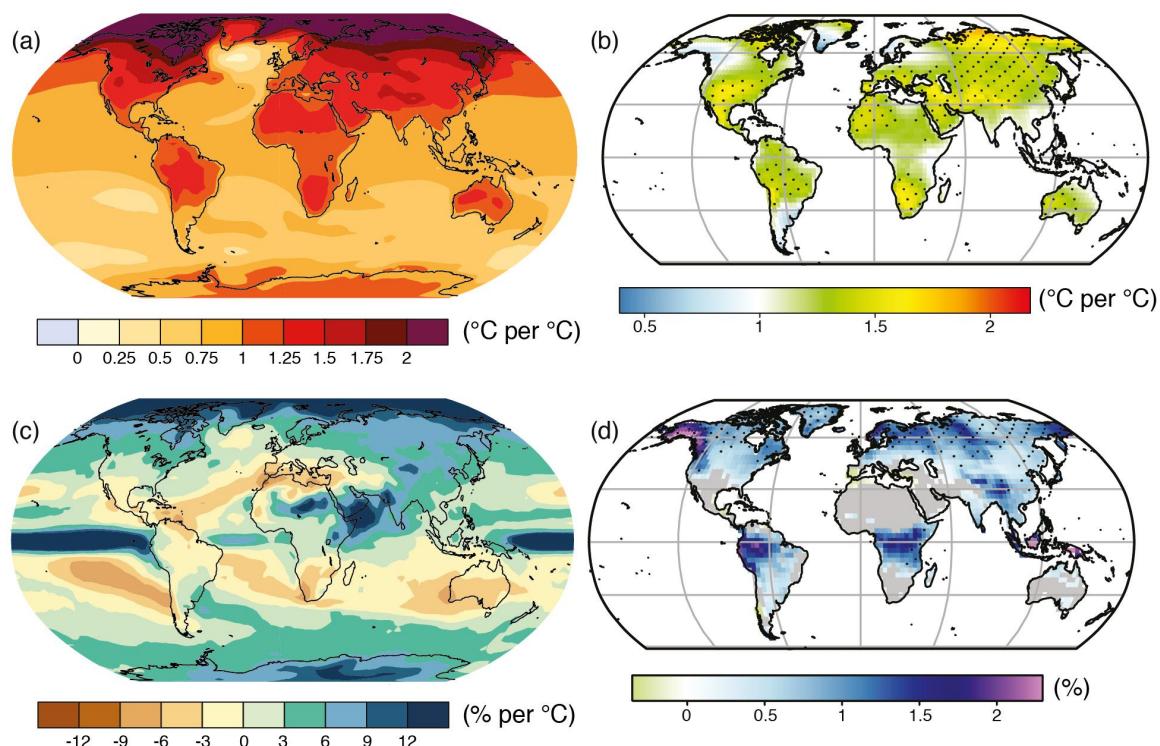


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels (sur terre) des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement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

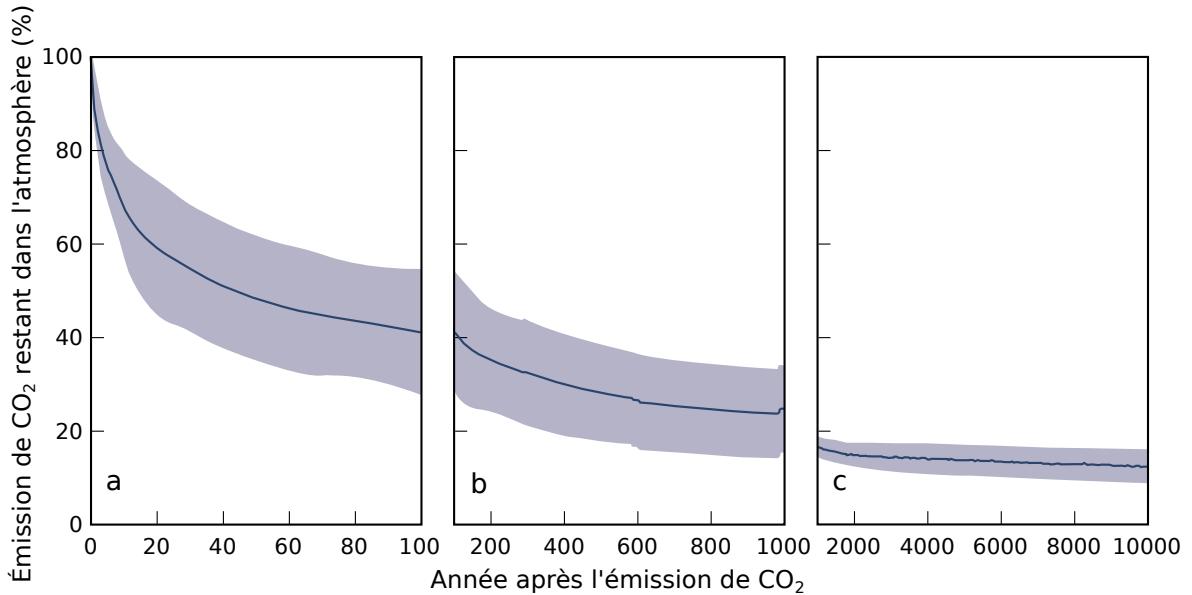


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO₂ de l’atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) est une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d’autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d’après (Ciais *et al.*, 2014).

321 La concentration en CO₂ dans l’atmosphère fluctuait avant l’ère industrielle entre
 322 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l’ère industrielle sa concentration était de 280 ppm
 323 environ avant d’augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd’hui (moyenne annuelle en
 324 2011) (Ciais *et al.*, 2014). Différents processus permettent d’extraire du CO₂ de l’at-
 325 mosphère, la photosynthèse, la dissolution du CO₂ dans l’océan et enfin l’altération de
 326 silicate et les réactions avec le carbonate de calcium. Ces processus s’effectuent avec des
 327 échelles de temps différentes, en conséquence après une émission de CO₂, il ne reste que
 328 40 % de cette émission après 100 ans, mais il reste toujours plus de 20 % après 1000 ans
 329 et plus de 10 % après 10 000 ans (Joos *et al.*, 2013; Ciais *et al.*, 2014) (Figure 1.6).

330 La concentration en méthane de l’atmosphère est estimée à 350 ppb il y a 18 000 ans
 331 environ lors de la dernière glaciation, à 720 ppb en 1750, et à 1800 ppb aujourd’hui
 332 (ou plutôt en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). À l’inverse du CO₂ sa durée de vie dans
 333 l’atmosphère est limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012).
 334 Malgré cela son potentiel de réchauffement global⁶ (PRG) est important notamment à
 335 court terme, 72 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue et

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

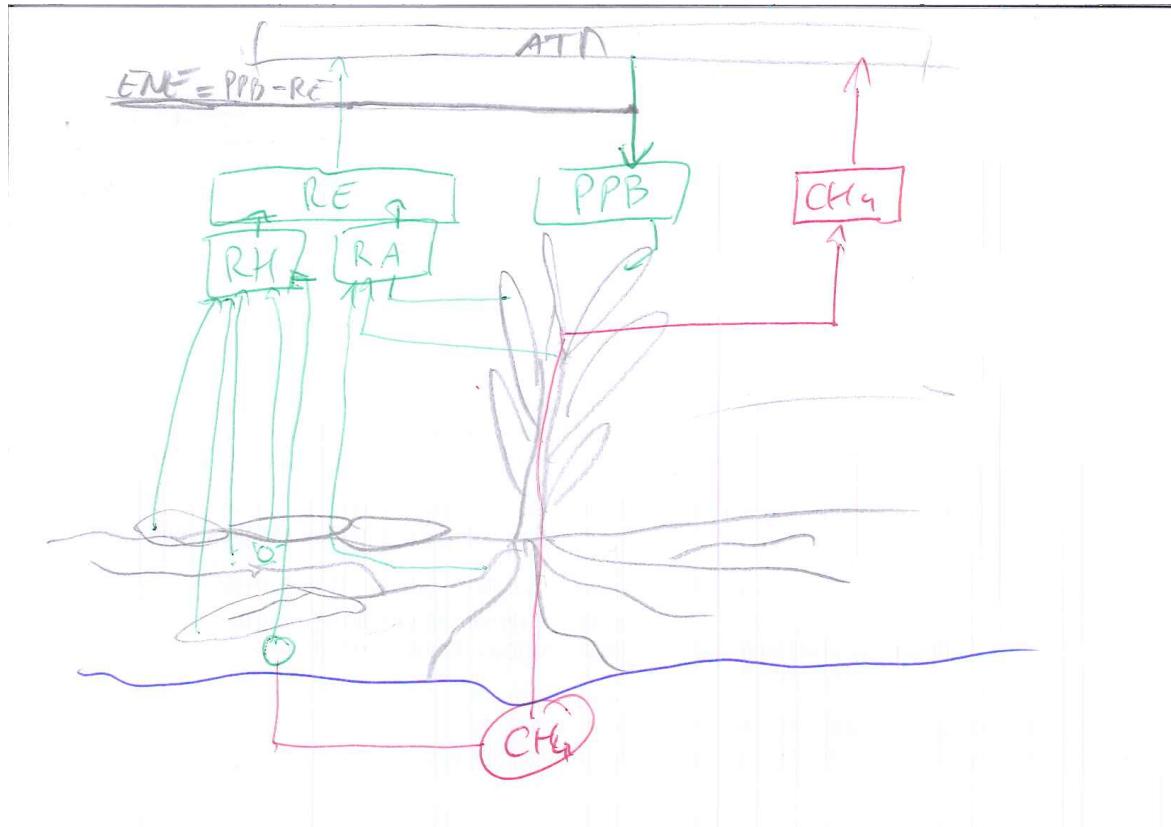


FIGURE 1.7 – schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère

336 atteint 25 à l'horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de
 337 CH₄ atmosphérique pour avec un flux à l'échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹
 338 (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014) (Tableau ?). Les
 339 tourbières de l'hémisphère nord comptent pour 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991) (pas de
 340 source plus récente ?).

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

343 1.2.2 Les flux entre l'atmosphère et les tourbières

344 De l'atmosphère à l'écosystème

345 Avant de stocker et de conserver du carbone, le faut le capturer. Ce transfert du
 346 carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait sous la forme de CO₂, assimilé lors de la
 347 photosynthèse. Principalement par les végétaux supérieurs, et éventuellement, bien que
 348 dans de moindre proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosyn-

349 thétiques [Girard et al. \(2011\)](#). On peut écrire la réaction de photosynthèse de la façon
 350 suivante :



351 Si la photosynthèse est le processus majeur d'assimilation du CO₂, il existe d'autres
 352 voies métaboliques permettant la capture du CO₂ de l'atmosphère. Par exemple les
 353 micro-organismes chemolithotrophes (**expliciter**) sont capables d'assimiler le CO₂ en
 354 utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la
 355 chimiosynthèse, mais leur importance est moindre.

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

PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

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

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

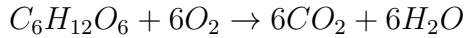
364 Il n'y a pas de flux direct de CH₄ de l'atmosphère vers les écosystèmes terrestres.
 365 90 % du CH₄ présent dans l'atmosphère est extrait en réagissant avec des radicaux
 366 hydroxyles, cette réaction à lieu majoritairement dans la troposphère.

367 De l'écosystème à l'atmosphère

368 Les sources de carbone émises par les tourbières vers l'atmosphère sont multiples.
 369 D'abord différents gaz peuvent être émis, notamment le CO₂ et le CH₄, éventuellement

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

370 du N₂O, et certains d'entre eux peuvent être produit par différentes sources. Au niveau
371 cellulaire, la respiration peut être écrite sous la forme :



372 Le CO₂ est produit par différents processus, la respiration aérobie (le plus gros
373 contributeur), les respirations anaérobies ou fermentations (e.g. du glucose, de l'acé-
374 tate), ou encore l'oxydation du méthane. Les principales sources d'émissions du CO₂,
375 sont représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique là, ou plutôt, les respira-
376 tions sont généralement séparées en deux. D'un côté la respiration végétale, que ce soit
377 celle de feuilles, des tiges, des racines et que l'on appelle la **respiration autotrophe**.
378 De l'autre rassemblé sous le vocable de **respiration hétérotrophe**, la respiration de
379 la rhizosphère, liée à l'émission d'exsudats par les racines, la décomposition des litières
380 et des matières organiques, la respiration de la faune et l'oxydation du CH₄ par les
381 organismes méthanotrophes. L'ensemble de ces respirations est défini comme :

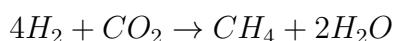
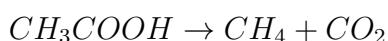
RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

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

383 On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration
384 du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la
385 partie aérienne ([Luo et Zhou, 2006a](#)). Cependant, dans la littérature la respiration du
386 sol semble parfois être considérée comme équivalente à la respiration de l'écosystème,
387 ou du moins cette terminologie est parfois utilisée de façon synonyme à la respiration
388 de l'écosystème ([Raich et Schlesinger, 1992](#)). Les études discriminant RS et RE montre
389 ainsi que dans des sols tourbeux RS compte pour plus de 60 % de RE [Lohila et al.](#)
390 ([2003](#)) La production de CO₂ est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble
391 de la colonne de tourbe. C'est cette multitude de processus qui rend l'estimation de ce

³⁹² flux difficile, en effet chacune des respirations n'aura pas la même sensibilité vis à vis
³⁹³ de facteurs contrôlant.

³⁹⁴ Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone
³⁹⁵ anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH₄. Il est pro-
³⁹⁶duit par des Archaea méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau
³⁹⁷ de la nappe. En moyenne des flux de CH₄ mesurés dans les tourbières s'étendent
³⁹⁸ de 0 à plus 0,96 µmol m⁻² s⁻¹, avec généralement des flux compris entre 0,0048 et
³⁹⁹ 0,077 µmol m⁻² s⁻¹ ([Blodau, 2002](#)). Le CH₄ est principalement produit à partir d'acé-
⁴⁰⁰tate (CH₃COOH) ou de dihydrogène (H₂), ces deux composés étant dérivés de la dé-
⁴⁰¹composition préalable de matières organiques ([Lai, 2009](#)).



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



⁴⁰⁷ On définit le flux de CH₄ comme :

FLUX DE CH₄ (F_{CH₄}) :

⁴⁰⁸ Quantité de carbone émise sous forme de CH₄ par l'écosystème dans l'at-
 mosphère, suite au bilan des processus de création et de destruction de la
 molécule. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface
 et de temps.

⁴⁰⁹ Cette partie montre donc que si le flux de carbone de l'atmosphère à l'écosystème
⁴¹⁰ à pour source quasiment unique la réaction de photosynthèse des plantes, le flux de

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

411 carbone de l'écosystème vers l'atmosphère est multi-source avec un nombre important
412 de réactions de respirations et de fermentations. La variabilité du premier vient donc
413 majoritairement de la composition des communautés végétales et de leurs sensibilités
414 aux conditions environnementales. Celle du second est multiple, liée à la diversité des
415 réactions et communautés végétales ou animales impliquées, de leur sensibilité aux
416 conditions environnementales.

417 1.2.3 Les facteurs majeurs contrôlant les flux

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

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

434 la photosynthèse

435 À l'échelle d'espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosyn-
436 thèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité
437 de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant

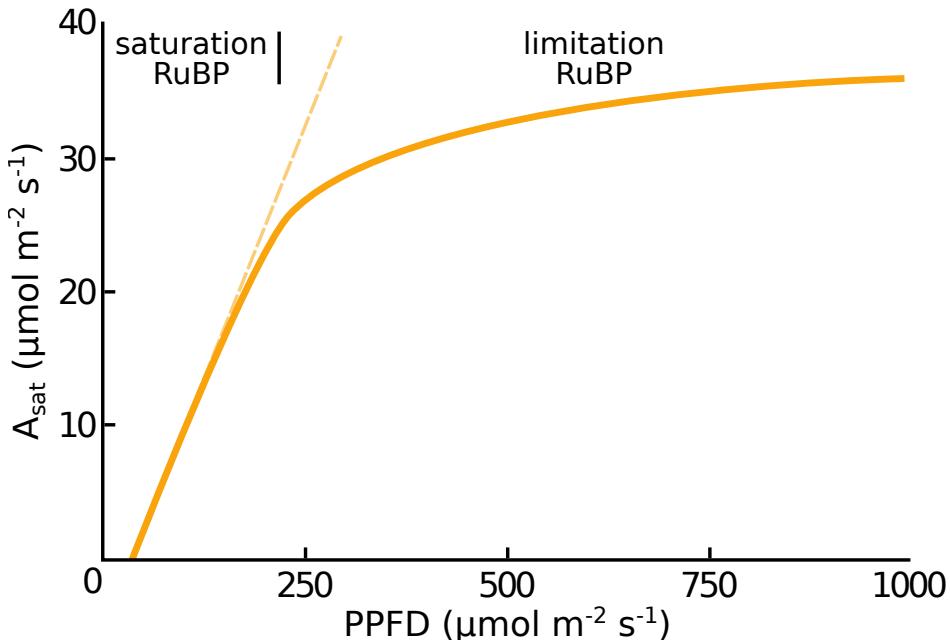


FIGURE 1.8 – todo, modifié d’après Long et Hällgren (1993)

438 d’être limitée par la régénération d’une enzyme, la Rubisco⁷, nécessaire à la fixation
 439 du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l’assimilation, que ce soit la pente initiale de la
 440 partie linéaire, ou l’assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de
 441 l’espèce considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la
 442 photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de
 443 ce transport est liée à la température et est traditionnellement décrit par une équation
 444 d’arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar
 445 *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle le niveau de l’eau va également influer
 446 sur le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l’eau.
 447 Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces de sphaignes ont des to-
 448 lérances différentes à la dessiccation : celle vivant dans les gouilles étant plus résistante
 449 à celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de ré-
 450 végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montre que différentes espèces
 451 de sphaignes vont se développer de façon optimale à différents niveaux de nappe selon
 452 leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d’une même famille est également mise
 453 en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9).

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

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

Cette variabilité de la productivité primaire est également visible entre les communautés végétales. Les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les graminées ou que les arbustes. En plus de ces différences entre groupes de végétaux, il existe également des différences de productivité pour un même groupe selon le type de tourbière (Moore *et al.*, 2002 dans Rydin et Jeglum, 2013a). Weltzin *et al.* (2000) montrent par exemple que dans les tourbières de haut-marais, les sphagnes et les arbustes ont une productivité importante, les herbacées et graminées ont une productivité beaucoup plus faible. À l'inverse ce sont les herbes et les graminées qui ont la plus forte productivité dans les tourbières de bas-marais pauvres. devant les sphagnes puis les arbustes. Toujour à cette échelle, le niveau de la nappe constraint la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint généralement la surface tant que le niveau de la nappe ne descend pas en dessous de 30 à 40 cm (Laiho, 2006). La hauteur du niveau d'eau va influer sur le bien-être des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau important risque de diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leur racines et aux substrats tandis qu'il sera propice au développement de sphagnes. À l'inverse un niveau d'eau faible risque de faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des bryophytes (**Réf needed**). Cette compétition entre espèces va déterminer, à long terme, l'évolution des communautés et donc jouer sur la PPB. Sur cet aspect Gornall *et al.* (2011) montre que les effets des mousses sur les plantes vasculaires sont en partie positif et en partie négatif et que leur «effet net» peu varier, notamment en fonction de l'épaisseur de la strate muscinale. La composition des communautés végétales va donc influer sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce potentiel qui peut varier selon le végétal considéré et les conditions environnementales dans lesquelles il se trouve (Moore *et al.*, 2002).

À l'échelle de l'écosystème et sur le terrain, ces facteurs, la température, la végétation, le niveau de l'eau, covarient et rend la discrimination de leurs effets respectifs difficile. L'effet, sur la PPB, d'une variation de température peut selon l'échelle de temps considérée, jouer sur le niveau de nappe et la végétation. Distinguer ces facteurs n'est pas anodin, la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de

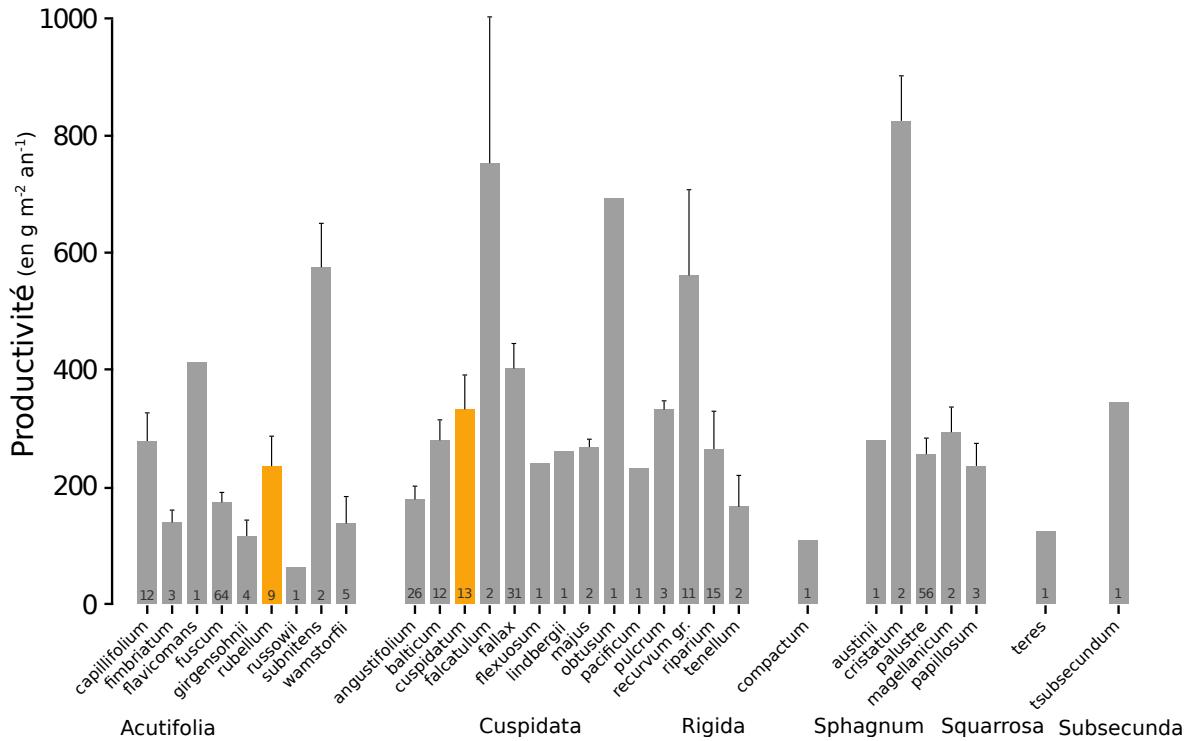


FIGURE 1.9 – Productivités moyennes des espèces de sphaignes en $\text{g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observation est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. modifié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

483 variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. Cai *et al.* (2010)
 484 ont par exemple montré que des conditions plus chaudes et sèches pouvaient augmenter la PPB. L'effet du niveau de la nappe peut varier selon le contexte : Dans une étude
 485 des effets à long terme de variation du niveau de la nappe, Ballantyne *et al.* (2014)
 486 montrent qu'une baisse du niveau de la nappe entraîne une augmentation de la PPB en
 487 facilitant l'accès des plantes vasculaires à l'oxygène et aux nutriments. Paradoxalement,
 488 la hausse d'un niveau de nappe, initialement bas et entraînant un stress hydrique important,
 489 conduira également à une augmentation de la PPB (Strack et Zuback, 2013).
 490 Ces effets sont variables selon les communautés végétales et le contexte dans lequel
 491 elles se trouvent. Pour un gradient de niveau de nappe qui augmente dans une tourbière de haut-marais, Weltzin *et al.* (2000) montrent une diminution de la productivité
 492 des arbustes, tandis que celle des graminées n'est pas affectée. À l'inverse, pour un
 493 gradient similaire dans une tourbière de bas-marais, la productivité des arbustes n'est
 494 pas affectée tandis que celle des graminées augmente. Un opposition similaire est éga-

497 lement relevé concernant les graminées soumises à un traitement infra-rouge afin de
498 les réchauffer. Ces dernières voient leur productivité diminuer dans la tourbière de
499 haut-marais et augmenter dans la tourbière de bas-marais. [Munir et al. \(2015\)](#) isolent
500 également l'effet de la température en utilisant des OTC (*Open Top Chamber*). Ces
501 dispositifs, ressemblent à des serres ouvertes et permettent de réchauffer une zone de
502 la tourbière. Ils montrent que dans les zones sans manipulation du niveau de la nappe,
503 le réchauffement des OTC, augmente la PPB.

504 La RE

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

518 Partitionnement de la RE

519 À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corré-
520 lation positive entre la respiration et la température ([Singh et Gupta, 1977](#); [Raich et](#)
[Schlesinger, 1992](#); [Luo et Zhou, 2006b](#)). Cependant la diversité cumulée des proces-
522 sus, communautés et des conditions environnementales qui joue sur la respiration, font
523 qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Malgré tout, la majorité d'entre-elles
524 décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi

525 dans les tourbières, des études de terrain ont montré que dans des conditions plus
 526 chaude, mais également plus sèche étant donné que ces deux conditions sont diffi-
 527 cilement séparable sur le terrain, la RE a tendance à augmenter ([Aurela et al., 2007](#);
 528 [Cai et al., 2010](#); [Ward et al., 2013](#)). Des études à base de mésocosmes⁸ prélevés sur
 529 le terrain ont également montré la relation entre les variation de RE et celle de la
 530 température([Updegraff et al., 2001](#); [Weedon et al., 2013](#)).

531 Le niveau de nappe, conditionnant l'accès à l'oxygène, joue également un rôle im-
 532 portant. Un niveau qui diminue se traduit généralement par une hausse de la RE que
 533 ce soit à long terme ([Strack et al., 2006](#); [Ballantyne et al., 2014](#)) ou à plus court terme
 534 ([Aerts et Ludwig, 1997](#)).

535 De façon plus indirecte, le type de végétation joue sur la vitesse de décomposition
 536 des litières. La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes
 537 présent dans la rhizosphère⁹ via la libération d'xsudats racinaires ([Moore et al., 2002](#)).

538 l'ENE

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

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

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

545 Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend
 546 l'atmosphère comme référence¹⁰ (ENE=-NEE) ([Chapin et al., 2006](#)).

547 Les facteurs contrôlants l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB
 548 et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à vis de
 549 PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la nature

8. définition méso

9. zone du sol impacté par les racines

10. Attention cependant, certains auteurs changent cette convention

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

547 de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut parfois être contrôlée
548 majoritairement soit par la PPB soit par la RE soit par les deux. Par exemple, une
549 baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE.
550 Cependant certains attribuent cette baisse à une augmentation de la Respiration ([Alm et al., 1999; Ise et al., 2008](#)) ([aurela2013, oechel1993](#)) quand d'autres l'attribuent à
551 une diminution de la photosynthèse ([Sonnenstag et al., 2010; Peichl et al., 2014](#)). Enfin
552 certains voient un effet à la fois de l'augmentation de la respiration et de la diminution
553 de la photosynthèse ([Strack et Zuback, 2013](#)).

555 À noter un article particulièrement intéressant ([Lund et al., 2012](#)) dans lequel,
556 dans un même site une baisse du niveau de la nappe 2 années différentes entraînera
557 une baisse de l'ENE dans les 2 cas, mais dans l'un des cas cette baisse est contrôlée
558 par un augmentation de la respiration et dans l'autre cas cette baisse est contrôlée par
559 une diminution de la photosynthèse.

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

563 Le CH₄

564 La production du CH₄, par des Archaea méthanogènes principalement à partir
565 d'H₂ et d'acétate, est contrôlée par la disponibilité de ces substrats ([Segers, 1998](#)).
566 L'ajout de substrats à destination des méthanogènes (acétate, glucose, éthanol) tend à
567 augmenter les émissions de CH₄ [Coles et Yavitt \(2002\)](#). Le niveau de la nappe est un
568 autre facteur contrôlant les flux de CH₄. Généralement plus le niveau est important plus
569 la zone potentiel de production du CH₄ est importante et plus les émissions sont fortes
570 ([Pelletier et al., 2007](#)). Par contre une augmentation du niveau de la nappe au dessus de
571 la surface peut conduire à une diminution des émissions de CH₄ ([bubier1995,sundh1995](#)
572 dans [lai2009](#)) Les flux sont d'autant plus forte en présence de végétation ([Pelletier et al.,](#)
573 [2007](#)). Enfin la température joue généralement un rôle important, augmentant la vitesse
574 de production et pouvant faciliter son transport par ébullition ou via la végétation ([Lai,](#)

575 2009).

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

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

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

593 1.2.4 Bilans de C à l'échelle de l'écosystème

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

602 Par convention, dans ce document les flux (RE, PPB et F_{CH₄}) sont exprimés en

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

603 valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans seront établis
604 en prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème est
605 compté positivement et le carbone sortant négativement. Les flux RE et F_{CH_4} seront
606 donc comptés négativement et la PPB positivement. Par la suite l'abréviation PPB et
607 le mot photosynthèse seront employés de façon inter-changeable de même que RE et
608 respiration et se rapportera à ces flux tels que définis dans les encadrés précédents, sauf
609 mention contraire.

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

613 **Approche archive et temps long**

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

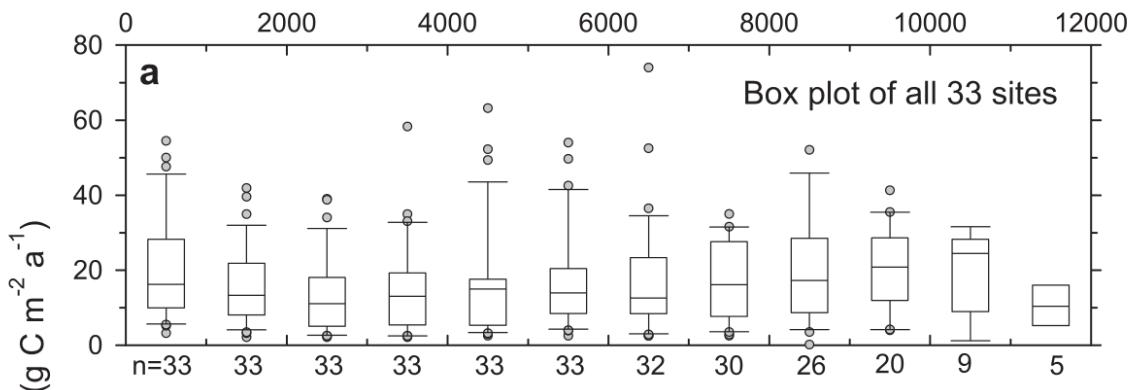


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. modifié d’après [Yu et al. \(2009\)](#)

629 Bilans de carbone contemporains

630 La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en esti-
 631 mer les flux actuels de carbone entrant et sortant. Les flux principaux dans le bilan de
 632 carbone d’une tourbière ont d’ors et déjà été décrits. Il s’agit de la PPB, de la RE et du
 633 flux de CH₄. Cependant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique
 634 dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dis-
 635 sout (CID), de Composés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbon (CO)
 636 ([Chapin et al., 2006](#)). Ils seront considérés comme négligeable, à l’exception du COD.
 637 On défini donc le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème comme :

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

638 Avec :

- 639 — ENE : Échange Net de l’Écosystème
- 640 — PPB : Production Primaire Brute
- 641 — RE : Respiration de l’Écosystème
- 642 — F_{CH₄} : Flux de Méthane
- 643 — F_{COD} : Flux de Carbone Organique Dissout

644 Dans les tourbières, les flux de CO₂ sont généralement les plus importants puis les
 645 flux de CH₄ et/ou de COD et enfin les flux de COP ([Worrall et al., 2009; Koehler](#)

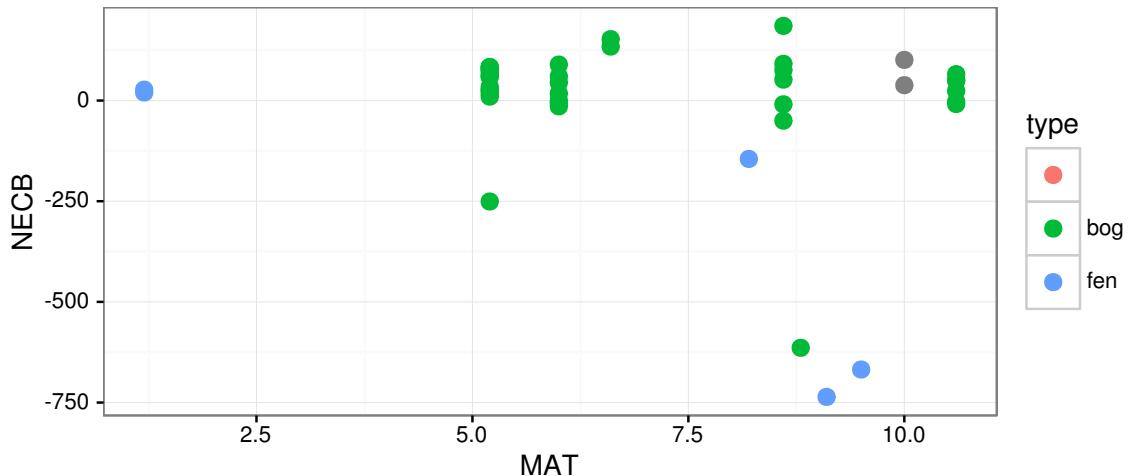


FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle

646 *et al.*, 2011). Majoritairement réalisée dans des tourbières de haut-marais, les bilans de
 647 carbone présent dans la littérature montre généralement des écosystèmes dont le bilan
 648 de carbone est comprise entre 100 et $-100 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 1.11). Si le stockage
 649 de carbone ($\text{NECB} > 0$) ne dépasse que peu de ces valeurs, le déstockage (NECB
 650 < 0) peut être beaucoup plus important avec des émissions de carbone de plus de
 651 $500 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Peu de bilans de carbone ont été fait dans les tourbières en dessous
 652 de 50° de latitude (le nord de la France approximativement). Le comportement de ces
 653 tourbières les plus au sud reste peu connu par rapport à celles situées à des latitudes
 654 plus hautes (en Europe) ou dans des climats plus froid (au Canada).

655 1.2.5 Méthodologies, mesures et estimation des flux

656 Mesure des flux de gaz

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

660 De façon générale les méthodes de chambre consiste à placer une enceinte, que
 661 l'on appelle chambre, sur une zone de l'écosystème dont on souhaite mesurer les flux.
 662 Ces chambres peuvent être ouvertes, c'est à dire que la mesure se fait lorsque le gaz

663 à l'intérieur de la chambre à l'équilibre avec celui à l'extérieur, ou fermées, dans ce
664 cas le gaz à l'intérieur de la chambre n'est pas à l'équilibre avec celui à l'extérieur.
665 Elles peuvent également être dynamique, lorsqu'un système de pompe, permettant
666 notamment de transporter le gaz jusqu'à l'analyseur, est présent. Ou statique si le
667 système est sans flux artificiel. Trois grandes techniques de chambre existent. D'abord
668 les chambres **dynamiques ouvertes** qui se basent sur un état d'équilibre et mesurent
669 une différence de concentration d'un gaz dont une partie passe par la chambre et l'autre
670 non. Cette méthode nécessite un système de pompe et donc le passage d'un flux. Ensuite
671 les chambres **dynamiques fermées** qui mesurent l'évolution de la concentration du
672 gaz au sein de la chambre à l'aide d'un système de pompe permettant l'envoi du
673 gaz dans un analyseur externe. Enfin les chambres **statiques fermées** qui mesurent
674 également l'évolution de la concentration du gaz au sein de la chambre sans qu'un
675 système de pompe ne soit présent. Dans ce cas soit l'analyseur est présent dans la
676 chambre, soit des prélèvements sont fait à intervalles réguliers puis analysés par la
677 suite en chromatographie gazeuse.

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

686 Ces différentes méthodes ont divers avantages et inconvénients : les systèmes sans
687 circulation d'air sont généralement plus facile à transporter et à utiliser sur le ter-
688 rain. L'ensemble des méthodes de chambre fermées ont, par principe, une variation
689 des concentrations en gaz, qui si elle est très importante peu perturber le gradient
690 de diffusion du gaz. Malgré tout ces méthodes sont souvent utilisées car elles ont
691 un coût modeste, et sont très versatiles ce qui permet leur utilisation dans de nom-

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

702 Estimation des flux

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

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

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

720 1.3 Objectifs du travail

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

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

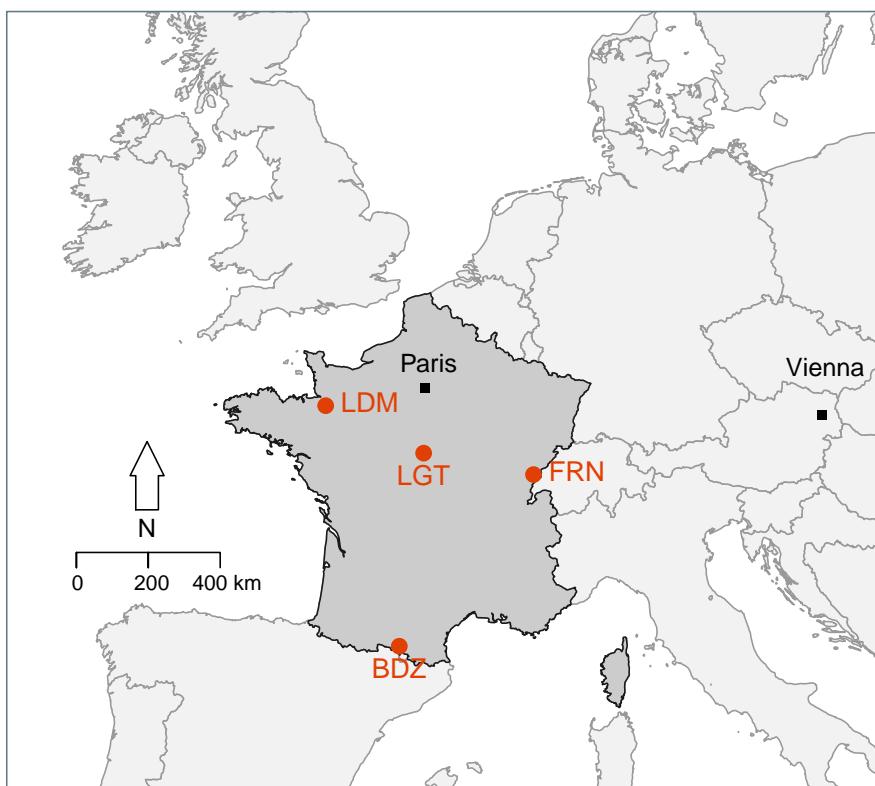
⁷³⁷ 2 Sites d'études et méthodologies employées

⁷³⁸

⁷³⁹	2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	42
⁷⁴⁰		
⁷⁴¹	2.2 Autres sites du service national d'observation	47
⁷⁴²		
⁷⁴³	2.3 Mesures de flux de gaz	48
⁷⁴⁴	2.3.1 Les mesures de CO₂	48
⁷⁴⁵	2.3.2 Les mesures de CH₄	50
⁷⁴⁶	2.3.3 Le calcul des flux	52
⁷⁴⁷	2.4 Facteurs contrôlants	52
⁷⁴⁸		
⁷⁴⁹	2.4.1 acquisitions automatisées	52

2.1 Présentation de la tourbière de La Guette

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



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

FIGURE 2.1 – Site d'études SNOT

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

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

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

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

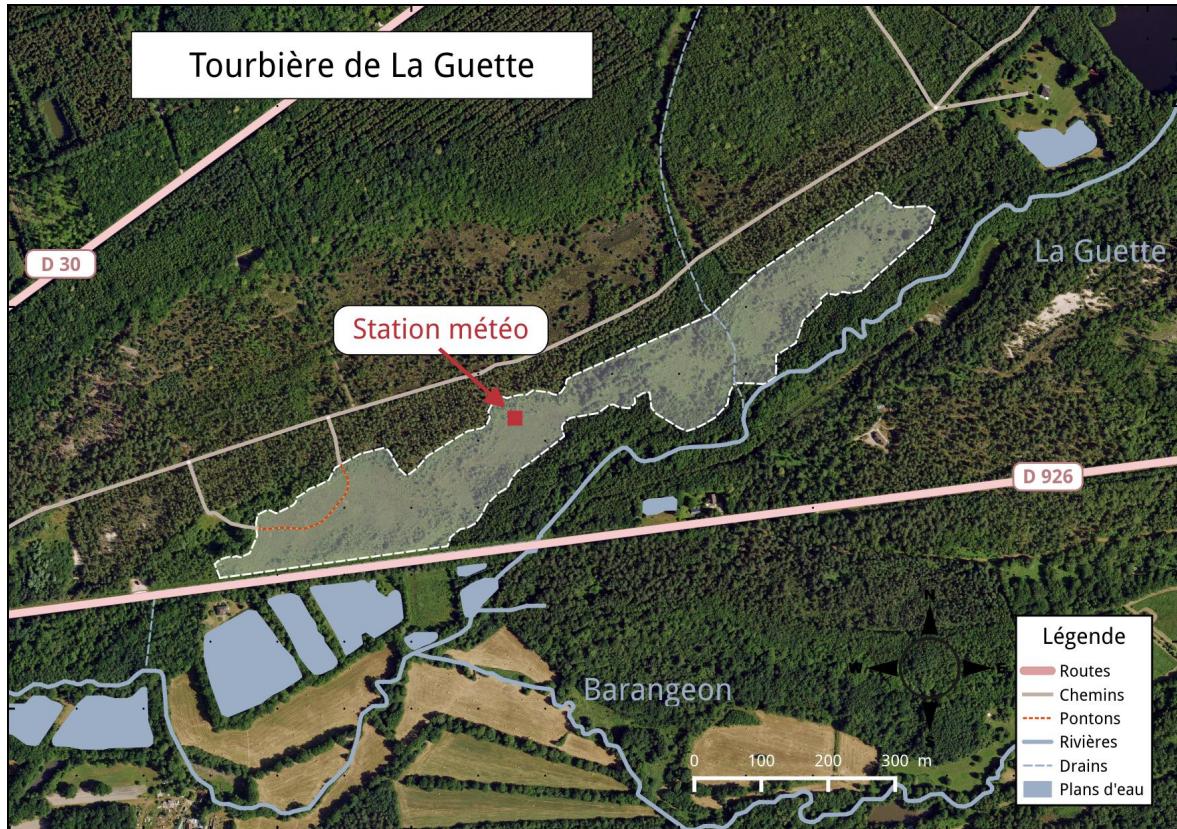


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette

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

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



(a) *Sphagnum – Eriophorum austifolium*



(b) *Erica tetralix – Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

2.1. Présentation de la tourbière de La Guette

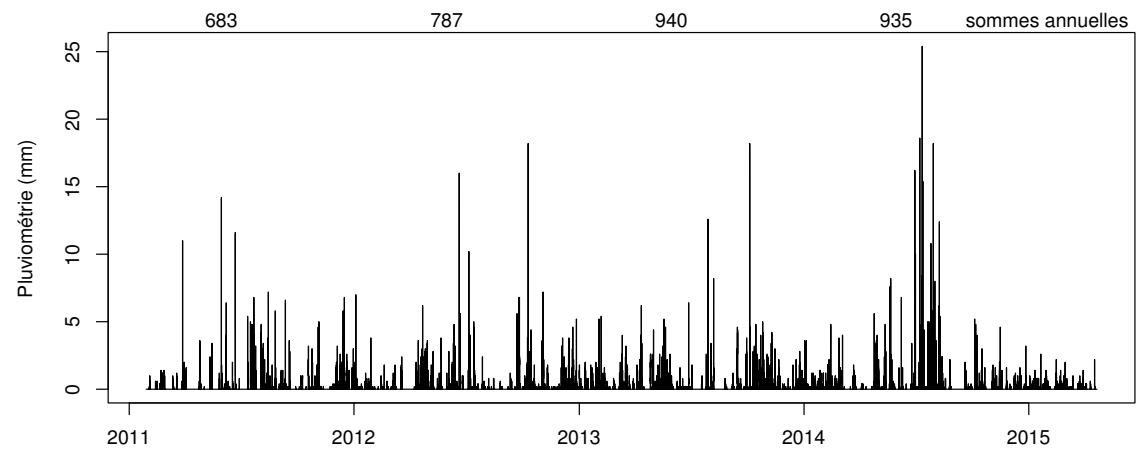


FIGURE 2.4 – Évolution du niveau de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

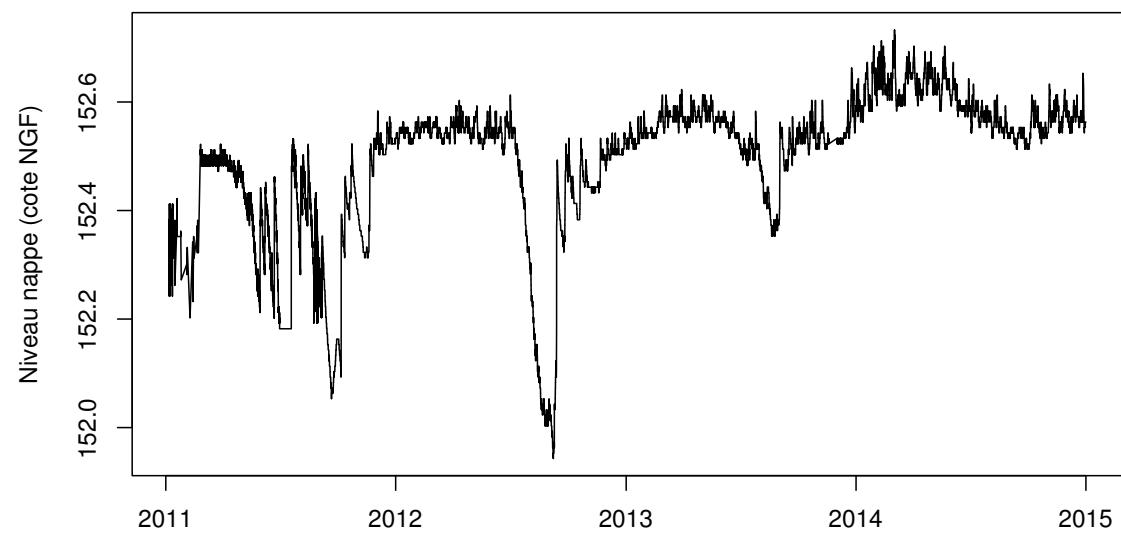


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

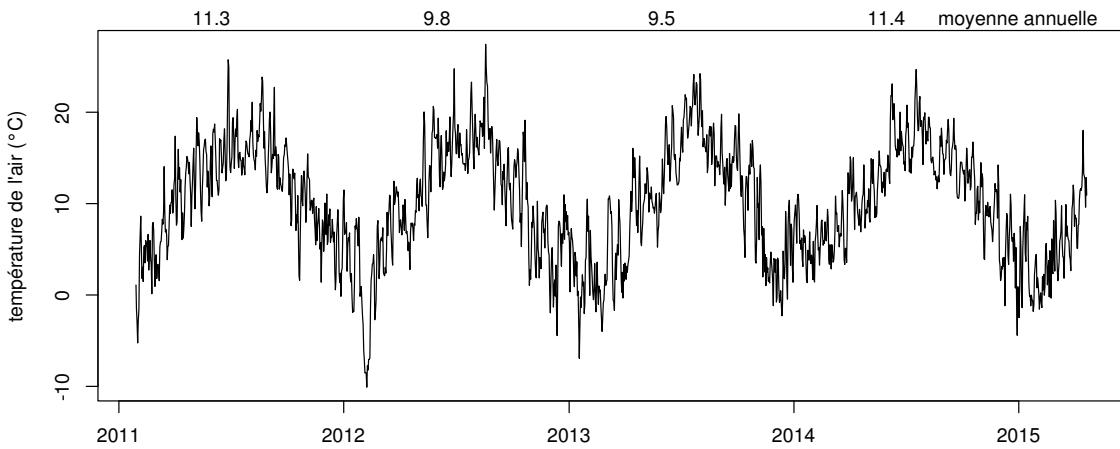


FIGURE 2.6 – Évolution de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

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

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

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

2.3. Mesures de flux de gaz

819 Au sein du SNOT et à travers les différentes expérimentations et observations réa-
820 lisées sur les sites, de nombreuses mesures ont été effectuées : des mesures de CO₂ et
821 de CH₄ ainsi que d'un certain nombre de facteurs contrôlant. La méthodologie utilisée
822 pour les mesurer étant transverse aux différentes expérimentations elle sera détaillée
823 dans ce chapitre.

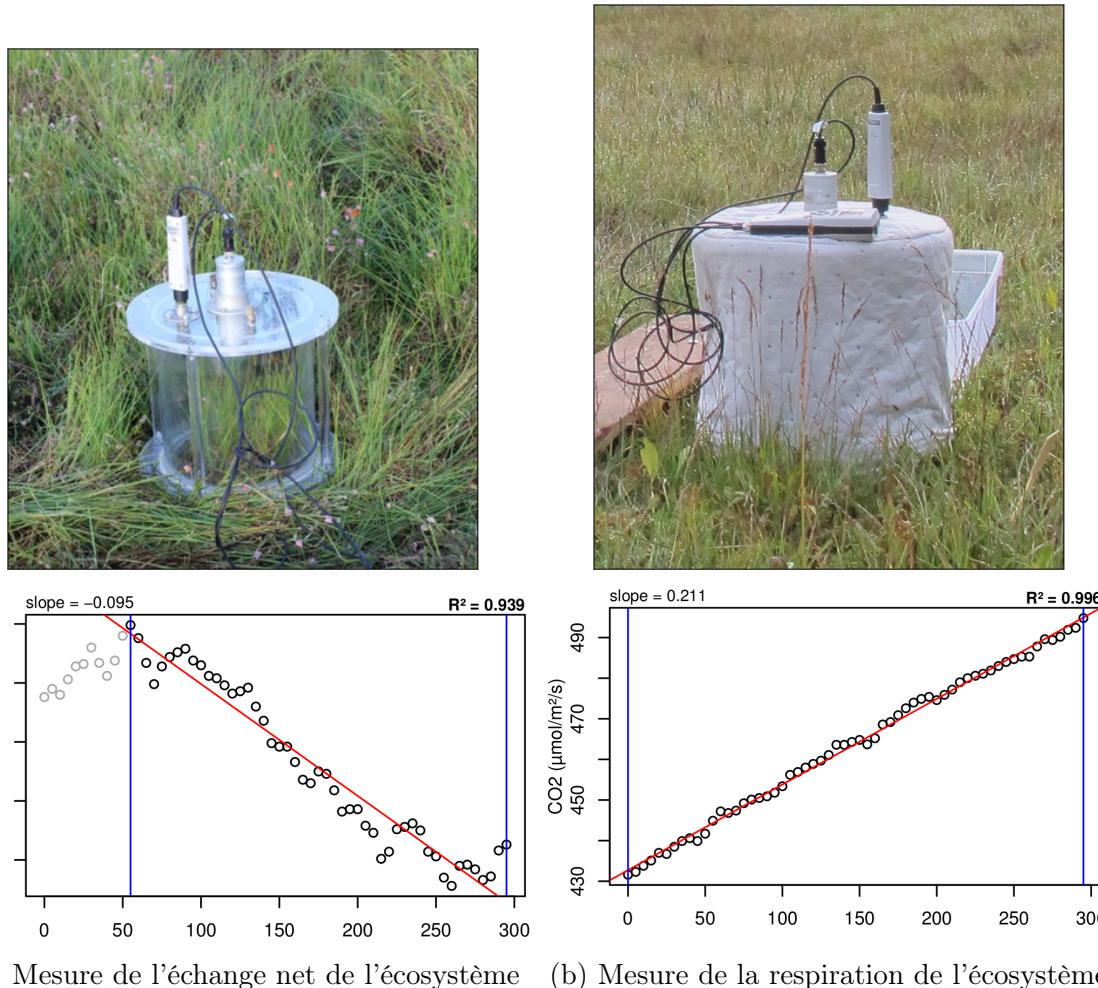
824 2.3 Mesures de flux de gaz

825 2.3.1 Les mesures de CO₂

826 Toutes les mesures de CO₂ présentées par la suite ont été faite avec les mêmes ma-
827 tériels et le même protocole. Les chambres utilisées sont en plexiglass et ont été conçue
828 (LPC2E) et fabriquées (ISTO) au CNRS. Ce sont des chambres transparentes, cylin-
829 drique, de 30 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Les mesures de CO₂ à proprement
830 parler ont été faite à l'aide d'une sonde Vaisala CARBOCAP® GMP 343. La sonde est
831 directement insérée dans la chambre ainsi qu'une sonde Vaisala HUMICAP® HMP 75
832 mesurant d'humidité et la température dans la chambre.

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

838 Pour les raisons détaillée précédemment, la méthode mise en œuvre est celle de
839 la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. la chambre
840 est posée sur l'embase, elle contient l'analyseur de CO₂ qui mesure la variation de
841 la concentration en gaz au cours du temps. Un ventilateur de faible puissance est
842 également présent à l'intérieur de la chambre afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de
843 stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant
844 y être liés. Ensuite l'enregistrement est lancé, avec l'acquisition toutes les 5 s pendant


 FIGURE 2.7 – Mesures de CO₂

845 5 min de la concentration en CO₂, de la température et de l'humidité. La mesure se
 846 déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser le dés-
 847 équilibre avec le milieu extérieur. Dans ce but les mesures ont parfois été manuellement
 848 raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement. Ceci
 849 notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient
 850 supposer une différence rapidement importante vis-à-vis des conditions extérieures.
 851 Généralement, deux acquisitions de CO₂ sont faites à la suite sur une même embase.
 852 La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE
 853 (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occul-
 854 tant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et
 855 donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

856 De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitable. D'abord le placement

2.3. Mesures de flux de gaz

857 de la chambre, cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-
858 bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement des sphaignes
859 gelées, recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire
860 impossible. Enfin selon l'heure de la journée des gradients de concentrations peuvent
861 être présent et augmenter localement les concentrations de CO₂ de façon importante
862 allant jusqu'à saturer la sonde.

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

870 2.3.2 Les mesures de CH₄

871 Les mesures de CH₄ ont été réalisée avec une chambre aux caractéristiques similaires
872 à celles utilisées pour les mesures de CO₂ à l'exception de l'interface avec l'analyseur.
873 La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures,
874 elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO₂ puisqu'elle nécessite la mise en
875 oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. Les mesures
876 de concentration en CH₄ ont été réalisée à l'aide du SPIRIT (Figure 2.8).

877 C'est un SPectrometre Infra Rouge In-situ Troposphérique développé par le LPC2E.
878 La spectrométrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement
879 infrarouge par des molécules conduisant Cet instrument profite de l'expertise acquise
880 par le laboratoire dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le
881 développement de son ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption
882 de Lasers Embarqués). Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé
883 en différentes versions, fonction des usages. Il existe actuellement une version sol et
884 une version avion de l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées



FIGURE 2.8 – SPIRIT

885 à deux éléments. Premièrement l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le
 886 LPC2E ([Robert, 2007](#)), permettant d'adapter facilement la longueur du parcours op-
 887 tique en fonction de la concentration des gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de
 888 lasers à cascades quantique (QCL), dont la puissance permet d'augmenter le nombre
 889 de réflexion et la sensibilité des mesures d'absorption. Les QCL installés émettent sé-
 890 quentiellement dans le moyen infra-rouge (2,5 à 25 μm) (Choix dicté par l'absorbance
 891 à ces longueur d'onde d'un grand nombre d'espèce d'intérêt et l'intensité importante
 892 des raies d'absorption.) et dans une fenêtre spécifique aux espèces que l'on souhaite
 893 mesurer. Après son émission, le laser est divisé en deux La première partie traverse
 894 une cellule de référence, contenant un gaz de concentration connue. La seconde partie
 895 traverse une cellule de mesure, contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du laser
 896 débouchent finalement sur les détecteurs. Le fonctionnement détaillé du SPIRIT-sol
 897 est décrit dans [Guimbaud *et al.* \(2011\)](#).

⁸⁹⁸ **2.3.3 Le calcul des flux**

⁸⁹⁹ Que ce soit pour le CO₂ ou le CH₄, le flux de gaz est calculé à l'aide de l'équation
⁹⁰⁰ suivante :

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

⁹⁰¹ Avec :

⁹⁰² F : le flux en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

⁹⁰³ X : la concentration en gaz mesuré en $\mu\text{mol mol}^{-1}$

⁹⁰⁴ P : la pression atmosphérique en $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$

⁹⁰⁵ R : la constante des gaz parfaits en $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2} \text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$

⁹⁰⁶ T : la température dans la chambre en K

⁹⁰⁷ V : le volume de la chambre en m³

⁹⁰⁸ S : la surface occupée par l'embase en m²

⁹⁰⁹ **2.4 Facteurs contrôlants**

⁹¹⁰ Afin de déterminer l'impact de facteurs contrôlants sur ces flux, mesurer les flux
⁹¹¹ ne suffit pas il faut également mesurer les variables environnementales dont on pense
⁹¹² qu'elles seront des facteurs contrôlants importants. La description des techniques et
⁹¹³ matériels communs aux différentes expérimentations utilisées est développée ci-dessous.
⁹¹⁴ Cependant leur mise en œuvre ou caractéristiques spécifiques, comme la fréquence des
⁹¹⁵ mesures, sera décrite individuellement au niveau des parties détaillant chacune des
⁹¹⁶ expérimentations.

⁹¹⁷ **2.4.1 acquisitions automatisées**

⁹¹⁸ Les paramètres météorologiques ont été mesurés, en un point, au centre de la tour-
⁹¹⁹ bière (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 -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.

3 Bilan de C de la tourbière de La Guette

928		
929	3.1 Introduction	56
930		
931	3.2 Procédure expérimentale et analytique	57
932	3.2.1 Méthodes de mesures	57
933	3.2.2 Modélisation du bilan de C	59
934	3.3 Résultats	64
935	3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tourbière	
936	de La Guette	64
937	3.3.2 Sélection des modèles	69
938	3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle	
939	de l'écosystème	77
940	3.3.4 Variabilité spatiale du bilan	84
941	3.4 Discussion	86
942	3.4.1 Estimations des flux	86
943	3.4.2 Estimations des bilans	89
944	3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan	89
945	3.4.4 Représentativité locale du modèle	90
946	3.4.5 Variation du bilan avec la végétation	90
947	3.4.6 perspectives	91
948		
949		

950 3.1 Introduction

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

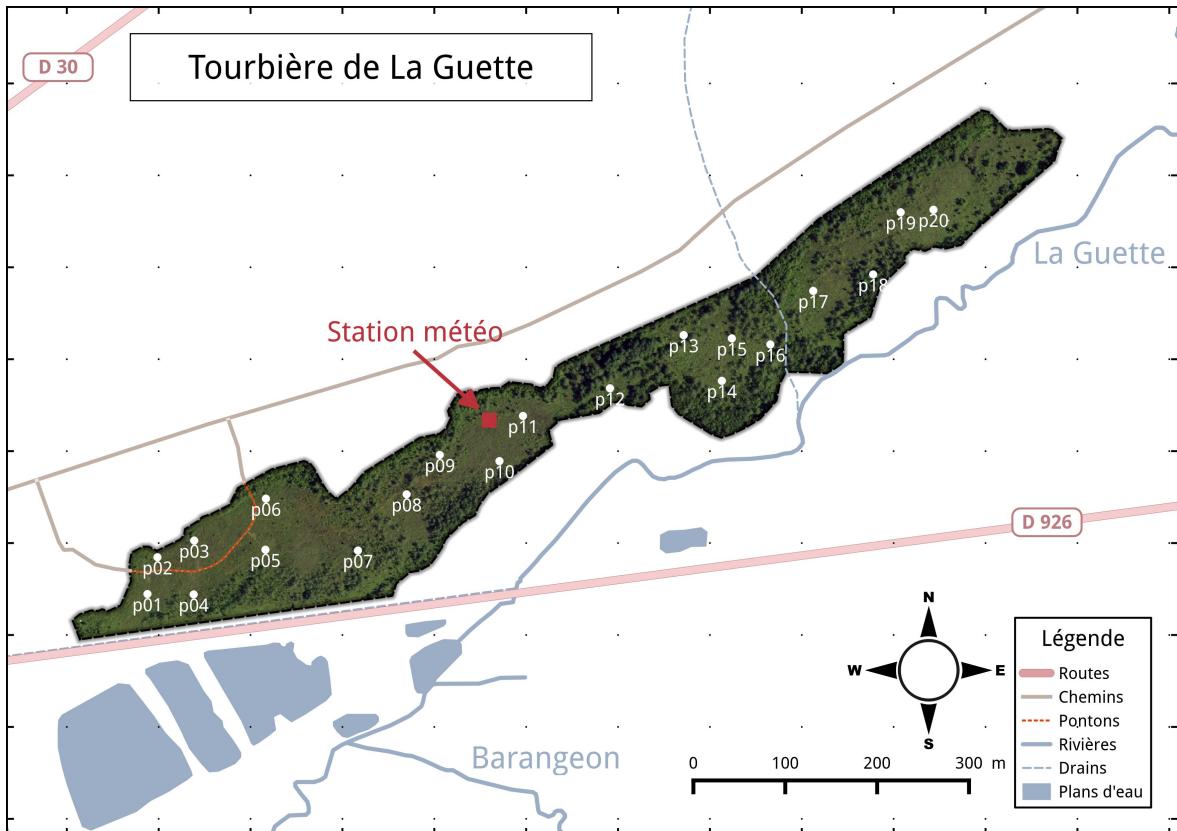


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

972 3.2 Procédure expérimentale et analytique

973 3.2.1 Méthodes de mesures

974 Mesures de flux de gaz

975 Les mesures des flux de CO₂ et de CH₄ ont été effectuées en utilisant la méthode
 976 décrite dans la partie 2.3. En juin 2011, 20 placettes ont été installées ¹ selon un échan-
 977 tillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière a été divisée selon une grille de
 978 20 mailles et un point choisi aléatoirement dans chaque maille localise chaque placette.
 979 La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt 20 carrés sur la surface de
 980 la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en

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

3.2. Procédure expérimentale et analytique

981 étant assuré d'avoir une représentativité homogène du site. Les placettes, délimitées
982 par des piquets, occupaient une surface de 4 m^2 ($2 \times 2\text{ m}$), à l'intérieur de laquelle ont
983 été installé de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure
984 des flux de gaz (Les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.1). Usuelle-
985 ment les placettes sont séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des
986 embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau
987 libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différent
988 traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé
989 (?Strack et Zuback, 2013). Ceci a l'avantage de permettre une distinction fine des ca-
990 pacités sources/puits mais a l'inconvénient du placement proche des embases les unes
991 des autres limitant la représentativité spatiale des mesures. Elles peuvent également
992 être séparées en zone dans la tourbière, haut-marais *versus* bas-marais, ou réhabilité
993 *versus* non-réhabilité. Afin de gagner en représentativité spatiale, la taille du site le
994 permettant, il a été décidé de positionner des placettes sur l'ensemble du site. De plus,
995 du fait de l'omniprésence de végétation vasculaire, et de la taille des chambres par
996 rapport à la micro-topographie une telle approche était difficile à mettre en oeuvre.

997 Les flux de CO₂ et de CH₄ sont mesurés. Des tests effectués sur la tourbière ayant
998 montré des émissions nulles de N₂O, ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO₂
999 ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle
1000 (20 campagnes, pour 24 mois de mesures). Les mesures de CH₄ ont été effectuées avec
1001 une fréquence et sur un nombre d'embases inférieur (12 campagnes, 5 embases). Ceci
1002 a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT (lourd,
1003 difficilement transportable dans un milieu tourbeux).

1004 Les facteurs contrôlant mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le
1005 rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les tem-
1006 pératures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement),
1007 le niveau de la nappe d'eau. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour
1008 mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de
1009 flux). Les échantillons ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration

1010 en carbone organique dissout. Ces mesures nécessitant d'accéder aux placettes régulièrem-
1011 èrement, des planches de bois ont été utilisées comme pontons mobiles pour limiter
1012 les perturbations. La dispersion des placettes sur l'ensemble du site a rendu impossible
1013 une installation plus permanente.

1014 Les mesures automatiquement acquise via une station météo Campbell sont la tem-
1015 pérature de l'air, température de la tourbe à -5, -10, -20 et -40 cm de profondeur,
1016 vitesse et direction du vent, humidité relative de l'air, rayonnement solaire, pression
1017 atmosphérique.

1018 3.2.2 Modélisation du bilan de C

1019 Estimation du bilan et variabilité temporelle

1020 Pour estimer le bilan de carbone du site il est nécessaire d'établir des modèles
1021 reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute
1022 fréquence (e.g. relation entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air).
1023 Ces relations empiriques permettront d'interpoler les données acquises mensuellement
1024 sur l'ensemble des deux années de mesure et de reconstituer ainsi une chronique de flux
1025 dont l'intégration dans le temps permettra d'estimer une quantité sur l'année. Pour
1026 établir ces modèles empiriques les données acquises ont été moyennées par campagne
1027 de mesure. Ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité
1028 spatiale des flux pour se concentrer sur la variabilité temporelle. Les relations entre
1029 flux et facteurs contrôlant ont ensuite été étudiées deux à deux.

1030 La RE, et l'ENE sont mesurés directement sur le terrain. Cependant afin d'établir
1031 le bilan de C tout en gardant une discrimination entre flux d'entrée et de sortie la RE et
1032 la PPB (obtenue grâce à l'équation $PPB = ENE - RE$) ont été modélisé séparément.
1033 Les flux en phase gazeuse ont été modélisés en partant d'équations usuellement utilisées
1034 et dans lesquelles la température est le facteur contrôlant majeur. Puis les résidus² de
1035 ces modèles de base ont ensuite été étudiés en fonction des facteurs de contrôle restant.
1036 Dans le cas où une tendance est visible, le facteur est intégré.

2. Valeurs moyennes - Valeurs moyennes estimées

3.2. Procédure expérimentale et analytique

1037 Les modèles ont été comparés avec différents indicateurs : Le coefficient de dé-
1038 terminaison (R^2), l'erreur standard normalisée (*Normalised Root Mean Square Error*,
1039 NRMSE) et le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC). Le
1040 R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée
1041 par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1. La RMSE et sa normalisation par la
1042 moyenne NRMSE sont utilisés comme indicateur de l'écart entre les données mesurées
1043 et les données modélisées. L'AIC permet de déterminer la pertinence de l'ajout d'un
1044 paramètre sur la représentation des données par le modèle.

1045 La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles
1046 de RE et PPBsat, à la fois car c'est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué et à
1047 la fois car les corrélations avec les flux étaient les plus forte. Concernant la respiration
1048 de l'écosystème, les températures utilisées dans la littérature sont variables. La tempé-
1049 rature la plus utilisée est la température du sol à -5 cm ([Ballantyne *et al.*, 2014](#)). La
1050 température de l'air et la température du sol à -10 cm sont aussi régulièrement utilisées
1051 ([?Kim et Verma, 1992](#)). Cette profondeur, -5 cm , est régulièrement utilisée car c'est
1052 dans la tourbe, proche de la surface que la respiration du sol est la plus importante.
1053 **production CO₂ ? profils ?** C'est également à des profondeurs relativement faibles
1054 que se situent la majorité des racines (**Réf needed**). La respiration liée aux racines
1055 (autotrophe et hétérotrophe stimulée par les exsudats racinaires) peut contribuer à la
1056 respiration du sol (**de l'écosystème ?**) pour 35 à 60 % ([Silvola *et al.*, 1996](#); [Crow et](#)
1057 [Wieder, 2005](#)). La RE est estimée directement à partir des données acquises moyennées
1058 en partant de la température connue pour contrôler une grande partie de ce flux. Les
1059 modèles les plus fréquemment utilisés (linéaire, exponentiel, arrhénius) ont été testés.

1060 Pas de consensus émerge de la littérature quant aux facteurs contrôlant les émis-
1061 sions de CH₄. La température, ([Alm *et al.*, 1999](#); [Bubier *et al.*, 1995](#)), le niveau de la
1062 nappe ([Bubier *et al.*, 1993](#)) et/ou la végétation (?) peuvent être utilisés isolément ou
1063 conjointement.

1064 Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles
1065 ont été évalués à l'aide de données indépendantes issues d'une autre expérimentation

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

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

Étude de la variabilité spatiale

Deux approches ont été testées afin de caractériser la variabilité spatiale des flux et du bilan. La première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la modélisation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi calculer des flux par placette et éventuellement un bilan. L'inconvénient de cette méthode étant le faible nombre de points permettant la calibration des modèles conduisant éventuellement à une forte erreur sur l'estimation des paramètres voire à la non convergence des modèles. La seconde approche permet de palier en partie à ce souci en faisant des groupes de placette. Ces ensembles de placette ont été fait en regroupant les placettes ayant la

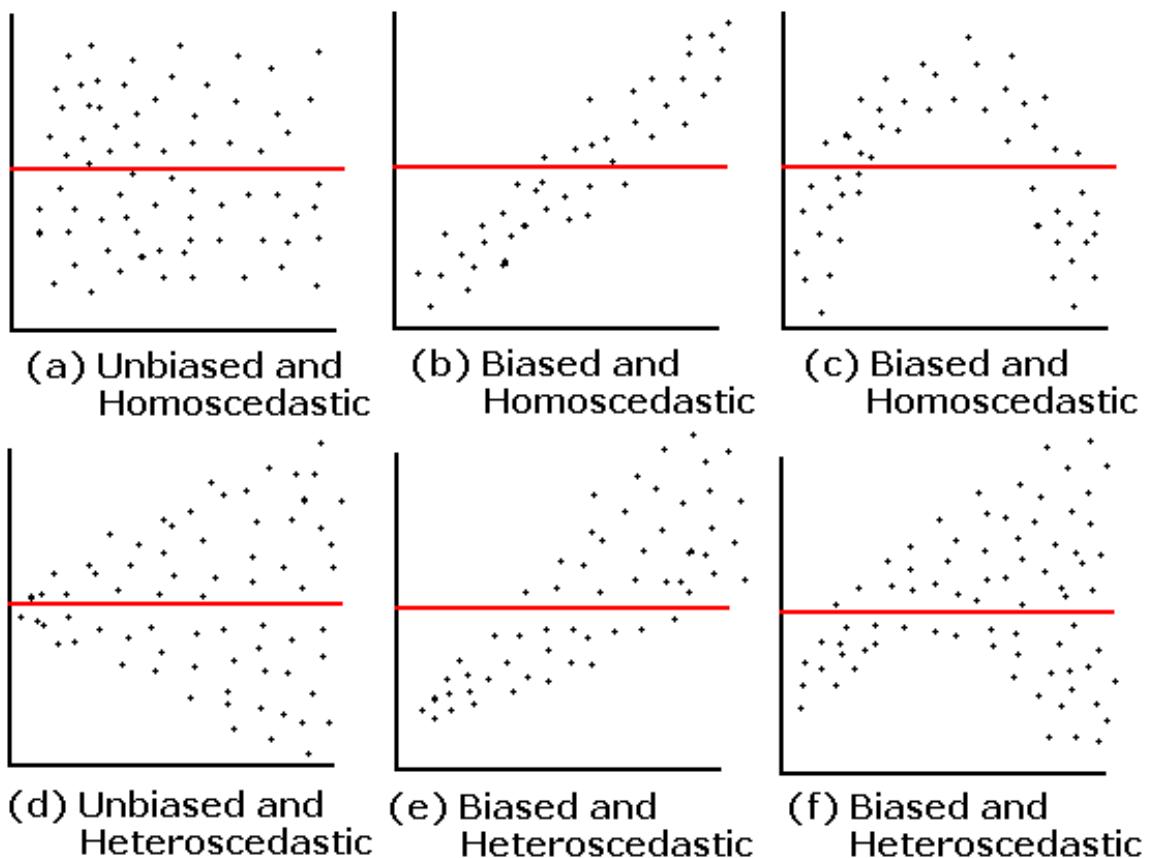


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus (source ?)

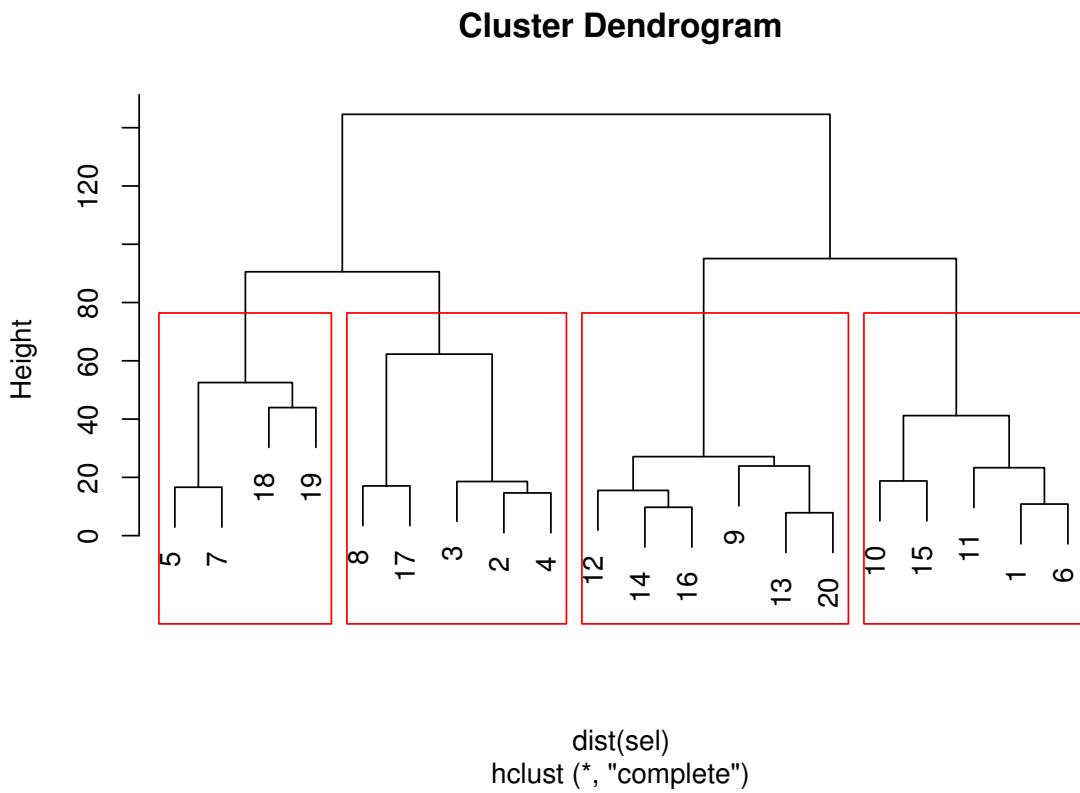


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives)

¹⁰⁹⁴ composition végétale la plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation
¹⁰⁹⁵ joue un rôle important tout en étant délicate à prendre en compte. La température,
¹⁰⁹⁶ plus facile à mesurer et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblait des choix
¹⁰⁹⁷ moins pertinent. Le partitionnement a été fait via une classification hiérarchique et
¹⁰⁹⁸ quatre groupes ont été déterminés (Figure 3.3).

3.3. Résultats

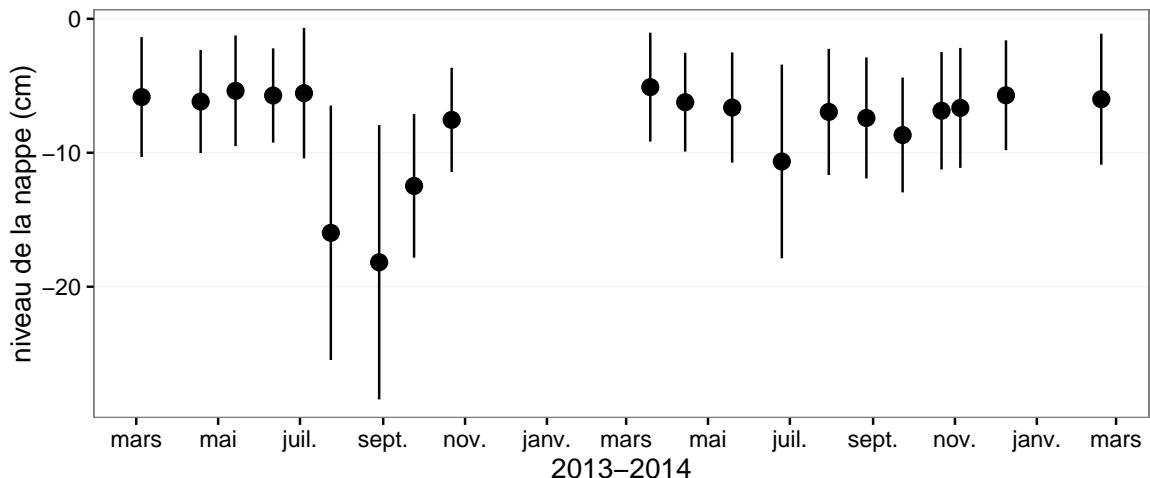


FIGURE 3.4 – Évolution du niveau de la nappe moyen des 20 embases mesuré pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

¹⁰⁹⁹ 3.3 Résultats

¹¹⁰⁰ 3.3.1 Cinétique des facteurs contrôlant et des flux sur la tour- ¹¹⁰¹ bière de La Guette

¹¹⁰² Les Facteurs contrôlant

¹¹⁰³ L'évolution du niveau de la nappe des 20 placettes est marquée par un étiage d'une
¹¹⁰⁴ vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et l'absence d'un étiage net en 2014
¹¹⁰⁵ (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend pas sous la barre des -10 cm
¹¹⁰⁶ avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8\text{ cm}$ respectivement pour 2013 et 2014. Ces observations
¹¹⁰⁷ sont cohérentes avec les mesures haute fréquence (Figure 2.5), et confirment l'étiage
¹¹⁰⁸ particulièrement haut de ces 2 années vis-à-vis des précédentes.

¹¹⁰⁹ La température de l'air mesurée manuellement montre une variabilité saisonnière
¹¹¹⁰ cohérente avec celle mesurées par la station météo. La variabilité saisonnière de la
¹¹¹¹ température est également visible dans le sol avec cependant un amortissement et une
¹¹¹² diminution de la variabilité avec la profondeur (figure 3.5)

¹¹¹³ La conductivité moyenne mesurée sur le site varie entre 35 and $55\text{ }\mu\text{S m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (fi-
¹¹¹⁴ gure 3.6).

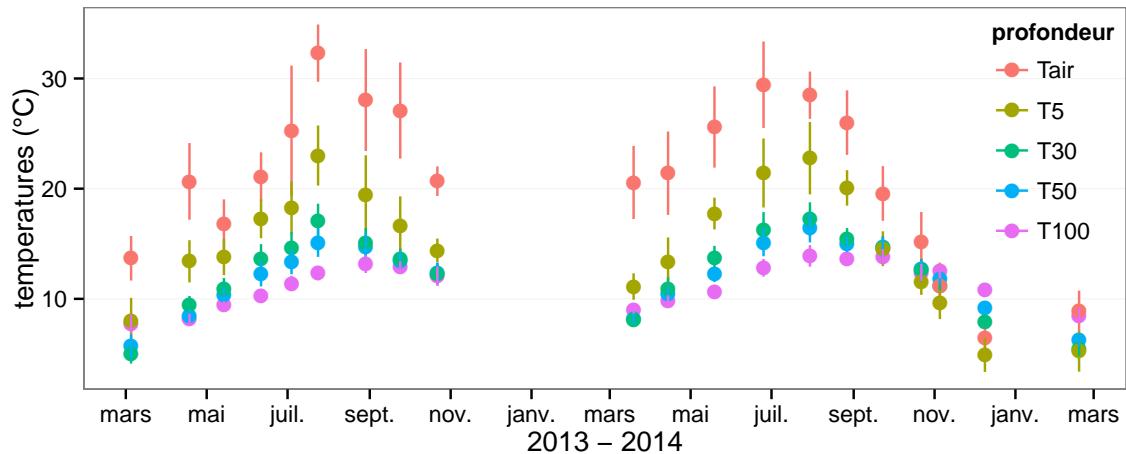


FIGURE 3.5 – Évolution des températures de l'air (Tair) et du sol à -5, -30, -50 et -100 cm (T5, T30, T50 et T100 respectivement) moyenne mesurée lors des campagnes de terrain de mars 2013 à février 2015

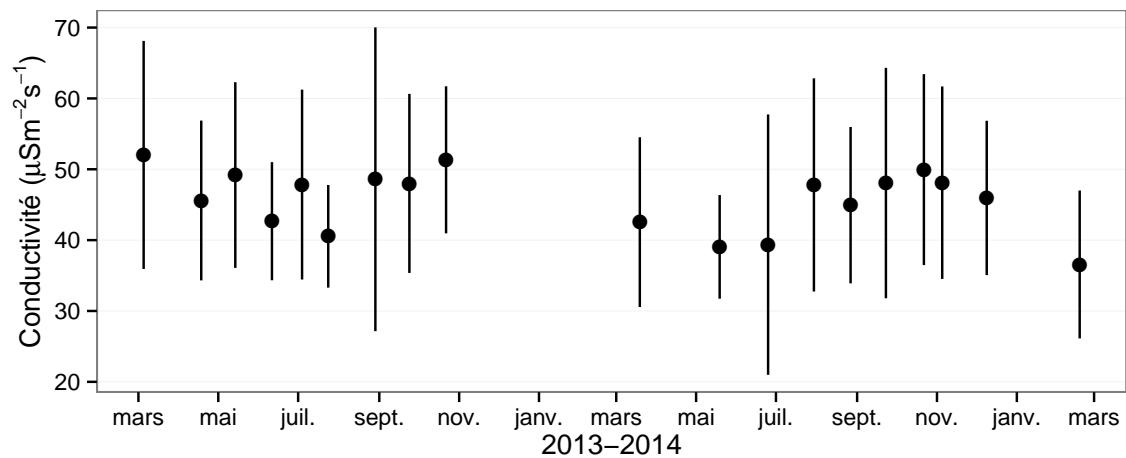


FIGURE 3.6 – Évolution de la conductivité pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

3.3. Résultats

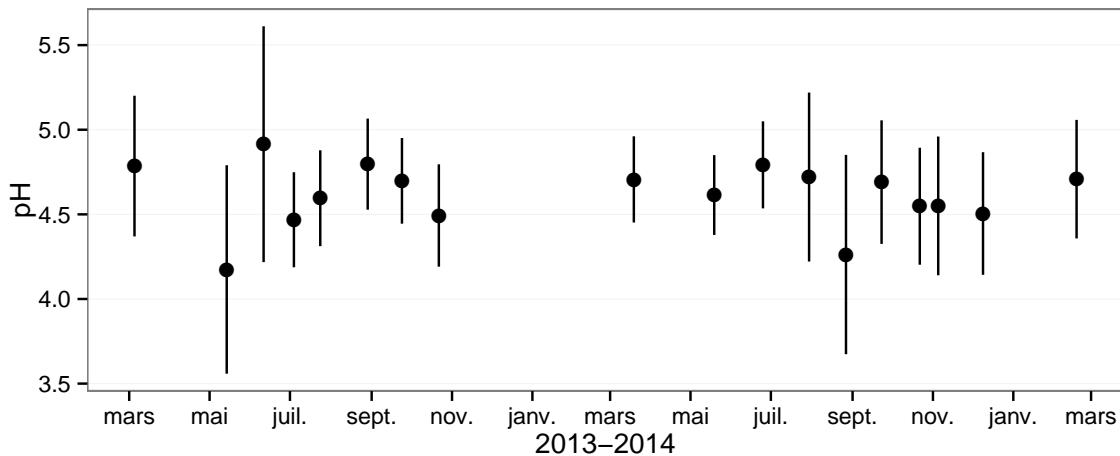


FIGURE 3.7 – Évolution du pH pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

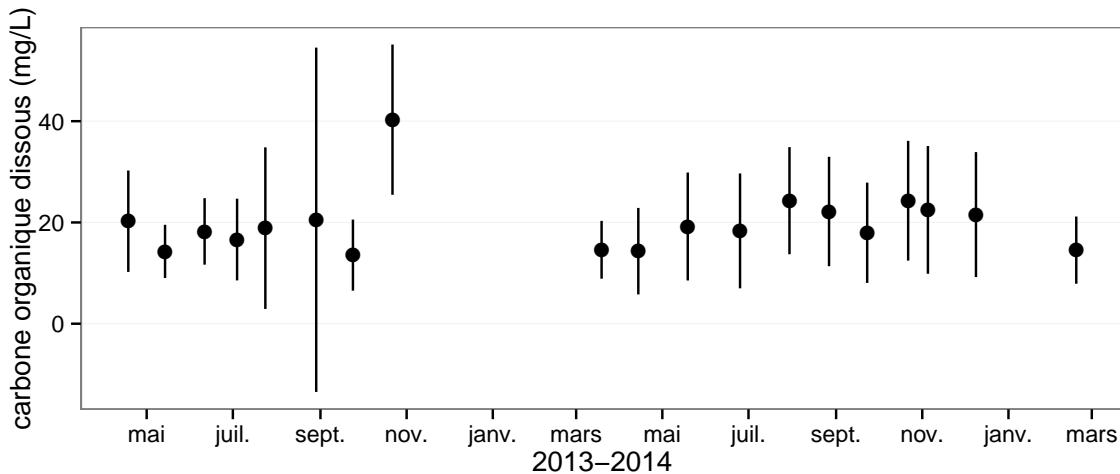


FIGURE 3.8 – Évolution de la concentration en carbone organique dissous dans l'eau du sol pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1115 En moyenne le pH mesuré sur la tourbière de La Guette est compris entre 4 et 5
 1116 (figure 3.7). Ces valeurs sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site .

1117 La concentration en carbone organique dissous présente dans l'eau de la tourbière
 1118 est compris en moyenne entre 10 et 30 mg L⁻¹ (figure 3.8).

1119 Les flux de carbone

1120 L'ensemble des mesures de CO₂ s'étendent de mars 2013 à février 2015. Cependant
 1121 de novembre 2013 à février 2014 les mesures ont été interrompues suite à des problèmes
 1122 techniques. Les deux saisons de végétation, ont pu être mesurées dans leur ensemble,

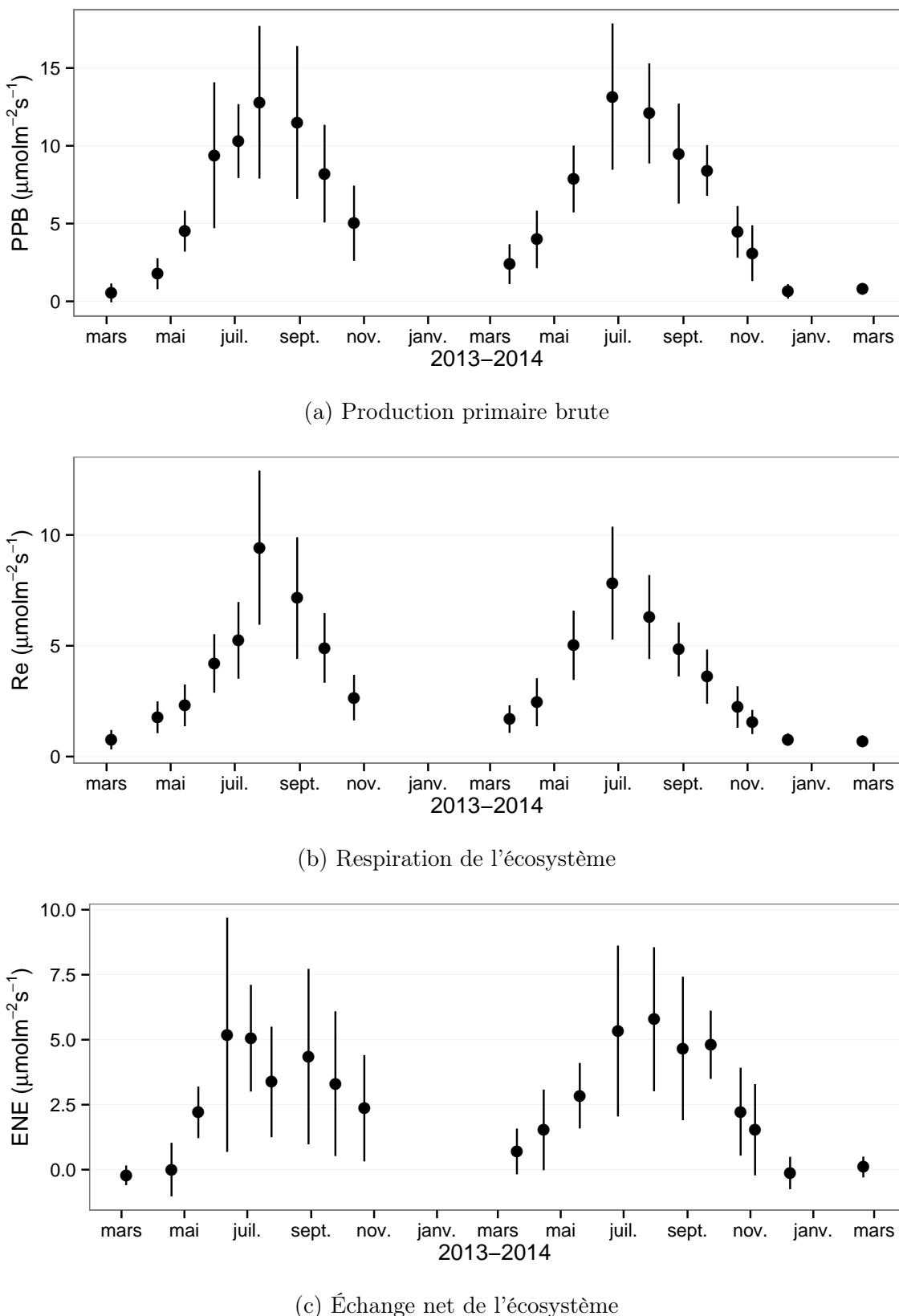


FIGURE 3.9 – Évolution du niveau de PPB, RE et ENE pendant la période de mesure. Moyenne des 20 embases de mars 2013 à février 2015.

3.3. Résultats

permettant d'avoir un jeu de données représentatif sur le fonctionnement de l'écosystème. À noter également que pour l'ensemble des flux, la déviation standard augmente avec les valeurs mesurées.

En 2013, les valeurs de la PPB (flux de CO₂ entrant dans l'écosystème) augmentent au printemps et une partie de l'été avec un maximum de $12,80 \pm 4,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ atteint fin juillet, avant de diminuer à partir d'août (Figure 3.9a). En 2014 la PPB maximale est atteinte en juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois 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 3.9a).

La RE (flux de CO₂ sortant de l'écosystème) en 2013 augmente pendant le printemps et une partie de l'été (Figure 3.9b). Elle atteint un maximum de $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en juillet avant de diminuer. En 2014 la RE atteint, comme la PPB, son maximum plus tôt, en juin à $7,83 \pm 2,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avant de décroître jusqu'en hiver pour approcher des valeurs nulles. La moyenne annuelle de RE en 2013 est de $4,27 \pm 3,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ce qui est légèrement supérieure à celle de 2014 : $3,63 \pm 2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.9b).

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

Les flux de CH₄ comme ceux du CO₂ montrent une variabilité saisonnière importante. Cependant les flux de CH₄ mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux mesurés pour le CO₂ (Figure 3.10). À l'inverse de ce dernier, l'importance des flux de CH₄ mesurés en 2013 et 2014 est différente. En 2013 les flux sont moins importants

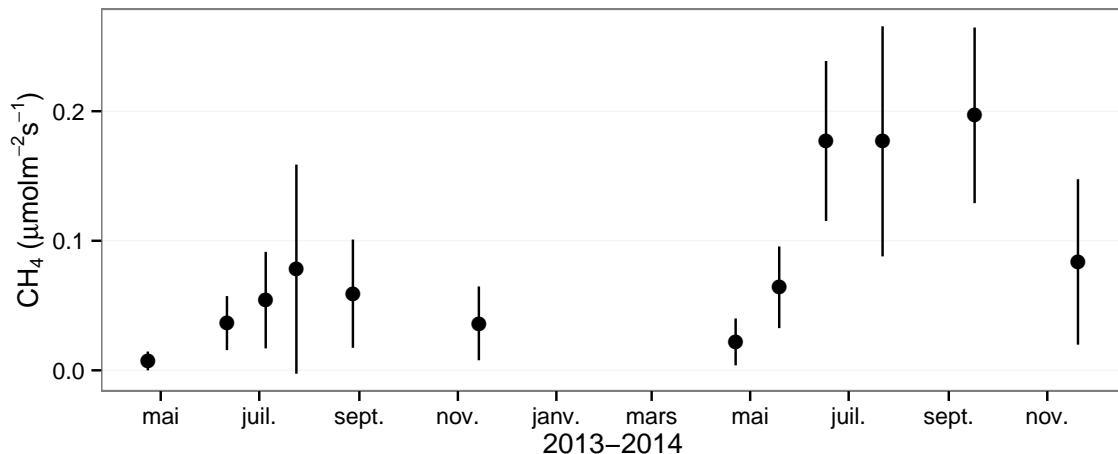


FIGURE 3.10 – Évolution des flux de méthane moyen (N?) pendant la période de mesure (mars 2013 – février 2015)

1152 qu'en 2014 avec des maximum de 0,078 et 0,196 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement.

1153 Les relations flux gazeux et facteurs contrôlant

1154 Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe n'a que peu varié pendant les
 1155 deux années de mesures. De ce fait aucune relation claire ne se distingue entre les flux
 1156 et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO₂ (PPB et RE) ou le CH₄ (Figure 3.11).
 1157 La PPB et la RE présentent cependant des relations avec la température de l'air,
 1158 et l'indice de végétation, même si pour ce dernier les tendances sont moins claires,
 1159 particulièrement pour la RE (Figure 3.11). Le CH₄ quant à lui ne présente pas de
 1160 relation avec la température de l'air, mais une tendance exponentielle est visible vis-à-
 1161 vis de l'indice de végétation (Figure 3.11). (**CH₄ et Température dans la tourbe ?**)

1162 3.3.2 Sélection des modèles

1163 La Production Primaire Brute

1164 L'estimation de la PPB se fait en deux étapes. Dans un premier temps on estime le
 1165 potentiel maximum de photosynthèse à un instant donné dans des conditions de lumière
 1166 saturante (PPBsat). Ce potentiel peut varier avec les conditions environnementales et
 1167 a été déterminé en utilisant l'équation de (June *et al.*, 2004) qui relie la vitesse de

3.3. Résultats

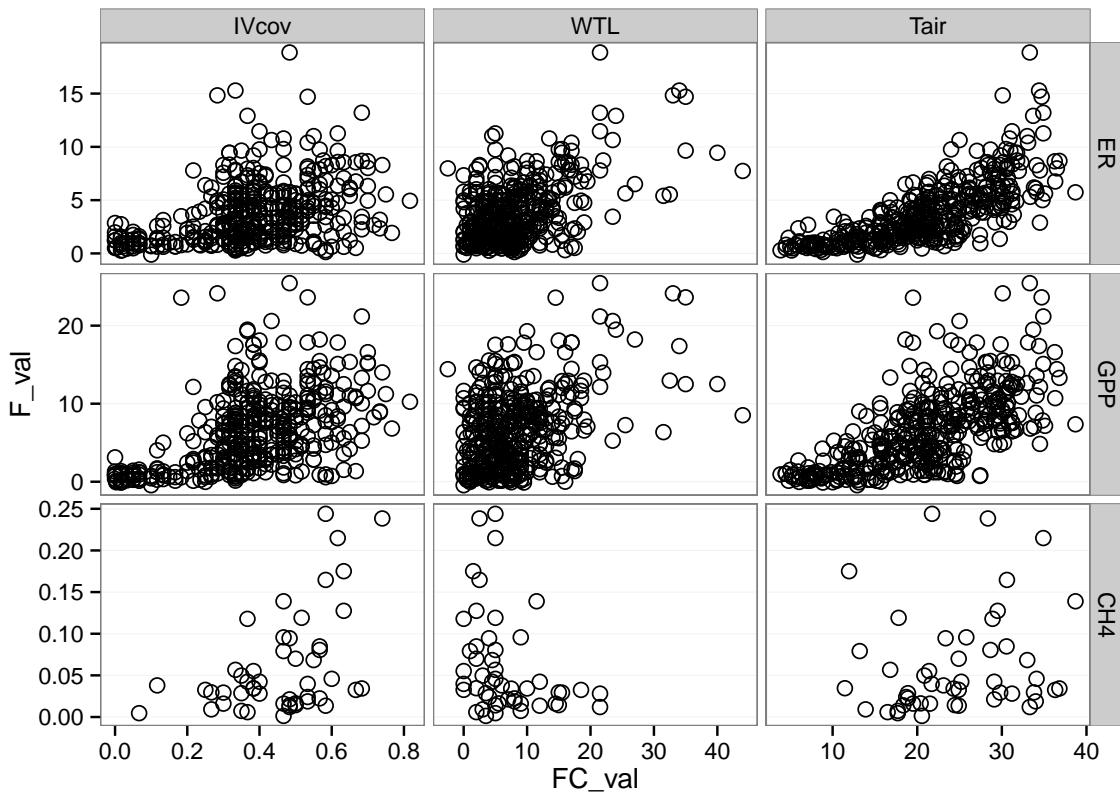


FIGURE 3.11 – Relations entre les flux de gaz et une sélection de facteurs contrôlant

¹¹⁶⁸ transport des électrons photosynthétiques à lumière saturante à la température :

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

¹¹⁶⁹ Avec a la vitesse de transport des électrons photosynthétique à lumière saturante, b
¹¹⁷⁰ la température optimale pour ce transport et c la différence de température à laquelle
¹¹⁷¹ à laquelle PPB_{sat} vaut e⁻¹ de sa valeur à la température optimale. À partir de ce
¹¹⁷² potentiel à lumière saturante, la PPB est estimée en prenant en compte la lumino-
¹¹⁷³ sité. On utilise l'équation 3.2 proposée par (Bubier *et al.*, 1998) et régulièrement et
¹¹⁷⁴ majoritairement utilisée (?Worrall *et al.*, 2009) :

$$PPB = \frac{PPB_{sat} * a * PAR}{PPB_{sat} + a * PAR} \quad (3.2)$$

¹¹⁷⁵ L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable
¹¹⁷⁶ explicative de la PPB_{sat}, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une

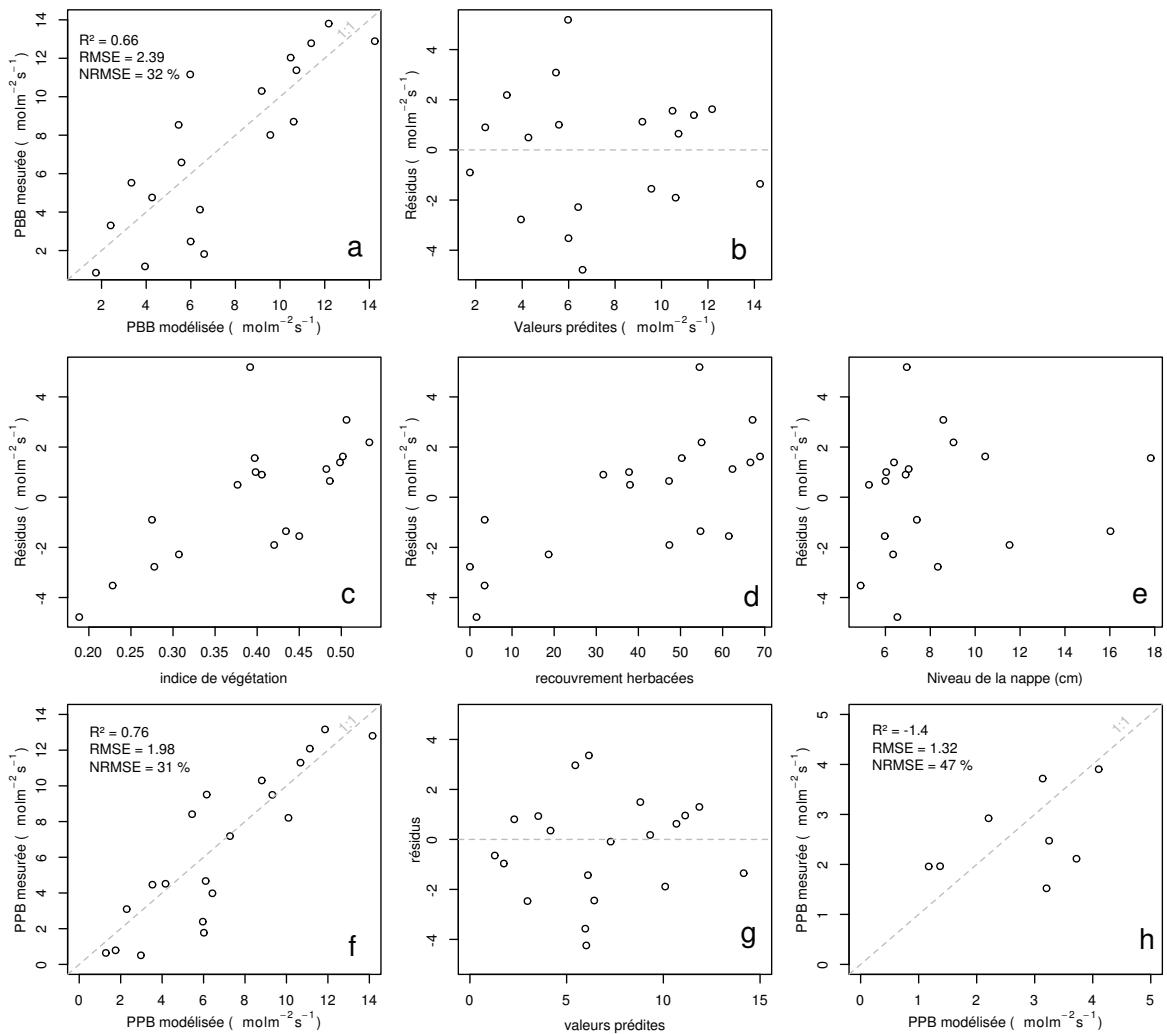


FIGURE 3.12 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.1

3.3. Résultats

erreur standard de l'estimation de 32 % (Figure 3.12-a). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-b). Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.12-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.12-d). Par contre aucune tendance particulière n'est visible vis-à-vis du niveau de la nappe (Figure 3.12-e) Le recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également, aucune tendance avec les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir de l'équation 3.1 montre une erreur standard de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBsat (Figure 3.12-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.12-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests montre une erreur standard de l'estimation plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.12-h). Par ailleurs une forte incertitude est présente concernant l'estimation des paramètres qui ont tous une erreur standard importante, parfois plus importante que la valeur du paramètre, et une faible significativité (Tableau 3.1). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) le modèle est adapté pour y intégré une fonction linéaire de la végétation :

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

Cette nouvelle équation permet d'expliquer une part plus importante des variations de PPBsat ($R^2 = 0,85$) et augmente la proximité entre les données mesurées et les données modélisées : l'erreur standard diminue à 21 %. (Figure 3.13-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon moins homogène que précédemment. On observe notamment un resserrement des points autour de zéro à l'exception d'un point de valeur supérieur à 4. Le biais reste malgré tout léger au regard de l'amélioration apportée. Aucune tendance claire ne se dégage des résidus lorsqu'ils sont mis en relation avec des facteurs contrôlant tel que les recouvrements végétaux (sphaignes, herbacées), ou le niveau de la nappe (Figure 3.13-c,d,e). Comme précédemment, l'erreur standard de la PPB, de 19 %, est du même ordre de grandeur que celle de PPBsat. Pour PPBsat

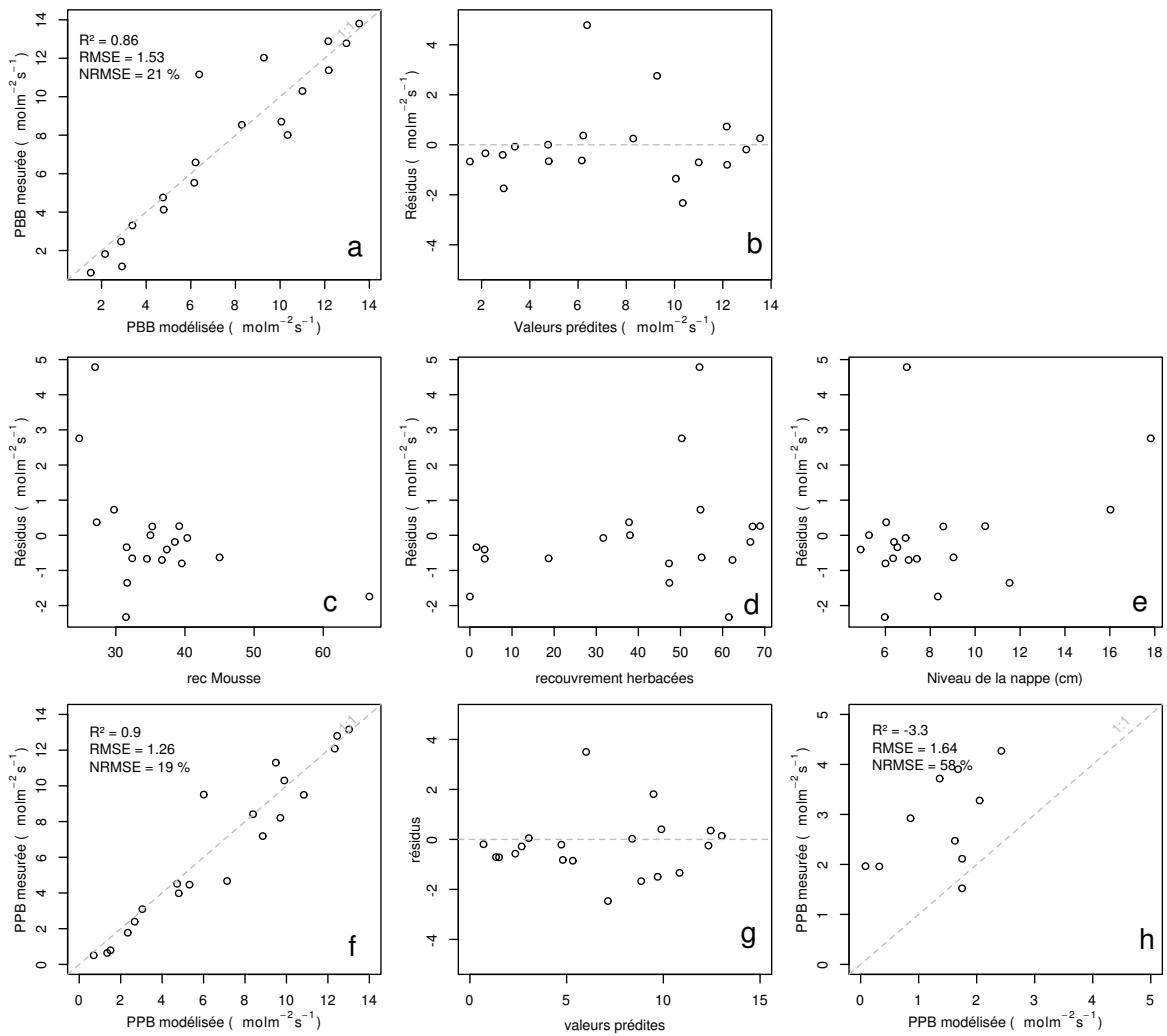


FIGURE 3.13 – PPBsat modèles Tair utilisant l'équation 3.3

3.3. Résultats

comme pour PPB l'erreur standard diminue avec l'ajout de l'indice de végétation lors de la calibration. En revanche, l'évaluation sur les données de test de ce dernier modèle montre une erreur importante (58 %), supérieure à celle du modèle ne prenant pas en compte la végétation. Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle intégrant la végétation permet de diminuer de façon importante l'erreur standard associée à l'estimation des paramètres de l'équation. Dans la suite du texte le modèle permettant d'estimer la PPB à partir des équations 3.1 et 3.2 sera nommé PPB-1 et celui utilisant les équations 3.3 et 3.2 sera nommée PPB-2.

1213 La Respiration de l'Écosystème

1214 L'estimation de la RE s'effectue avec l'équation :

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

La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 % des variations de la respiration de l'écosystème avec une erreur standard de 18 % (Figure 3.14-a). Les résidus de cette équation semblent répartis de façon non-biaisée, pas de tendance dans le nuage de point (Figure 3.14-b). L'évaluation de ce modèle montre une erreur standard de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées. Une légère tendance, moins claire que pour la PPBsat, est visible entre les résidus et l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. Très souvent utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proche mais moins bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus (**Fig Annexe ?** nope : M&M). On adapte l'équation 3.4 pour intégrer le signal de végétation :

$$RE = (a * IV + c) * \exp(b * T) \quad (3.5)$$

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

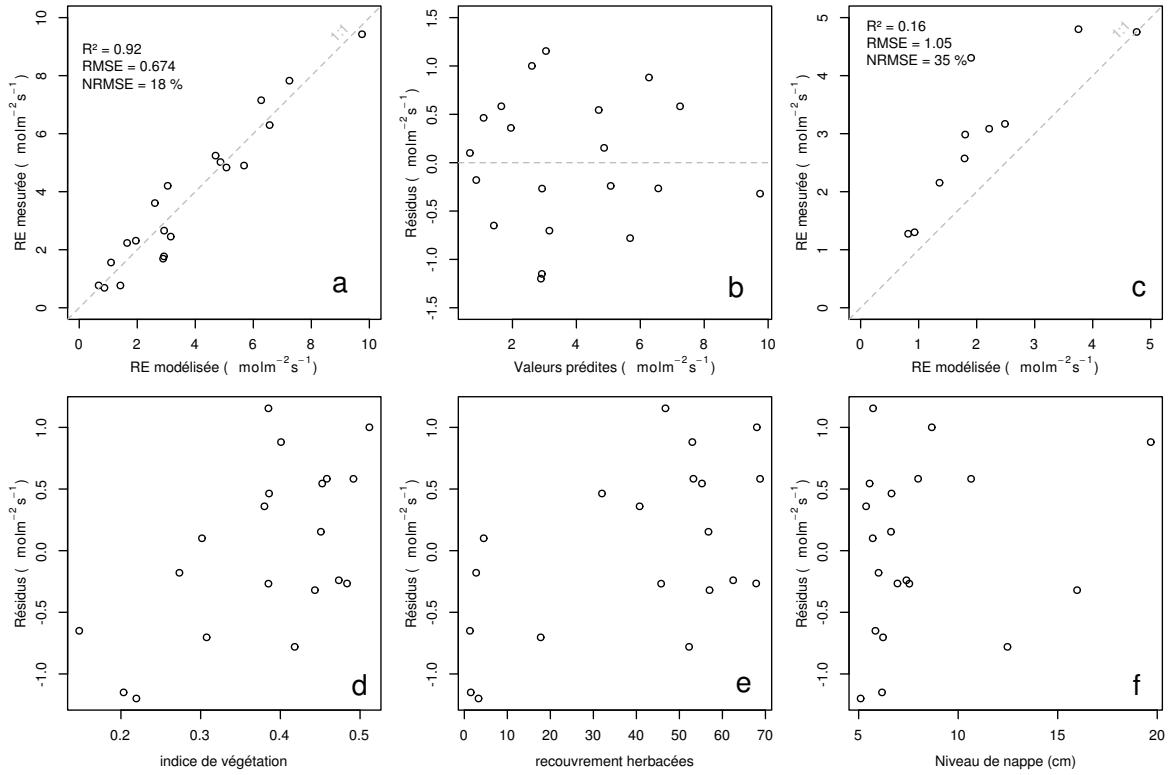


FIGURE 3.14 – RE modèles avec Tair

1225 Les calibrations de ces nouvelles équations sont présentées dans la figure 3.14-a,b et
 1226 3.14-d,e respectivement. Dans les deux cas, l'erreur diminue pour avoisiner 13 %, avec
 1227 des résidus qui se répartissent de façon non-biaisée. L'évaluation de ces deux équations
 1228 montre cependant des différences : D'un côté l'équation 3.5 ne permet pas de diminuer
 1229 l'erreur standard qui vaut 34 %, et est donc très proche des 35 % calculé pour l'évalua-
 1230 tion du modèle n'intégrant pas la végétation. De l'autre l'évaluation de l'équation 3.6
 1231 montre une erreur standard plus faible s'établissant à 23 %. Les paramètres des diffé-
 1232 rentes équations sont présentés dans le tableau 3.1, les modèles RE-1, RE-2, et RE-3
 1233 correspondent respectivement aux équations 3.4, 3.5 et 3.6. À l'inverse de la PPB les
 1234 paramètres des modèles de la RE ont, à l'exception du paramètre c du modèle RE-2,
 1235 une significativité importante et une erreur standard faible.

1236 Le flux de CH₄

1237 Les relations entre les facteurs contrôlant mesurés et le CH₄ sont moins claires que
 1238 celles concernant le CO₂. La corrélation la plus importante est liée à la végétation (R^2

3.3. Résultats

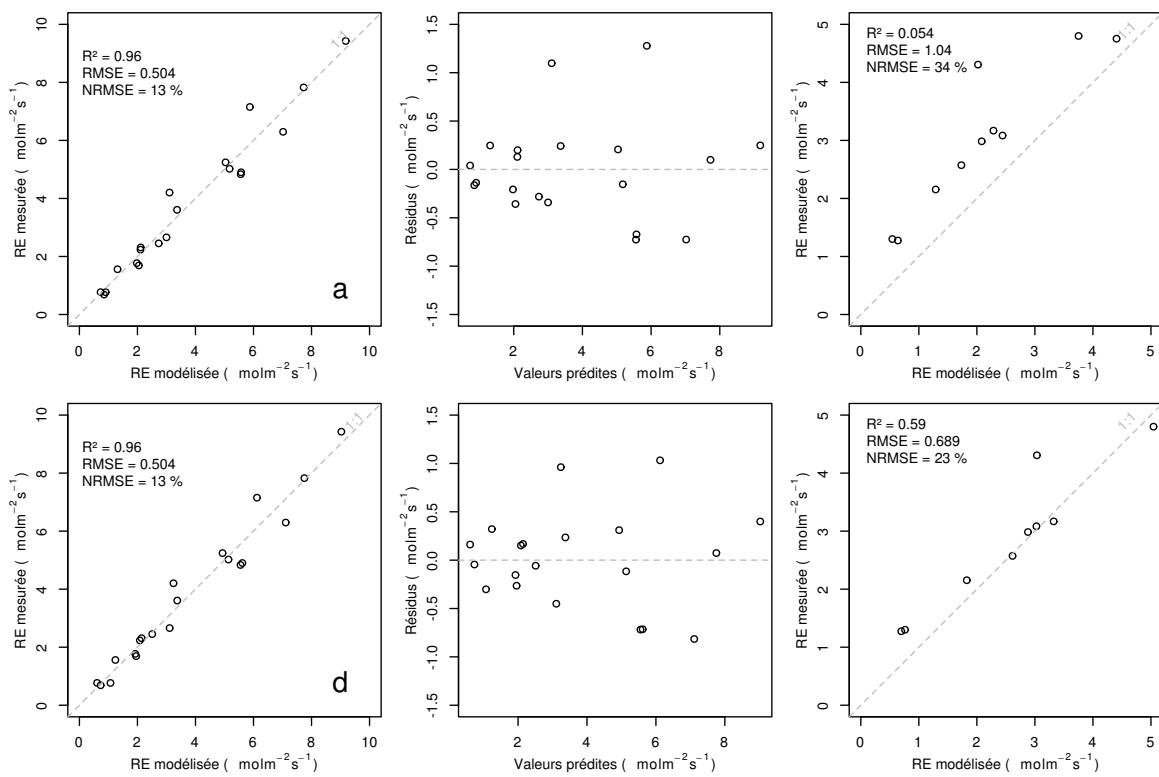


FIGURE 3.15 – RE modèles avec Tair

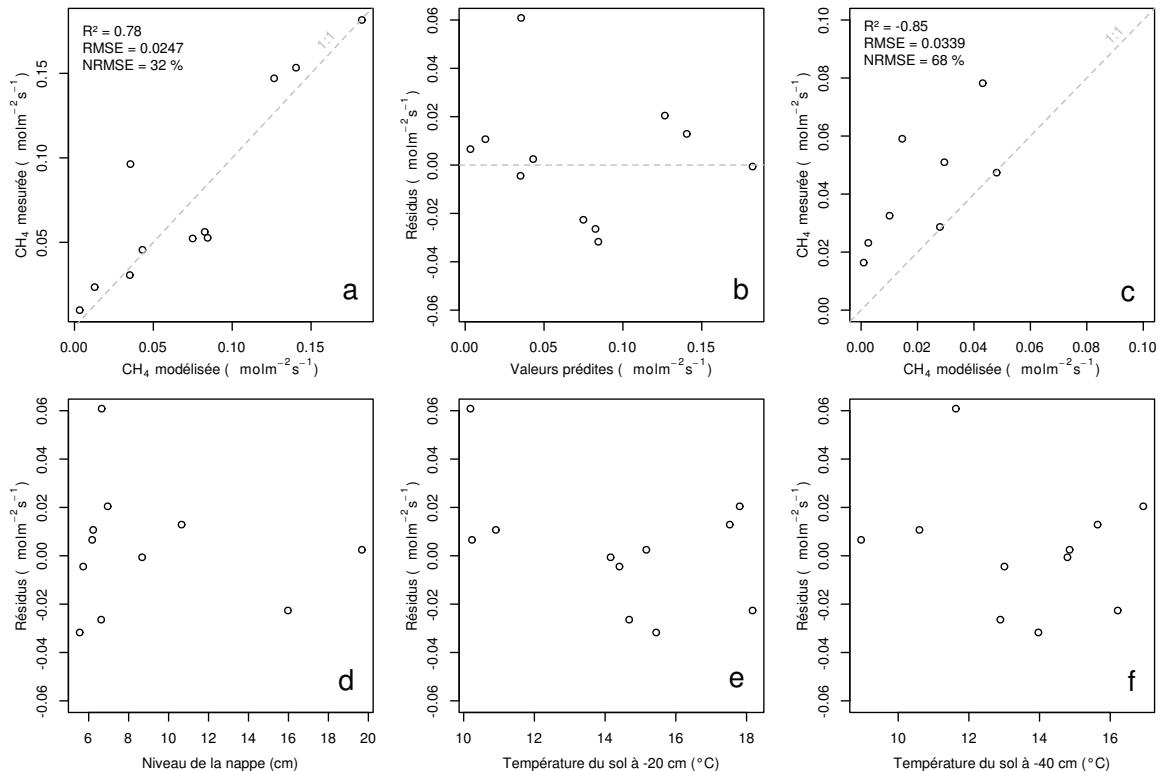


FIGURE 3.16 – CH_4 modèle H

1239 = **XX**,Figure 3.11). le CH₄ est également corrélé avec les températures, faiblement avec
 1240 les températures de surface, mais de manière plus importante avec les températures du
 1241 sol à plus forte profondeur ($R^2 = \text{XX}$,Figure 3.11). Enfin il est anti-corrélé ($R=-0.51$)
 1242 avec le niveau de la nappe. Les relations CH₄ et végétation ont donc pu être modélisées
 1243 avec

$$F_{CH_4} = a * \exp(b * IV) \quad (3.7)$$

1244 Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Fi-
 1245 gure 3.16), il explique 78 % de la variabilité du CH₄ avec une erreur standard de 32 %.
 1246 Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équations et les facteurs
 1247 contrôlant mesurés. L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer
 1248 les flux de CH₄ et une erreur standard qui double par rapport à la phase de calibration
 1249 en atteignant 68 %. Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.7 est
 1250 visible dans le tableau 3.1 sous le nom FCH4.

1251 Le COD

1252 3.3.3 Le bilan de carbone de la tourbière de La Guette à l'échelle 1253 de l'écosystème

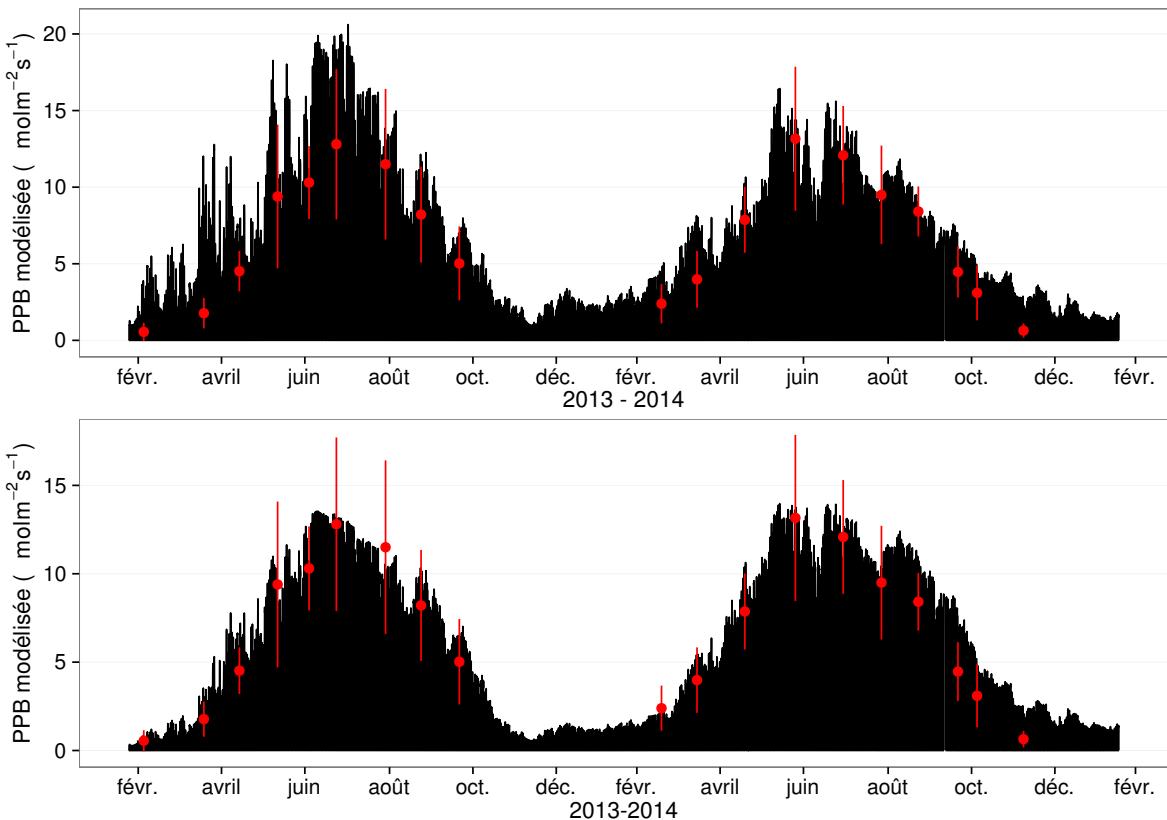
1254 L'interpolation des flux de PPB montrent une variabilité saisonnière proche de
 1255 celle mesurée sur le terrain (Figure 3.17). Les valeurs mesurées les plus grandes (partie
 1256 supérieure de la barre rouge sur la figure 3.17) ne semblent pas atteinte par le modèle
 1257 PPB-2 à l'inverse du modèle PPB-1 (courbes noires sur la figure 3.17). Dans les deux
 1258 cas les modèles semblent sur-estimer la valeur de PPB mesurées fin 2014.

1259 Pour la RE, l'interpolation suit également les variations saisonnières mesurées men-
 1260 suellement (Figure 3.18). Les gammes de valeurs mesurées sont très proche des gammes
 1261 interpolées : les valeurs interpolées fluctuent dans les limites des barres d'erreurs. L'in-
 1262 terpolation des flux de la RE est très proche quel que soit le modèle utilisé (Figure 3.18).
 1263 L'intégration de la végétation dans les modèles RE-2 et RE-3 diminue la RE maximum

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-1 – équations 3.1 et 3.2						
	a	26.23	62.07	0.68	-9.7	+9.6
	b	53.68	61.27	0.39	+43.7	-35.1
	c	27.21	28.56	0.35	-22.5	+21.9
	i	1.84	21.6	0.93	-0.4	+0.4
PPB-2 – équations 3.3 et 3.2						
	a	39.44	18.89	0.05	-11.8	+11.5
	b	40.27	19.11	0.05	+15.8	-17.2
	c	25.23	14.35	0.1	-8.1	+6.7
	d	-3.73	3.49	0.3	+2.8	-2.8
	i	0.26	0.25	0.31	-1.3	+1.1
RE-1 – équation 3.4						
	a	0.34	0.08	0	-10	+10
	b	0.10	0.01	0	-22.6	+29.9
RE-2 – équation 3.5						
	a	0.92	0.34	0.02	-7.3	+7.3
	b	0.09	0.01	0.00	-19.5	24.7
	c	0.14	0.09	0.14	+2.7	-2.7
RE-3 – équation 3.6						
	a	0	0	0.01	-3.9	+3.9
	b	0.08	0.01	0	-18.8	+23.6
	c	0.33	0.06	0	-6.1	+6.1
FCH4 – équation 3.7						
	a	0	0	0.48	-10	+10
	b	13.01	2.82	0	-43.9	+79.2

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

¹²⁶⁴ modélisée en 2013 par rapport au modèle RE-1.

¹²⁶⁵ Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19), suivent également une cyclicité saisonnière.

¹²⁶⁶ L'estimation du CH₄ semble rendre compte dans les grandes lignes de la différence de

¹²⁶⁷ flux mesurée entre 2013 et 2014.

¹²⁶⁸ Les flux interpolés à l'heure puis sommés par années sont présentés dans le ta-

¹²⁶⁹ bleau 3.2 pour les différents modèles. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le

¹²⁷⁰ flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour PPB-2 et

¹²⁷¹ PPB-1 respectivement. Dans le détail on observe une différence entre les deux modèles :

¹²⁷² Celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus

¹²⁷³ important en 2013 qu'en 2014. Tandis que le modèle prenant en compte la végétation

¹²⁷⁴ (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation

¹²⁷⁵ minimise également l'erreur standard de l'estimation, la divisant approximativement

¹²⁷⁶ par deux.

¹²⁷⁷ La différence de comportement, entre les années de mesures, liée à l'intégration de

3.3. Résultats

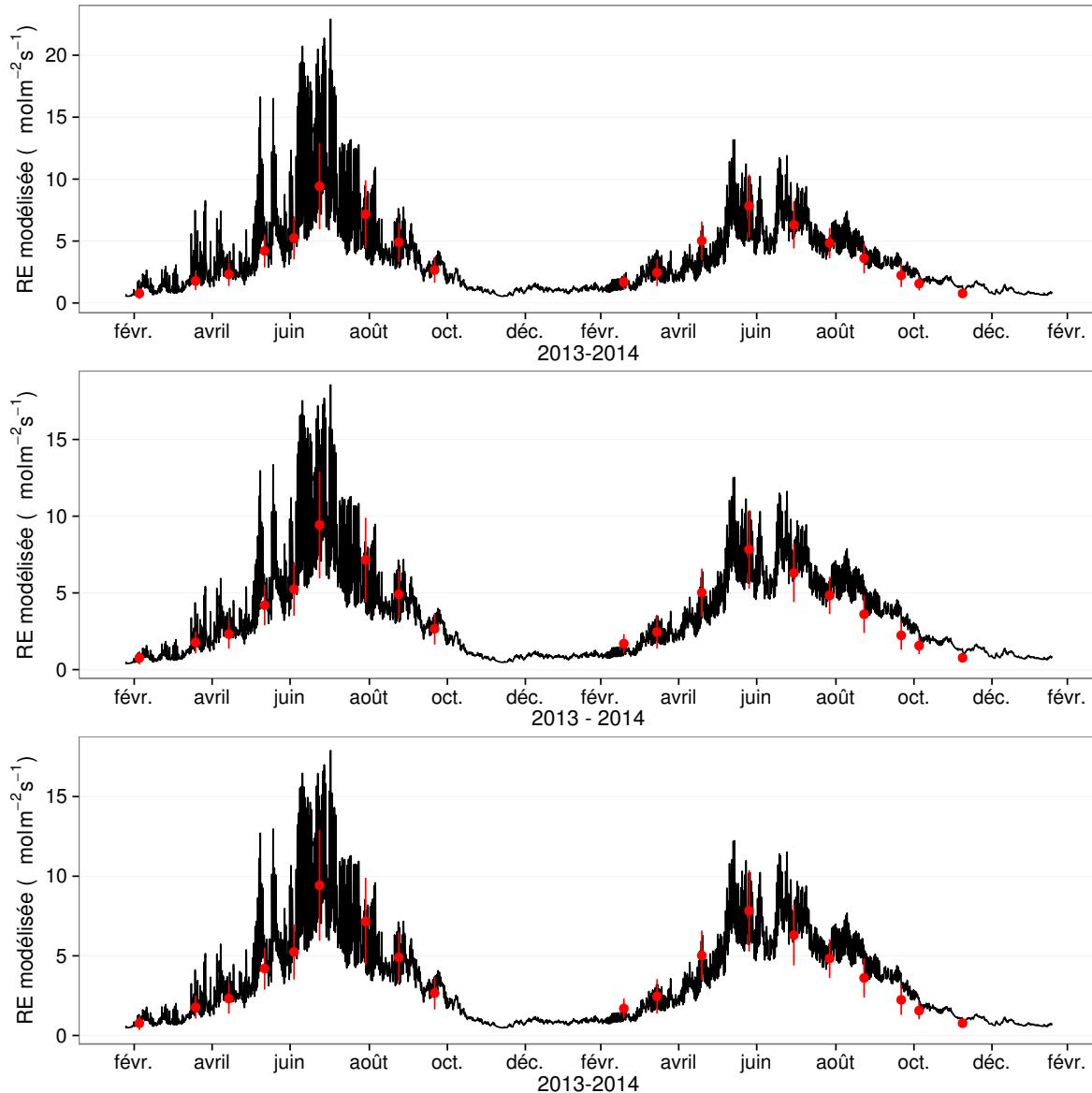


FIGURE 3.18 – Flux de CO_2 interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

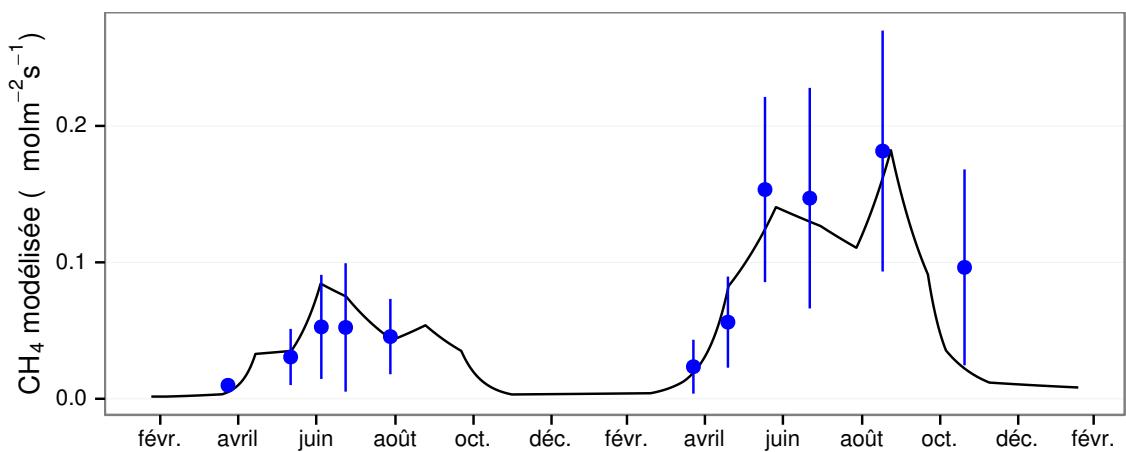


FIGURE 3.19 – Flux de CO_2 interpolé à partir de RE-1, RE-2 et RE-3

Tableau 3.2 – Bilan des flux en gCm²an⁻¹

ID	Flux	équation	2013	2014	moyen
PPB-1	PPB	3.1 et 3.2	1322 ± 410	1258 ± 390	1290 ± 400
PPB-2		3.3 et 3.2	957 ± 182	1184 ± 225	1070 ± 203
RE-1	RE	3.4	1337 ± 241	1235 ± 222	1286 ± 231
RE-2		3.5	1232 ± 160	1310 ± 170	1271 ± 165
RE-3		3.6	1240 ± 161	1281 ± 167	1261 ± 164
FCH4	CH4	3.7	10 ± 3	24 ± 8	17 ± 5

 Tableau 3.3 – Bilan des flux en gCm²an⁻¹

combinaison de modèles	2013	2014	moyen
PPB-1, RE-1, FCH4	-25	-2	-14
PPB-1, RE-3, FCH4	+72	-48	+12
PPB-2, RE-1, FCH4	-390	-75	-233
PPB-2, RE-3, FCH4	-293	-122	-208

1278 la végétation est également visible sur l'estimation de la RE. La prise en compte de la
 1279 végétation (modèles RE-2 et RE-3) conduit à une respiration plus forte en 2014 qu'en
 1280 2013 à l'inverse de RE-1. La différence entre l'estimation de la RE en 2013 et en 2014
 1281 diminue avec l'intégration de la végétation. Elle passe de 102 pour RE-1 à 78 puis
 1282 41 pour RE-2 et RE-3. Malgré ces différences, on observe une grande proximité dans
 1283 les valeurs des flux interpolés sur les 2 années, quel que soit le modèle, avec un écart
 1284 maximum de 25 gC m⁻² an⁻¹.

1285 Les flux de CH₄ estimés ont une erreur importante et sont beaucoup plus faible que
 1286 les flux de la PPB ou de la RE. Le flux de CH₄ est au moins deux fois plus important
 1287 en 2014 qu'en 2013.

1288 Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-3, non
 1289 présenté car très proche de RE-2) varient de -233 gC m⁻² an⁻¹ à +12 gC m⁻² an⁻¹
 1290 stocké dans la tourbière (tableau 3.3). L'intégration de la végétation dans la modélisa-
 1291 tion de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà
 1292 de -200 gC m⁻² an⁻¹, avec une différence entre les bilans de 220 gC m⁻² an⁻¹ environ.
 1293 La différence sur les bilans quand les modèles de RE utilisent ou non la végétation est
 1294 moindre : environ 26 gC m⁻² an⁻¹ (tableau 3.3).

3.3. Résultats

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

PPB		RE		CH ₄			
	-10 %		+10 %		-10 %		+10 %
PPB-1		RE-1		FCH4			
a	-3263	+3243	a	+3371	-3371	a	+0,05
b	+14 788	-11 859	b	+7616	-10 078	b	+0,2
c	-7597	+7398					-0,36
i	+119	-139					
PPB-2		RE-1		FCH4			
a	+59	-57	a	-60	+60	a	0
b	-78	+85	b	-135	+178	b	0
c	+40	-33					+0,01
d	-14	+14					
i	6,22	-5,40					
PPB-1		RE-3		FCH4			
a	-426	+423	a	+168	-168	a	+0,01
b	+1931	-1548	b	+813	-1018	b	+0,03
c	-992	+966	c	+263	-263		-0,05
i	-18	+15					
PPB-2		RE-3		FCH4			
a	+67	-65	a	-26	+26	a	0
b	-89	+97	b	-125	+157	b	0
c	+45	-38	c	-40	+40		0
d	-16	+16					
i	+7,1	-6,1					

1295 Évaluation du bilan

1296 L'analyse de sensibilité, consistant à faire varier chaque paramètre des modèles
 1297 de $\pm 10\%$, les combinaisons de modèles PPB-1, PPB-2, RE-1 et RE-3 ont été testé
 1298 (Tableau 3.4). Le modèle RE-2, très proche du modèle RE-3 n'a pas été testé. **Attente**
 1299 **du COD, les valeurs du tableau sont fausse pour le moment**

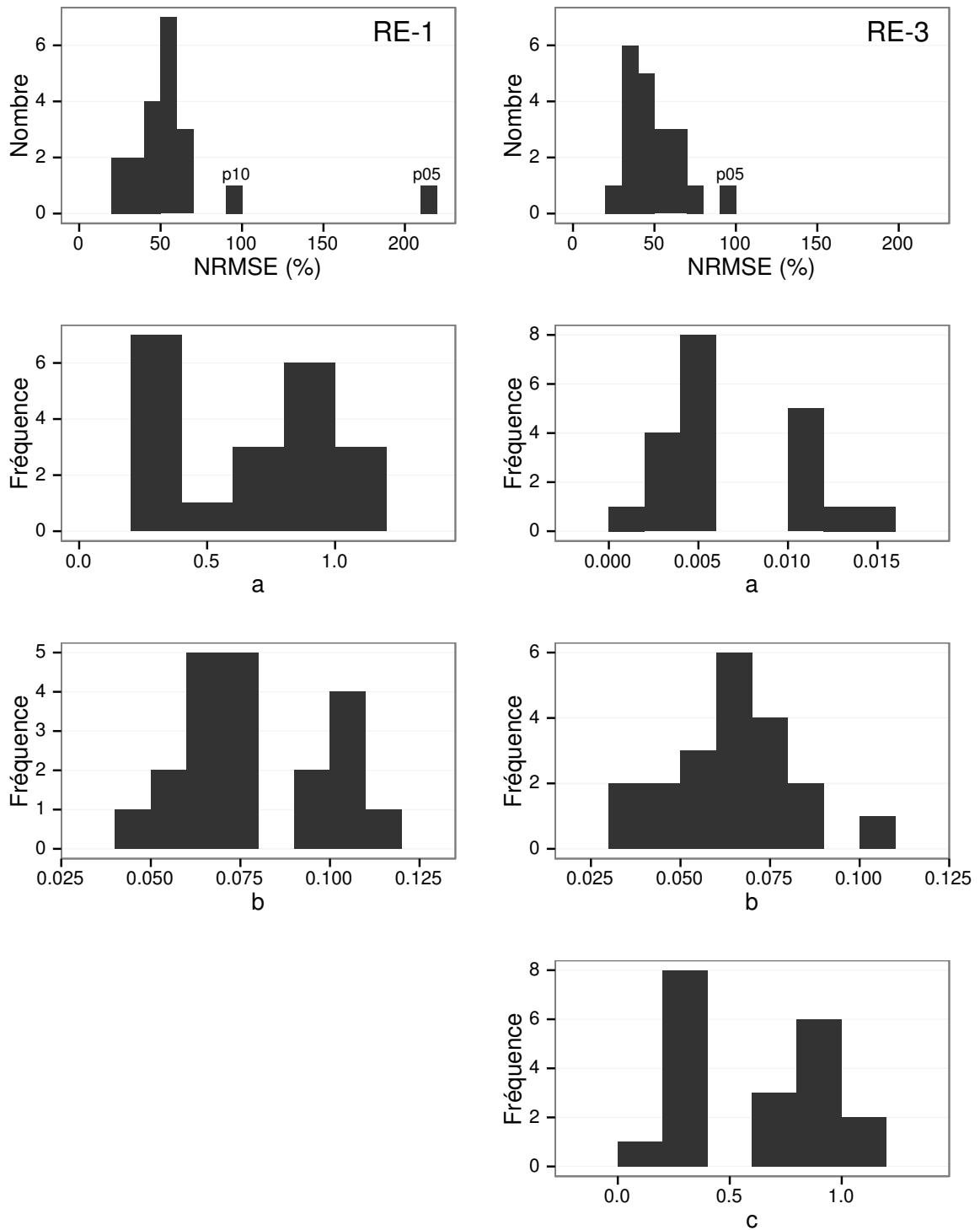


FIGURE 3.20 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres des modèles RE-1 et RE-3

3.3. Résultats

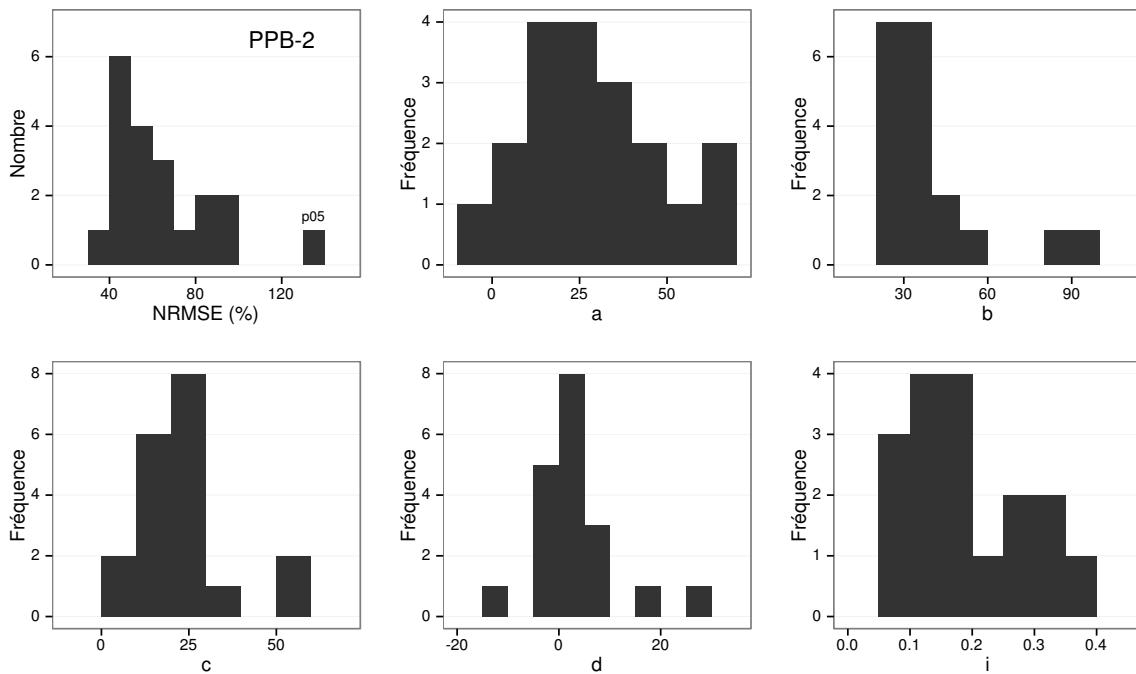


FIGURE 3.21 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan

Représentativité locale

La classification hiérarchique a permis de distinguer 4 groupes de végétation (Figure 3.22). Dans le premier groupe, la strate muscinale est majoritaire avec un recouvrement moyen de 91 %, moins de 35 et 15 % de recouvrement pour les herbacées et les arbustes respectivement. Le deuxième groupe est le plus homogène avec un recouvrement moyen des strates muscinale et arbustive de 63 et 58 % chacune. C'est également le groupe où il y a de moins d'herbacées avec un recouvrement de 24 %. La strate herbacée est majoritaire dans le troisième groupe avec un recouvrement moyen de 63 %, la strate arbustive y est peu présente (19 % en moyenne) et la strate muscinale y est pour ainsi dire absente (1 %). La strate muscinale est également absente, ou presque, dans le groupe quatre (1 %). Groupe dans lequel la strate arbustive est majoritaire avec de 65 % de recouvrement moyen, et la strate herbacée avec 33 %.

Les bilans de CO₂ calculés par groupe de végétations sont présentés dans le ta-

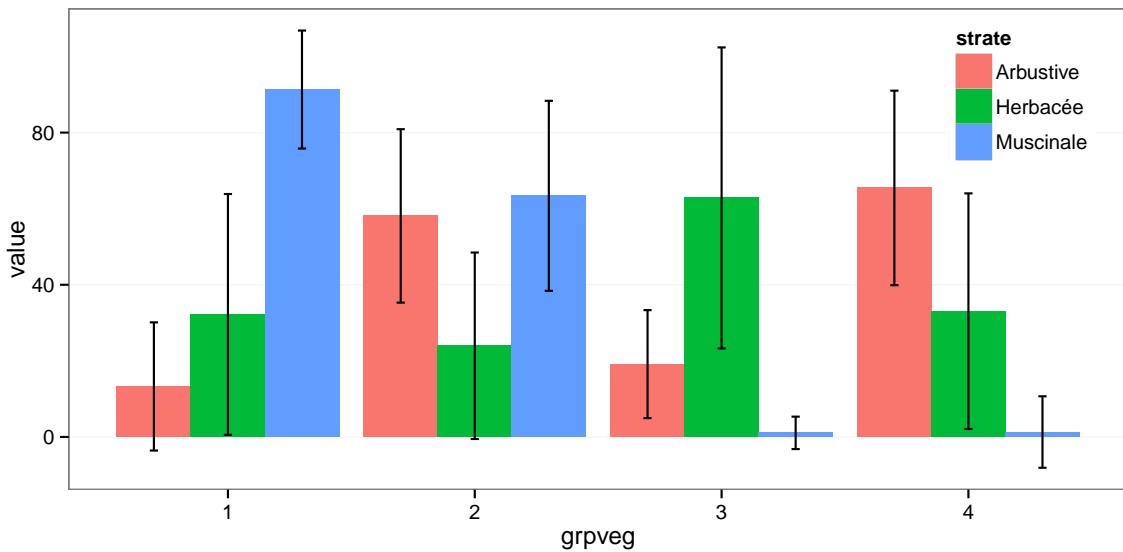


FIGURE 3.22 – Distribution de l'erreur standard par placette et des paramètres du modèle PPB-2

Tableau 3.5 – Bilan des flux de CO₂ en gCm²an⁻¹, en utilisant PPB-2 et RE-3

groupe	PPB-2	RE-3	ENE
1	714	1023	-308
2	1045	1385	-340
3	1323	1057	266
4	1002	1262	-260

bleau 3.5. On constate que du point de vue de l'ENE les groupes 1 et 2 sont relativement proche, et que le groupe 3 est du même ordre de grandeur bien qu'avec une ENE un peu moins négative. Le groupe 3 est le seul groupe présentant une ENE positive, du même ordre de grandeur que les précédentes en valeur absolue. Dans le détail, la RE est la plus forte, supérieure à 1200 gC m⁻² an⁻¹, dans les groupes 2 et 4. Elle est plus faible dans les groupes 1 et 3 (environ 1000 gC m⁻² an⁻¹). Pour la PPB, la valeur la plus faible est dans le groupe 1 et la plus forte dans le groupe 3 avec plus de 1300 gC m⁻² an⁻¹, soit une différence de plus de 600 gC m⁻² an⁻¹. Les groupes 2 et 4 sont relativement proches avec des valeurs intermédiaires avoisinant 1000 gC m⁻² an⁻¹.

3.4. Discussion

1323 Modélisation par placette

1324 Corrélation avec facteurs contrôlant

1325 3.4 Discussion

1326 3.4.1 Estimations des flux

1327 PPB

1328 L'estimation des flux de PPB, est comprise entre 957 et 1322 gC m⁻² an⁻¹ selon
1329 l'année et le modèle utilisé. Ces valeurs sont très élevées comparées à des tourbières
1330 boréales comme celles étudiées par ([Trudeau et al., 2014](#)) ou encore ([Peichl et al., 2014](#))
1331 dont les valeurs de PPB sont respectivement comprise entre 123 et 131 gC m⁻² an⁻¹
1332 et entre 203 et 503 gC m⁻² an⁻¹. Une première hypothèse permettant d'expliquer une
1333 telle différence, est la différence entre les températures moyennes sur les sites. -4,3 °C
1334 et 1,2 °C respectivement pour [Trudeau et al. \(2014\)](#) et [Peichl et al. \(2014\)](#). Ces tem-
1335 pératures sont bien plus faible pour les sites des études pré-citées que sur la tourbière
1336 de La Guette. Une seconde hypothèse, qui n'exclue pas la première, serait la com-
1337 position végétale de ces sites. La tourbière de La Guette envahie par une végétation
1338 vasculaire, notamment herbacée, est plus proche d'une prairie tourbeuse que d'une tour-
1339 bière boréale. En effet les valeurs observées à La Guette sont comparables à ce type
1340 d'écosystèmes. [Jacobs et al. \(2007\)](#) estiment des valeurs de PPB comprises entre 400 et
1341 2000 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 1300 gC m⁻² an⁻¹ dans des prairies tourbeuses
1342 hollandaises. Sur des écosystèmes similaires, au Danemark, ([Görres et al., 2014](#)) trouve
1343 des valeurs de PPB plus importantes encore, entre 1555 et 2590 gC m⁻² an⁻¹. Il appa-
1344 rait cohérent que la tourbière de La Guette, par sa position géographique, et donc le
1345 climat qu'elle subit, mais également par sa problématique d'envahissement important
1346 par une végétation vasculaire notamment herbacée, s'approche en termes de flux de
1347 site tourbeux drainés pour les utiliser comme prairie.

1348 Le modèle PPB-1 a une incertitude importante sur l'estimation de ses paramètres.
1349 L'apport de l'indice de végétation dans l'estimation de la PPB est important lors de la
1350 phase de calibration. Il permet de diminuer l'incertitude sur les paramètres du modèles,
1351 d'augmenter leur significativité et d'améliorer la représentativité des données mesurées.
1352 L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisé
1353 ([?Görres et al., 2014](#)), probablement à cause de la difficulté à prendre en compte ce
1354 signal aux sources multiples. Malgré cette amélioration lors de la calibration, lorsqu'il
1355 est évalué sur un jeu de données indépendant, le modèle PPB-2 à une erreur standard
1356 plus importante que celle du modèle PPB-1. L'apport de cet indice dans l'estimation
1357 de la PPB n'est donc pas généralisable. Bien que rarement faite à cause de la rareté des
1358 données, l'évaluation des modèles est cependant d'un intérêt majeur afin de confirmer
1359 ou d'infliger l'apport de l'ajout d'un prédicteur à un modèle, particulièrement si l'on
1360 souhaite l'extrapoler.

1361 Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître impor-
1362 tante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celle rencontré par [Worrall](#)
1363 [et al. \(2009\)](#) qui compare différentes façons de modéliser des flux de gaz avec des équa-
1364 tions différentes (et non pas juste des variations sur un type de modèle). Ces différences
1365 sont également liées à l'importance des flux qui font que, surtout dans le cas de mo-
1366 dèles exponentiels, de faibles variations peuvent avoir des effets importants comme en
1367 témoigne l'analyse de sensibilité des paramètres du modèle (Tableau [3.4](#)).

1368 **Discussion 2013-2014 ?** Dans le détail l'intégration de l'indice de végétation à un
1369 effet beaucoup plus important en 2013, avec un flux qui diminue de $365 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$,
1370 qu'en 2014 où la baisse n'est que de $74 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

1371 RE

1372 De la même façon que pour la PPB, les flux de la RE sont important si on les
1373 compare à des tourbières boréales et s'approchent davantage des flux mesurés dans
1374 les prairies sur sols tourbeux. La Re sur la tourbière de La Guette, comprise entre
1375 1232 et $1337 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ est plus importante que celle observée par ([Peichl et al.](#),

3.4. Discussion

1376 2014; Trudeau *et al.*, 2014) (pour reprendre les études citées précédemment) qui s'éta-
1377 blissent respectivement entre 137 et 443 gC m⁻² an⁻¹ et 206 et 234 gC m⁻² an⁻¹. Elles
1378 sont en revanche plus faible que celle mesurées par (Jacobs *et al.*, 2007), entre 500 et
1379 2000 gC m⁻² an⁻¹, ou par (Görres *et al.*, 2014) : entre 2070 et 3500 gC m⁻² an⁻¹.

1380 À l'inverse de la PPB, l'intégration de la végétation pour modéliser la RE n'amé-
1381 liore que peu l'estimation de la RE lors de la phase de calibration : la différence entre
1382 les valeurs d'erreur standard est de 5 %. En revanche lors de la phase d'évaluation,
1383 l'utilisation du recouvrement des herbacées semble améliorer l'estimation de façon plus
1384 importante avec une différence de 11 % entre les valeurs d'erreur standard. Contraî-
1385 rement à la PPB la différence apportée par l'intégration de la végétation (RE-2 ou
1386 RE-3) est du même ordre de grandeur en 2013 et en 2014. Sur les 2 années, l'effet
1387 de l'intégration de la végétation est limité avec une différence de 25 gC m⁻² an⁻¹ au
1388 maximum (entre ER-1 et ER-3), soit moins de 2 % du flux. Encore une fois l'intérêt
1389 de l'évaluation est mis en avant puisqu'il permet de distinguer des modèles très proche
1390 lors de la calibration.

1391 Les incertitudes sur l'estimation des paramètres RE sont beaucoup moins impor-
1392 tante que celle de la PPB. L'estimation des paramètres des modèles, à l'exception du
1393 paramètre c du modèles RE-2, ont une p-value inférieure à 0.05. L'erreur calculée lors
1394 de l'évaluation de ces modèles, si elle augmente par rapport à la calibration, reste
1395 faible particulièrement pour le modèle RE-3 où elle vaut moins de 25 %. La RE semble
1396 donc mieux contrainte que la PPB, avec une estimation des paramètres fiable et une
1397 différence entre les estimations issues des modèles limitée.

1398 CH₄

1399 Les flux de CH₄ sont faibles comparés aux flux de CO₂. Les valeurs mesurées sont
1400 plus forte que celles mesurés entre 0 et 0,03 μmol m⁻² s⁻¹ par ?. Pour 2013 les valeurs
1401 mesurées sont proches de celle mesurée par Long *et al.* (2010). L'absence d'étiage en
1402 2014 explique peut-être le doublement des flux... (**Réf needed**)

1403 La faible relation observée entre le niveau de la nappe et les flux de méthane va dans

1404 le même sens que les observations faites par [Trudeau et al. \(2012\)](#) et (à développer, de
1405 ref ds trudeau2012)

1406 **COD**

1407 **3.4.2 Estimations des bilans**

1408 D'une manière générale, les bilans sont principalement contraints par les flux de
1409 CO₂, le CH₄ ne jouant qu'un rôle marginal en termes de quantité de carbone. Ces
1410 observations sont cohérentes avec d'autres études comme [?Worrall et al. \(2009\)](#). La
1411 forte variabilité entre les différents bilans est à attribuer en grande majorité à l'erreur
1412 sur l'estimation du flux de PPB.

1413 Selon le bilan considéré, la tourbière de La Guette stocke de faible quantité de C
1414 de l'ordre d'une dizaine de grammes par mètre carré, ou émet du carbone dans l'at-
1415 mosphère de l'ordre de XXà plus de 200 gC m⁻² an⁻¹. Les estimations sont cohérentes
1416 avec le fait que la tourbière de La Guette a subie un drainage à l'aval (fossé de la
1417 départementale 926) induisant un envahissement par une végétation vasculaire.

1418 **3.4.3 Sensibilité et limitations du bilan**

1419 Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH₄ avec une erreur
1420 standard de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence
1421 importante montre que l'estimation des flux de CH₄ à l'aide de l'indice de végétation
1422 à permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les
1423 années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autre conditions (année sèche,
1424 haute MAT) est fortement limité. L'importance faible du CH₄ dans le bilan de carbone
1425 de la tourbière rend ces erreurs moins critiques que celles faites sur l'estimation de la
1426 PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes
1427 variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations
1428 observées en termes de bilan. L'ajout d'un indice de végétation diminue d'incertitude
1429 des paramètres du modèle, mais cet apport semble spécifique à l'étude, n'étant pas

3.4. Discussion

reflété par l'évaluation dont la végétation est relativement similaire à celle de l'étude spatiale. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne dépassent pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

sensibilité du bilan au variation des paramètres

limitations Outre ces aspects ce bilan de carbone est aussi limité par sa représentativité. Ainsi la strate arborée fortement présente dans certaines zones n'est pas directement prise en compte. De la même manière une partie restreinte de la tourbière mais néanmoins présente est constitué de touradons dont l'effet n'a pas été pris en compte. (**Réf needed**) (**biblio effet microtype**).

- pas de cartographie (pas grave si p7 maj bien représentée par mdl ecos)
- extrapolation sur d'autres site difficile (cf validation)

3.4.4 Représentativité locale du modèle

Distribution des paramètres

Pourquoi certaines placette mieux que d'autres

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

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

3.4.5 Variation du bilan avec la végétation

Le calcul des bilans avec les groupes de végétation permet de mettre en évidence des comportements différents des flux selon la végétation majoritaire. Ainsi le groupe 3 dans lequel la strate herbacée est la plus importante est celui où la PPB est la plus forte. Ce point semble en cohérence avec la croissance annuelle importante des herbacées. À l'inverse le groupe 1 dans lequel la strate muscinale est la plus importante est également le groupe pour lequel la PPB est la plus faible. (**Réf needed**)

₁₄₅₇ Pour la RE, ce sont les groupes 3 et 4 qui ont les flux estimés les plus importants
₁₄₅₈ avec une différence d'environ $200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ avec les deux autres groupes. Malgré
₁₄₅₉ leurs différences, le groupe 2 possède une strate muscinale importante alors qu'elle est
₁₄₆₀ absente dans le groupe 3, ils ont en commun d'avoir une strate arbustive importante.

₁₄₆₁ 3.4.6 perspectives

₁₄₆₂ cartographie ?

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

¹⁴⁶⁴

¹⁴⁶⁵	4.1 Introduction	¹⁴⁶⁶ 94
¹⁴⁶⁷	4.2 Procédure expérimentale	¹⁴⁶⁸ 95
¹⁴⁶⁹	4.2.1 Expérimentation A	¹⁴⁷⁰ 96
¹⁴⁷¹	4.2.2 Expérimentation B	¹⁴⁷² 96
¹⁴⁷³	4.2.3 traitement	¹⁴⁷⁴ 97
¹⁴⁷⁵	4.3 Résultats	¹⁴⁷⁶ 98
¹⁴⁷⁷	4.3.1 Expérimentation A	¹⁴⁷⁸ 98
¹⁴⁷⁹	4.3.2 Expérimentation B	¹⁴⁸⁰ 101
¹⁴⁸¹	4.3.3 tendances générales 104
¹⁴⁸²	4.4 Discussion	¹⁴⁸³ 104
¹⁴⁸⁴	4.4.1 Comparaison aux mesures <i>in-situ</i>	¹⁴⁸⁵ 104
¹⁴⁸⁶	4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	¹⁴⁸⁷ 106
¹⁴⁸⁸	4.4.3 Effet cycles multiples 107

¹⁴⁸¹ 4.1 Introduction

¹⁴⁸² Au cours des deux années qu'ont duré les suivis des émissions de flux de CO₂ et
¹⁴⁸³ de CH₄ sur la tourbière de La Guette, le niveau de la nappe n'a que très faiblement
¹⁴⁸⁴ varié comparé aux années précédentes bien plus sèches. En conséquence de cette faible
¹⁴⁸⁵ variation peu de variations des flux ont pu y être relié. Malgré tout il est connu que
¹⁴⁸⁶ l'hydrologie est un facteur contrôlant important des flux.

¹⁴⁸⁷ Ainsi de nombreuses études ont reliées les émissions de CO₂ au niveau de la nappe
¹⁴⁸⁸ avec, cependant, des résultats et des conclusions variables. La majorité des études
¹⁴⁸⁹ montrent qu'une tourbière dont le niveau de la nappe est abaissé, soit par un drainage,
¹⁴⁹⁰ soit par une sécheresse, aura tendance à avoir un ENE plus faible : Ainsi [Strack et](#)
¹⁴⁹¹ [Zuback \(2013\)](#) expliquent des valeurs d'ENE plus faibles qu'escompté, par des mesures
¹⁴⁹² faites pendant une période relativement sèche. Une observation similaire est faite par
¹⁴⁹³ [Aurela et al. \(2007\)](#) qui mesure un ENE plus faible lors d'une année sèche, sur une
¹⁴⁹⁴ tourbière à Carex du sud de la Finlande. Ils attribuent la variation de l'ENE à une
¹⁴⁹⁵ augmentation de la RE et à une baisse de la PPB, dans des conditions plus chaudes
¹⁴⁹⁶ et plus sèches. [Peichl et al. \(2014\)](#) observent également une baisse de l'ENE lors d'une
¹⁴⁹⁷ année où le niveau de la nappe baisse de façon importante, au delà de -30 cm. Ils
¹⁴⁹⁸ expliquent cette baisse par une baisse de la PPB. Cette observation va dans le même
¹⁴⁹⁹ sens que [Lund et al. \(2012\)](#) qui, lors de l'étude d'une tourbière située au sud de la suède,
¹⁵⁰⁰ observent en 2008 une baisse de l'ENE. Les mesures de RE faites cette année là étant
¹⁵⁰¹ similaires à celles effectuées les autres années, ils lient cette baisse à une diminution
¹⁵⁰² de la PPB. En 2006, sur la même tourbière, [Lund et al. \(2012\)](#) observent une autre
¹⁵⁰³ baisse de l'ENE. Mais cette fois, les mesures de PPB à leur tour similaires à celle
¹⁵⁰⁴ des autres années n'expliquent pas cette baisse. À l'inverse de 2008, cette baisse est
¹⁵⁰⁵ expliqué par une augmentation de la RE Ce paradoxe apparent est interprété grâce
¹⁵⁰⁶ au type de sécheresse : courte et intense pendant la saison de végétation de 2006 et
¹⁵⁰⁷ d'intensité plus faible mais d'une durée plus longue en 2008. Enfin et à l'inverse des

1508 résultats précédemment cités, [Ballantyne et al. \(2014\)](#) dans une étude des effets à long
 1509 terme d'une baisse du niveau de la nappe, n'observe que peu d'effet sur l'ENE tandis
 1510 que les flux de RE et de PPB augmentent tous deux. Toutes ces études montrent que
 1511 si le niveau de la nappe est incontestablement reconnu comme un facteur de contrôle
 1512 des flux de CO₂, il est difficile d'en dégager, avec certitude, un comportement valable
 1513 de façon générale.

1514 Concernant le méthane, une baisse du niveau de la nappe est généralement liée à
 1515 une baisse des émissions de CH₄, et inversement ([Strack et al., 2006; Pelletier et al.,](#)
 1516 [2007; Turetsky et al., 2008](#)). Cependant d'autres études, principalement dans des sites
 1517 où le niveau de la nappe est proche de la surface du sol, montrent une absence de
 1518 relation entre le niveau de la nappe et les émissions de méthane, voire une relation
 1519 inverse, avec des flux plus faibles liés à des niveaux de nappe plus élevés ([Kettunen](#)
 1520 [et al., 1996; Bellisario et al., 1999; Treat et al., 2007](#)). Là encore selon les conditions
 1521 environnementales, la relation entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe n'est pas
 1522 aisément généralisable.

1523 L'objectif de ce chapitre est donc d'explorer plus en avant l'effet du niveau de la
 1524 nappe sur les émissions de GES, effet peu ou pas visible *in-situ*. Plus précisément il
 1525 s'agit de déterminer l'effet de cycles de dessication/ré-humectation sur les émissions de
 1526 CO₂ et de CH₄.

1527 4.2 Procédure expérimentale

1528 L'étude des cycles de dessication/ré-humectation s'est effectué sur des mésocosmes,
 1529 prélevés sur la tourbière de La Guette. L'expérimentation a été testé durant l'été 2013
 1530 avec un seul cycle relativement long, on s'y référera par la suite comme l'expérimenta-
 1531 tion A. Cette expérimentation a été renouvelée l'été 2014 afin d'augmenter à trois le
 1532 nombre de cycles, ceux-ci étant plus court. On appellera cette seconde expérimentation,
 1533 l'expérimentation B (Tableau 4.1).

1534 4.2.1 Expérimentation A

1535 Le 12 avril 2013, ont été prélevés, sur la tourbière de La Guette 6 mésocosmes. Le
1536 prélèvement de mésocosmes s'effectue à l'aide de cylindres de PVC qui, dans un premier
1537 temps, posé sur le sol, permettent de faire un pré-découpage au couteau, puis dans un
1538 second temps sont insérés, délicatement, dans la tourbe. Les mésocosmes sont finale-
1539 ment dégagés en creusant de chaque côté (Figure 4.1). Les mésocosmes sont transportés
1540 au laboratoire où ils sont enterrés en extérieur et saturé en eau (eau prélevée dans la
1541 tourbière), afin que leur conditions hydrologique de départ soient les plus proche pos-
1542 sible (Figure 4.2). Trois mésocosmes sont choisi pour servir de contrôle, et trois vont
1543 subir un cycle de dessication/ré-humectation. À partir du 31 mars 2013 les précipita-
1544 tions ont été interceptées à l'aide d'abri bâchés installable rapidement en cas de pluie
1545 et la nuit. Ces interceptions ont été faites jusqu'au 17 juillet dans les 3 mésocosmes
1546 traités pour simuler une sécheresse. À cette date de l'eau est ajouté aux mésocosmes,
1547 que ce soit les contrôles ou les traitements, pour simuler de fortes précipitations.

1548 4.2.2 Expérimentation B

1549 Le 17 avril 2014, 6 nouveaux mésocosmes ont été prélevés sur la tourbières de La
1550 Guette et installé près du laboratoire, en suivant le même protocole que pour l'expéri-
1551 mentation A. Une station météo a été installée à côté des mésocosmes afin de mesurer
1552 la température de l'air, l'humidité relative, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction
1553 du vent et les précipitations toutes les 15 minutes. Cette station permettait également
1554 l'enregistrement des températures mesurées par des sondes (T107) installées à -5, -10,
1555 et -20 cm. Les conditions météorologiques moins ensoleillée qu'en 2013 et l'objectif de
1556 suivre plusieurs cycles de dessication/réhumectation ont nécessité la mise en place
1557 d'un abaissement manuel du niveau de la nappe. Pendant les phases d'assèchement les
1558 niveaux de nappes des placettes traitées étaient donc abaissés en moyenne de 2,5 cm
1559 par jour. Le premier cycle de dessication/réhumectation dura du 30 juin au 6 juillet
1560 pour la phase de dessication est du 7 au 16 juillet pour la phase de réhumectation.



FIGURE 4.1 – Prélèvement des mésocosmes

Tableau 4.1 – Récapitulatif des mesures pour les deux expérimentations

expérimentation	A	B
année	2013	2014
réplicats	6	6
cycles	1	3
station météo	non	oui

¹⁵⁶¹ Le deuxième cycle dura du 17 au 28 juillet et du 29 juillet au 3 aout, Enfin le dernier
¹⁵⁶² cycle fut mesuré du 4 au 11 aout pour la dessication et du 12 au 14 aout pour la
¹⁵⁶³ réhumectation.

¹⁵⁶⁴ 4.2.3 traitement

¹⁵⁶⁵ Les flux sont moyennés par jour de mesure.

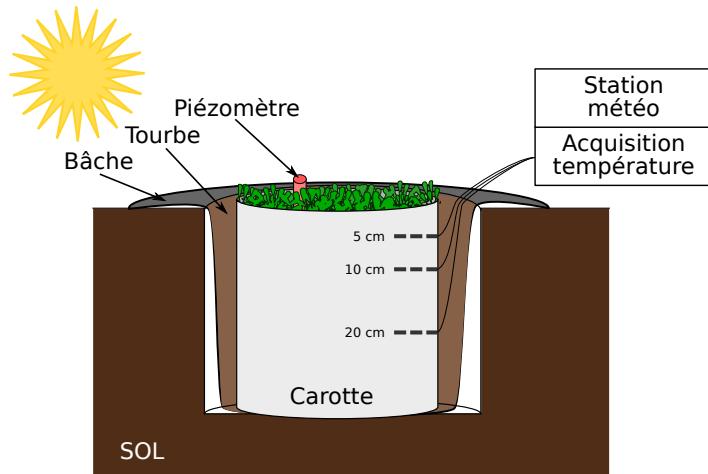


FIGURE 4.2 – Schéma d'un mésocosme

¹⁵⁶⁶ 4.3 Résultats

¹⁵⁶⁷ 4.3.1 Expérimentation A

¹⁵⁶⁸ Pendant la phase de dessication de l'expérimentation A, on observe une baisse du
¹⁵⁶⁹ niveau de la nappe pour les placettes contrôles comme pour les placettes traitements
¹⁵⁷⁰ (Figure 4.3–A). Malgré tout leur comportement est différent : les placettes contrôles ont
¹⁵⁷¹ un niveau de nappe relativement élevé jusqu'au 24 juin puis ce niveau baisse fortement
¹⁵⁷² alors que les placettes du groupe traité ont un niveau de nappe qui diminue de façon
¹⁵⁷³ plus continue sur l'ensemble de la phase. La remontée du niveau de la nappe s'effectue
¹⁵⁷⁴ de façon similaire pour les deux groupes. Enfin après la phase de ré-humectation, le
¹⁵⁷⁵ niveau de la nappe baisse à nouveau, plus rapidement pour le groupe traitement que
¹⁵⁷⁶ pour le groupe contrôle.

¹⁵⁷⁷ Les émissions de CH_4 , s'étendant de 0 et $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sont relativement si-
¹⁵⁷⁸ milaires entre les deux groupes jusqu'au 24 juin 2013, date à partir de laquelle ils
¹⁵⁷⁹ commencent à diverger (Figure 4.3–B). À cette date les émissions du groupe contrôle
¹⁵⁸⁰ augmentent rapidement pour atteindre $0,55 \pm 0,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tandis que celles du
¹⁵⁸¹ groupe traité restent stable. Finalement mi-juillet, à la fin de la phase de dessicca-
¹⁵⁸² tion les deux groupes retrouvent des niveaux d'émission similaires compris entre 0,1 et

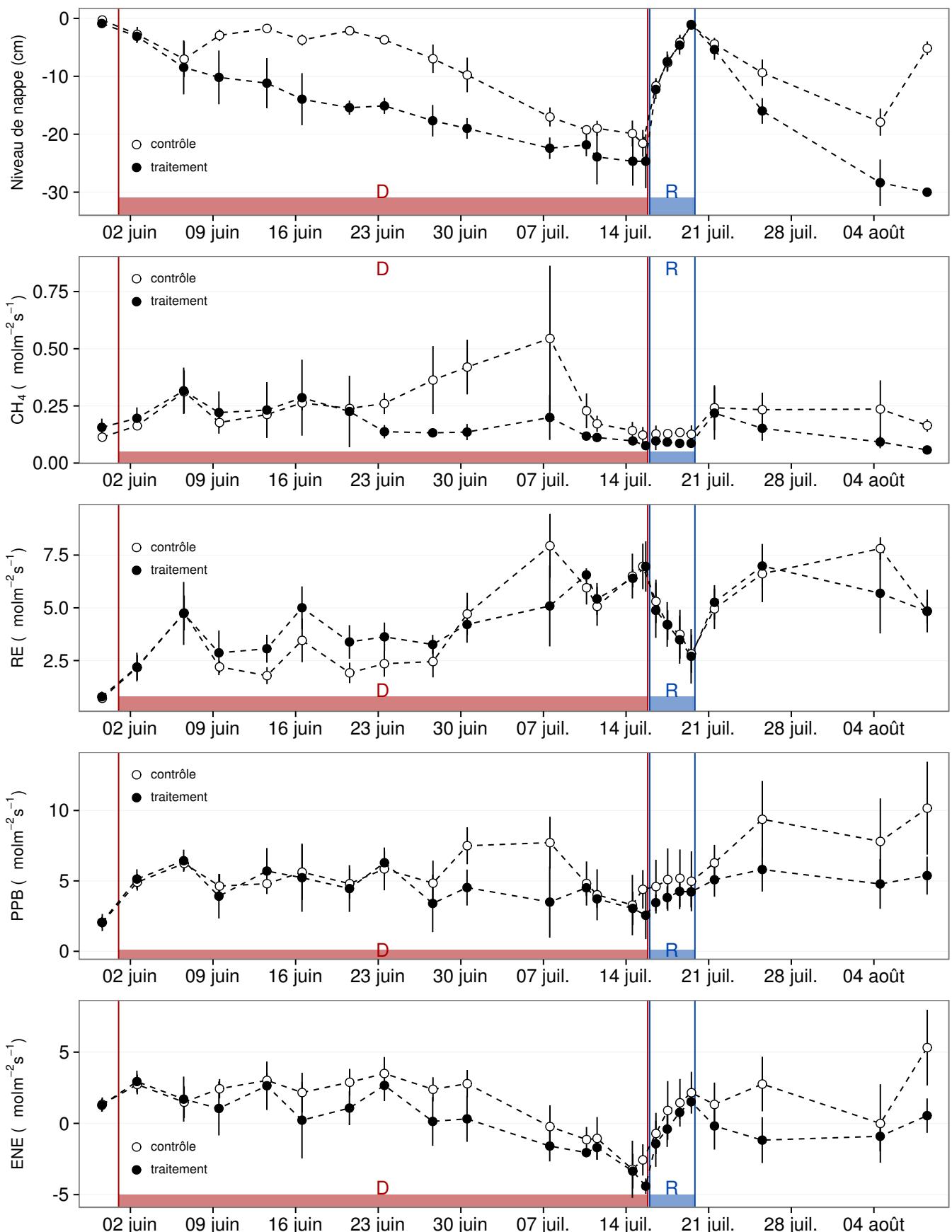


FIGURE 4.3 – Expérimentation A : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent à la phase de dessiccation (D) en rouge et à la phase de réhumectation (R) en bleu.

4.3. Résultats

1583 0,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ces niveaux restent constant pendant toute la phase de réhumecta-
1584 tion, avant d'augmenter légèrement par la suite ; ils ne dépassent pas 0,25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
1585 mais franchissent la barre des 0,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

1586 Pendant la phase de dessication, les valeurs de la RE tendent à augmenter quel
1587 que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.3–C). Ces valeurs inférieures à
1588 2,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ 7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes
1589 mi-juillet, avant la réhumectation. Dans le détail cependant les deux groupes ne se
1590 comportent pas de la même façon : la RE du groupe traité augmente régulièrement
1591 pendant l'ensemble de cette phase, tandis que les valeurs du groupe de contrôle res-
1592 tent, dans un premier temps, stable jusqu'à fin juin. La RE de ce groupe vaut alors
1593 $2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe traité. Cet
1594 écart, pouvant varier dans le temps, étant installé depuis le 9 juin. À partir de dé-
1595 but juillet, les valeurs de RE du groupe de contrôle augmentent fortement dépas-
1596 sant les valeurs du groupe traité. La RE de ce groupe atteint alors un maximum à
1597 $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proche de celles ob-
1598 servées dans le groupe traité. Cette augmentation brusque correspond temporellement
1599 à celle observée, pour le même groupe, dans les flux de CH₄. Lors de la phase de réhu-
1600 mectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes ou
1601 ils atteignent un minimum proche de 2,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ce minimum reste cependant
1602 plus élevé que les valeurs mesurées initialement. Après la phase de réhumectation, les
1603 flux des deux groupes restent relativement proches pendant le reste des mesures, où ils
1604 remontent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau.

1605 Pour les deux groupes, les flux de PPB restent relativement stables pendant la
1606 phase de dessiccation (Figure 4.3–D). Jusqu'au 24 juin, les flux des deux groupes sont
1607 très proches et sont compris entre 5 et 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de
1608 moyenne pour les deux groupes). Après cette date, et comme pour le CH₄ et la RE,
1609 les valeurs de la PPB du groupe de contrôle augmentent et s'écartent de celles me-
1610 surées dans le groupe traité, en attendant de les rejoindre avant la fin de cette phase
1611 de dessiccation. Par ailleurs, à la fin de cette phase, les flux diminuent légèrement at-

teignant un minimum proche de $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente très légèrement pour les deux groupes, le groupe de contrôle ayant des valeurs systématiquement supérieures à celles du groupe traité. Après la réhumectation, la PPB augmente un peu pour le groupe traité, atteignant un maximum de $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et plus fortement pour le groupe de contrôle où le maximum atteint, de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, est quasiment le double du précédent.

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

Les variations du niveau de la nappe sont principalement liée à la RE (Figure 4.5–C) et, à travers elle, à l'ENE (Figure 4.5–G). L'effet des variations du niveau de la nappe sur la PPB est quasiment nul (Figure 4.5–E), même si la PPB semble diminuer aux plus fortes profondeurs. Pour le CH₄ il est également difficile de distinguer des tendances générales entre les flux et les niveaux de nappe (Figure 4.5–A).

4.3.2 Expérimentation B

Contrairement à l'expérimentation A, le niveau de nappe du groupe de contrôle de l'expérimentation B reste relativement constant pendant l'ensemble de la période de mesure. Le drainage artificiel du groupe traité permet d'abaisser le niveau de la nappe

4.3. Résultats

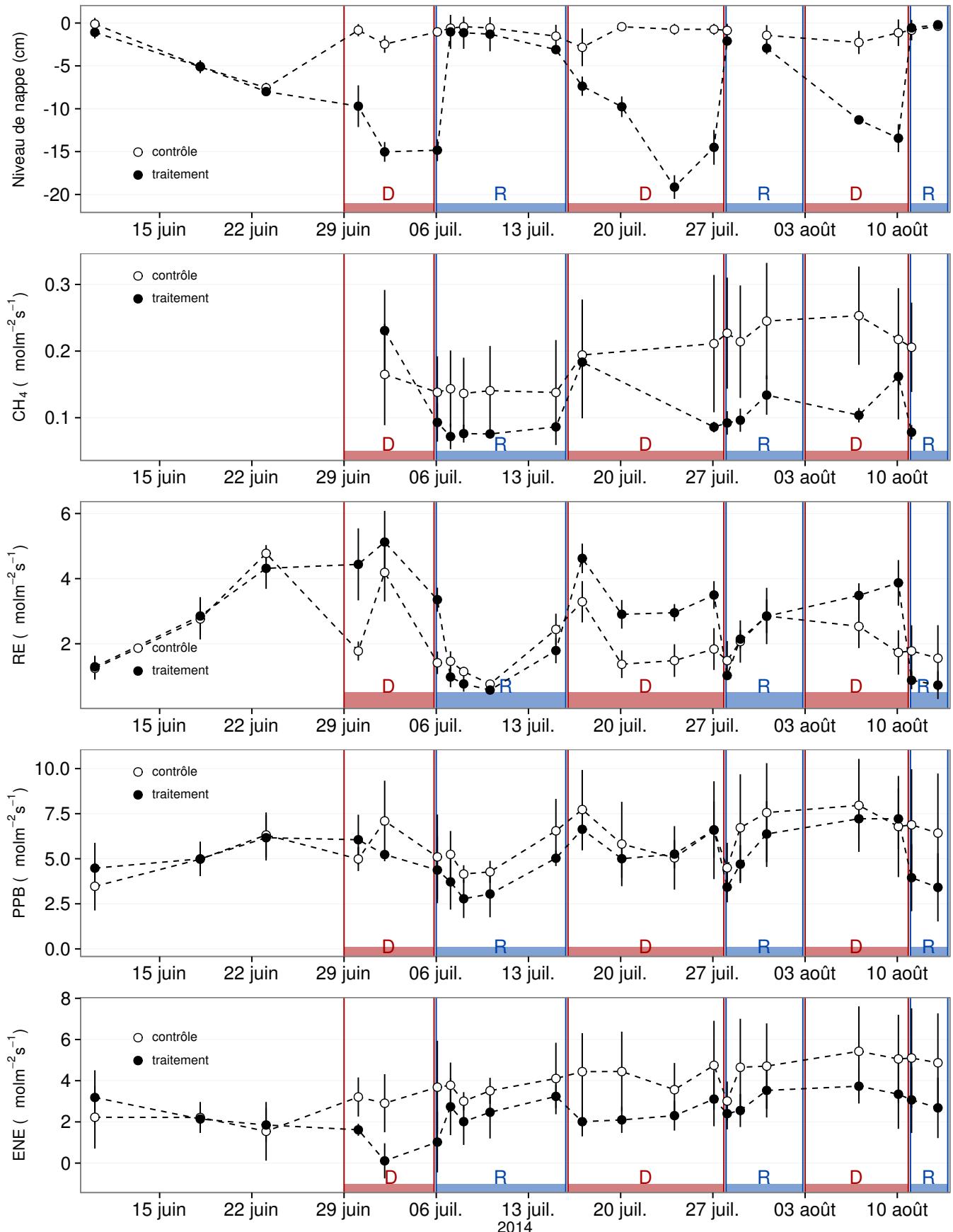


FIGURE 4.4 – Expérimentation B : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.

1640 d'une quinzaine de centimètres en moyenne pour chaque cycle (Figure 4.4–A).

1641 Les flux de CH₄ moyen s'étendent de 0,07 à 0,34 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux du groupe
1642 de contrôle, à l'exception de la première mesure, sont supérieurs aux flux du groupe
1643 traité, leurs moyennes respectives sur l'ensemble des mesures étant de 0,20 ± 0,06 et
1644 0,11 ± 0,05 µmol m⁻² s⁻¹ respectivement. Les émissions du groupe de contrôle tendent
1645 à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, quoique moins mar-
1646 quée, est également visible pour le groupe traité. Concernant les cycles de dessicca-
1647 tion/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs, même s'il
1648 semble que l'assèchement conduit à une baisse des émissions (Figure 4.4–B) Cette re-
1649 lation, mise en exergue pas un nombre de points très faible, n'apparaît cependant pas
1650 sur l'ensemble des données (Figure 4.5–B) Un pic d'émission de CH₄ est également à
1651 noter pour chaque cycle pendant la phase de dessiccation.

1652 La RE varie pour les deux groupes entre 0,42 et 5,12 µmol m⁻² s⁻¹ (Figure 4.4–C)).
1653 Avant le démarrage des manipulations du niveau de la nappe, les valeurs des deux
1654 groupes sont très proches et augmentent tandis que le niveau de nappe diminue. Pen-
1655 dant les phases de dessication, les valeurs du groupe traité sont systématiquement supé-
1656 rieures, de 1,5 à 1,8 µmol m⁻² s⁻¹ en moyenne par phase, par rapport à celle du groupe
1657 de contrôle. À l'inverse pendant les phases de réhumectation les flux entre les deux
1658 groupes sont beaucoup plus proches avec une tendance de la RE du groupe de contrôle
1659 à être au dessus de celle du groupe traité. La RE du groupe traité est systématiquement
1660 plus faible pendant les phases de réhumectations que pendant les phases de dessicca-
1661 tions. En moyenne la RE vaut respectivement 2,28 ± 1,00 et 3,86 ± 0,80 µmol m⁻² s⁻¹
1662 pour les groupes de contrôle et traité pendant les phases de dessiccation et 1,70 ± 0,62
1663 et 1,51 ± 0,98 µmol m⁻² s⁻¹ pendant les phases de réhumectation.

1664 Sur l'ensemble de la période de mesure la PPB est comprise entre 2,78 et 7,96 µmol m⁻² s⁻¹.

1665 Avant le début des traitements les flux des deux groupes sont similaires (Figure 4.4–D).
1666 La première phase de dessiccation fait passer la PPB du groupe de contrôle au dessus
1667 du groupe traité. Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors des phases
1668 de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes respectives

4.4. Discussion

1669 de $6,35 \pm 2,19$ contre $5,80 \pm 2,20$ pour le groupe de contrôle et de $5,95 \pm 1,46$ contre
1670 $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe traité.

1671 Les valeurs d'ENE mesurées sont comprises entre $0,11$ et $5,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, elles
1672 ont tendance à augmenter au cours du temps. Passé la période pré-traitements pendant
1673 laquelle les flux de l'ENE sont similaires pour les deux groupes l'ENE du groupe de
1674 contrôle est systématiquement supérieure à celle du groupe de traitement (Figure 4.4–
1675 E). L'évolution des deux groupes reste cependant relativement conjointe pendant la
1676 période de mesure avec pour le groupe traité une diminution récurrente de l'ENE au
1677 début de chaque phase de dessiccation.

1678 4.3.3 tendances générales

1679 Pour les deux expérimentations une relation nette est visible entre le niveau de la
1680 nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.5–G,H).
1681 La relation inverse est visible, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau
1682 de la nappe (Figure 4.5–C,D). La PPB par contre ne montre aucune tendance claire
1683 quelle que soit l'expérimentation. On peut malgré tout noter que les valeurs de PPB les
1684 plus faibles correspondent aux niveaux de nappe les plus élevés(Figure 4.5–E,F). Pour
1685 le méthane, que ce soit pour l'expérimentation A ou B, aucune tendance ne semble se
1686 dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.5–A,B).

1687 4.4 Discussion

1688 4.4.1 Comparaison aux mesures *in-situ*

1689 Les flux moyen de CH_4 mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations
1690 font partie des valeurs hautes mesurées sur le terrain. Certaines campagnes dépassent
1691 nettement, en faisant plus que doubler, le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesuré en
1692 2014 sur la tourbière de La Guette.

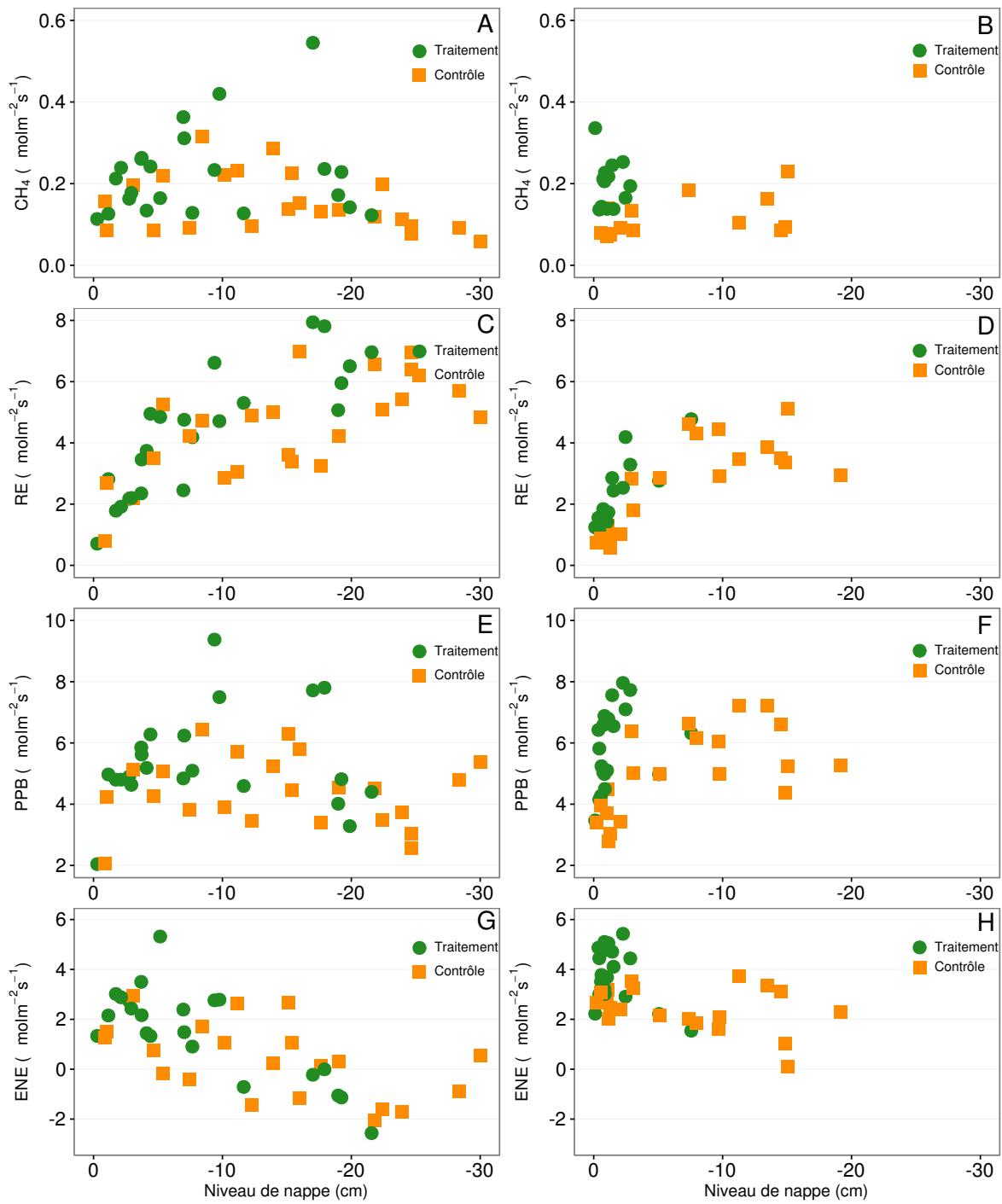


FIGURE 4.5 – Relations entre les flux de GES et le niveau de la nappe

4.4. Discussion

1693 Pour le CO₂ les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurée sur la
1694 tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation A, l'ENE moyen est plus faible que
1695 celui mesuré sur le terrain la même année : 0,81 contre 2,85 µmol m⁻² s⁻¹. Pour l'expé-
1696 rimentation B en revanche l'ENE moyen vaut 0,71 µmol m⁻² s⁻¹ ce qui est relativement
1697 proche de celui mesuré sur le terrain : 2,93 µmol m⁻² s⁻¹. Les flux de RE et de PPB
1698 sont moins fort que les flux mesurés sur le terrain mais restent dans leur gamme de
1699 valeurs. Ces comparaisons sont par ailleurs à relativiser puisque les mesures de flux
1700 n'ont pas nécessairement lieu aux mêmes moment de la journée.

1701 Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux me-
1702 surés sur le terrain, mais légèrement plus faible : les maxima moyens mesurés dans les
1703 mésocosmes sont d'environ 7,5 pour des valeurs de 13 µmol m⁻² s⁻¹ mesuré directement
1704 sur la tourbière.

1705 4.4.2 Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de 1706 gaz

1707 Les résultats de ces deux expérimentations montrent clairement une augmentation
1708 de la RE quand le niveau de la nappe diminue. Ceci est en accord avec les résultats
1709 d'autres études que ce soit in-situ ([Ballantyne et al., 2014](#)) ou en mésocosmes ([Blodau](#)
1710 *et al.*, [2004](#); ?). Dans ces deux dernières publications, la baisse du niveau de la nappe
1711 diminue la PPB. Pas de variations claires de la PPB n'est visible dans les données
1712 présentées, même si une légère tendance semble émergée aux plus fortes profondeur de
1713 nappe pour l'expérimentation A, ces observations restent à confirmer. Cette absence
1714 d'effet du niveau de la nappe sur la PPB peut, peut être, être liée à la profondeur des
1715 mésocosmes (30 cm). En effet dans [Blodau et al. \(2004\)](#) et ?, les mésocosmes utilisés
1716 sont plus grands, 75 et 41 cm respectivement, ont permis d'abaisser le niveau de l'eau
1717 au delà de -30 cm. Cette limite a été rapportée plusieurs fois comme étant un seuil
1718 au delà duquel son observés des changements importants ([Blodau et al., 2004](#); [Peichl](#)
1719 *et al.*, [2014](#)). Ce seuil est expliqué comme étant la limite au delà de laquelle les forces
1720 de capillarités ne permettent plus d'alimenter en eau les sphaignes ([Rydin et Jeglum,](#)

1721 2013b; Ketcheson et Price, 2014). Il résulte des constats précédents qu'une baisse du
1722 niveau de nappe, faisant augmenter la RE et ne changeant pas ou peu la PPB, conduit à
1723 une baisse de l'ENE. Cette diminution de l'ENE est cohérente avec la littérature, que ce
1724 soit des expérimentations en mésocosmes (Aerts et Ludwig, 1997; Blodau et al., 2004),
1725 ou in-situ (Bubier et al., 2003; Sonnentag et al., 2010). Malgré tout l'extrapolation de
1726 ses résultats à d'autres situations n'est pas évidente car fortement fonction du contexte.
1727 D'autre études n'ont, par exemple, pas observé d'influence du niveau de la nappe sur
1728 la RE (Updegraff et al., 2001). Par ailleurs Laiho (2006) a montré l'importance du
1729 contexte et notamment celui de l'échelle de temps considéré qui peut impliquer des
1730 phénomènes différents et donc avoir des conséquences différentes.

1731 La dépendance entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe, devant conduire à une
1732 baisse des émissions quand le niveau de la nappe diminue, comme décrite dans Aerts et
1733 Ludwig (1997), Pelletier et al. (2007) ou Turetsky et al. (2008), n'a pas été clairement
1734 observée. Ce constat rejoins d'autres études dans lesquelles une relation inverse ou un
1735 absence de relation a été trouvé entre le CH₄ et le niveau de la nappe Kettunen et al.
1736 (1996); Bellisario et al. (1999); Treat et al. (2007). L'observation d'un pic de méthane
1737 suivant de quelques jours une phase de hausse du niveau de la nappe, est également
1738 rapportée par Kettunen et al. (1996). (**And so what ?**)

1739 **4.4.3 Effet cycles multiples**

₁₇₄₀ 5 Variation journalière de la respiration de
₁₇₄₁ l'écosystème (article)

₁₇₄₂

₁₇₄₃	5.1 Introduction	111
₁₇₄₄	5.1.1 Study sites	113
₁₇₄₅	5.1.2 Data acquisition	113
₁₇₄₆	5.1.3 Data synchronisation	114
₁₇₄₇	5.1.4 Sensitivity of ER to temperature	114
₁₇₄₈	5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensi-	
₁₇₄₉	tivity to temperature	115
₁₇₅₀	5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat	115
₁₇₅₁		
₁₇₅₂	5.2 Résultats	116
₁₇₅₃	5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE	116
₁₇₅₄	5.2.2 Synchronisation RE et température du sol	117
₁₇₅₅	5.2.3 Équations utilisées	118
₁₇₅₆	5.2.4 Relation entre RE et la température	119
₁₇₅₇	5.2.5 Évolution du Q ₁₀	120
₁₇₅₈	5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit	122
₁₇₅₉	5.2.7 Caractérisation de la tourbe	122
₁₇₆₀		
5.3 Discussion	122	
₁₇₆₁	5.3.1 Différence de RE entre les différents sites	122
₁₇₆₂	5.3.2 Temps de latence entre température et RE	126
₁₇₆₃	5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore la	
₁₇₆₄	représentation de la sensibilité de RE à la température	127

1765	5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit	128
1766	5.3.5 La sensibilité du Q10 à la profondeur de la température et à	
1767	la synchronisation	128
1768	5.4 Conclusions	129
1770		

5.1 Introduction

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

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

5.1. Introduction

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

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

1827 The aim of this study was (i) to highlight any time-delay at the daily timescale
1828 between ER and soil temperature at different depths in peatlands (ii) to assess the
1829 effect of synchronisation between ER and temperature in the representation of the diel
1830 ER variations (iii) to use the improved model to assess whether there is a difference
1831 between nighttime and daytime ER.

1832 **5.1.1 Study sites**

1833 The study was performed on four French *Sphagnum*-dominated peatlands : Berna-
1834 douze (BDZ, Ariège ; 3.75 ha, N 42°48'09", E 1°25'24", 1400 m), Frasne (FRN, Doubs ;
1835 98 ha, N 46°49'35", E 6°10'20", 836 m), Landemarais (LDM, Ille-et-vilaine ; 23 ha,
1836 N 48°26'30", E 1°10'54", 154 m), and La Guette (LGT, Cher ; 26 ha, N 47°19'44", E
1837 2°17'04", 145 m). Mean annual air temperatures and annual rainfalls were 6, 7.5, 11,
1838 11°C, and 1700, 1400, 870, 880 mm for BDZ, FRN, LDM and LGT respectively. During
1839 the measurements the water table level remained constant at to -12, -7, -35 and -9 cm
1840 for BDZ, FRN, LDM and LGT.

1841 **5.1.2 Data acquisition**

1842 Fieldwork was conducted between July and October 2013. In each site, four plots
1843 (replicates) with similar plant cover were chosen. Four cylindrical PVC collars (diame-
1844 ter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the
1845 measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour
1846 in random order. These measurements were undertaken using a closed static cham-
1847 ber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was
1848 measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of
1849 photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan
1850 in order to minimize concentration gradients ([Pumpanen et al., 2004](#)). Measurement
1851 lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well
1852 as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

1853 In each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide

5.1. Introduction

1854 meteorological and environmental data recorded every second : surface temperature (air
1855 temperature as close as possible to the surface : 5 cm), peat temperature (at -5, -10,
1856 -20 and -30 cm depth), air relative humidity and solar radiation.

1857 After the 72 hours of measurements four peat cores (30 cm height and 15 cm
1858 diameter), one for each replicate, were extracted at each site for physico-chemical
1859 characterisation.

1860 5.1.3 Data synchronisation

1861 The synchronisations between ER fluxes and temperatures were calculated for each
1862 depth and time-delays : The acquisition frequency between temperature and ER were
1863 different. Thus an average of the temperatures recorded during the ER measurement
1864 time was calculated for all depths at the corresponding CO₂ flux measurement time.
1865 Then the temperature averaging procedure was repeated at 10-minute increments, until
1866 a 24 hour shift. The 10-minute step was a compromise between precision and calculation
1867 time. Next a correlation coefficient was calculated for each time step and temperature
1868 measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by
1869 selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative
1870 correlations caused by the phase shift were discarded.

1871 5.1.4 Sensitivity of ER to temperature

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

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

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

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

1872 ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30

1873 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. Calculations were
1874 implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary
1875 Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression
1876 coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

1877 **5.1.5 Testing difference between daytime and nighttime ER**
1878 **sensitivity to temperature**

1879 To test whether the relationship between ER and temperature differed during day-
1880 time and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared.
1881 The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and
1882 data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature
1883 and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data)
1884 were investigated as they provide the best ER representation. The data for day and
1885 night were centred to account for natural differences in measurement, since : during
1886 the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred
1887 data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's
1888 t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to
1889 assess the significance of the differences between day and night measurements.

1890 **5.1.6 Physico-chemical characterisation of the peat**

1891 In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24
1892 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the
1893 water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume
1894 (V , cm^3) was cut and weighed (W_1 , g). Then, the samples were dried at 50°C for 48
1895 hours and weighed (W_2 , g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R ,
1896 dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3})
1897 were calculated as follows :

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

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

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

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

1898 Peat density (ρ_{peat}) was set at 1.45 according to [Kennedy et Price \(2005\)](#). Then
1899 the peat was crushed and C, H, N and S analyses were performed with an elemental
1900 analyser (Thermo Flash analyser).

1901

5.2 Résultats

1902

5.2.1 Température de l'air et variabilité de RE

1903 Mean surface air temperatures were about 14-15 °C for all sites, except for LGT
1904 which was 20.8 ± 7.4 °C, (Figure 5.1 – H). The lowest mean temperature and amplitude
1905 were found at BDZ : 14.4 ± 3.3 °C (Figure 5.1 – E). In LDM and FRN, the mean surface
1906 air temperatures were respectively 14.9 ± 8.7 °C and 15.0 ± 10.3 °C (Figure 5.1 – F,
1907 G) Surface air temperature was the highest in FRN.

1908 At -5 cm depth, BDZ and LGT had lower mean temperatures than at the surface :
1909 14.1 ± 1.5 °C and 20.3 ± 1.7 °C respectively, whereas the opposite was observed in FRN
1910 and LDM with 16.3 ± 2.4 °C and 15.9 ± 1.0 °C respectively. Mean soil temperatures
1911 were still higher at -10 cm for both sites, but only in LDM at -20 cm. At -30 cm
1912 the soil temperature amplitude ranged from 0.2 in LDM to 0.6 in LGT and FRN.
1913 Overall conditions were warmer in LGT than in the other sites and LDM, despite a
1914 large amplitude of surface air temperature, had a particularly low soil temperature
1915 amplitude.

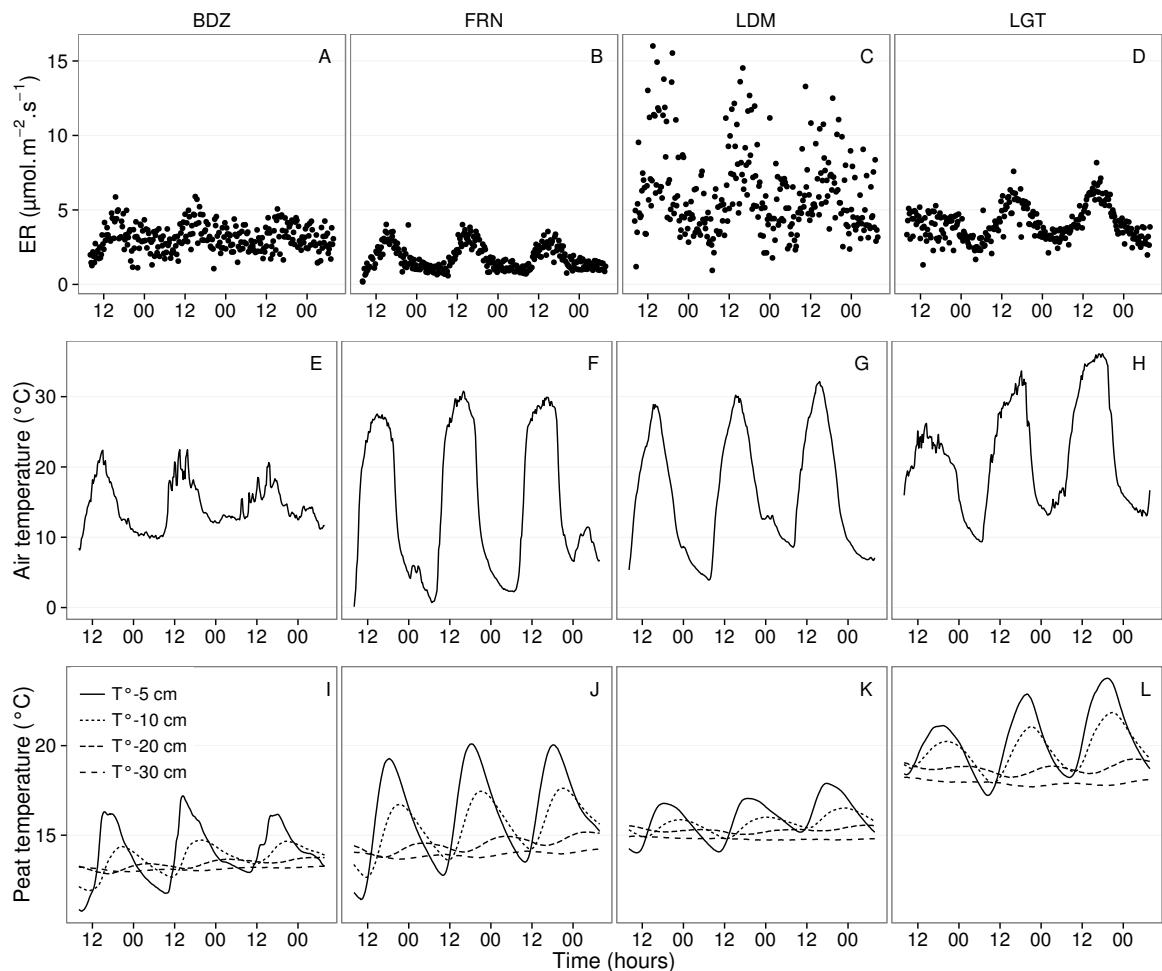


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

1916 In terms of ER, mean and variability were the lowest in FRN among all sites (1.75
 1917 $\pm 0.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – B). The highest variability and mean ER ($6.13 \pm$
 1918 $2.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Figure 5.1 – C) were observed in LDM. On this site replicates had
 1919 different behaviours even though they were close to each other and in a similar environ-
 1920 ment. In BDZ and LGT, ER mean values were 3.12 ± 0.92 and $4.10 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 1921 respectively (Figure 5.1 – A, B)

1922 5.2.2 Synchronisation RE et température du sol

1923 Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the
 1924 shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-
 1925 tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature

5.2. Résultats

measurement depth and the synchronisation time-delay (all sites pooled, $R^2=0.94$, $p<0.001$; Figure 5.2). The range of estimated time-delays decreased with depth up to -20 cm. At this depth the time-delay was 12 hours, i.e. a phase inversion on a daily timescale. For the three sites other than LDM, the slopes of the time-delay and measurement depth relationship were in a close range : 0.56, 0.54, 0.52 for FRN, BDZ and LGT respectively. The relationship for LDM was higher at -30 cm, leading to a steeper slope (0.66) than in the other sites (Figure 5.2). At the other depths, this site always had the highest time-delay, though the values were close to those of the other sites. BDZ always had the lowest time-delay, but like LDM, the values were close to those of the other sites, although slightly lower at -5 cm depth.

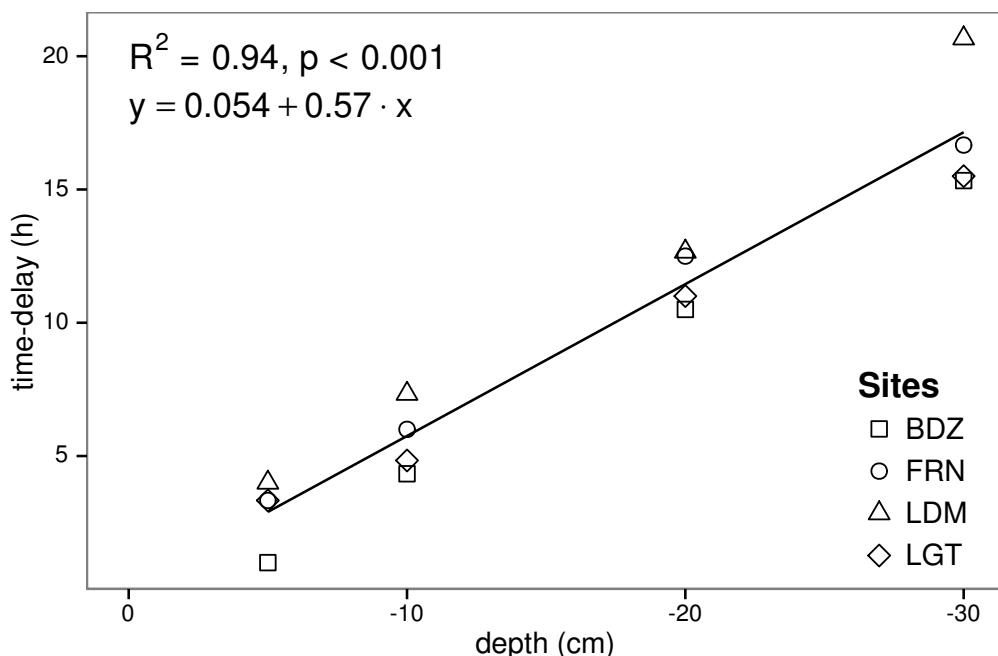


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)

5.2.3 Équations utilisées

For both types of model (using non-synchronised and synchronised data), the differences between the 3 tested models were very small. The greatest differences, in R^2 values, were 0.07 and 0.05 for non-synchronised and synchronised data respectively,

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

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

1940 whereas differences in NRMSE maximum values were 1.28 and 1.14 (Table 5.1). In
 1941 most cases the linear model led to a slightly better R^2 than the others. As the differ-
 1942 ences between equations were small, however, we will describe the exponential model
 1943 in the following sections, because (i) it is the most widely used model to describe the
 1944 ER-temperature relationship and (ii) the Q_{10} value can be derived from this equation.
 1945 This will allow the comparison of the results of our study to others.

1946 5.2.4 Relation entre RE et la température

1947 The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was
 1948 better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1).
 1949 Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-
 1950 nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-
 1951 synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average
 1952 by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement

5.2. Résultats

varied however between sites. For instance, at -5 cm depth R^2 between synchronised and non-synchronised models increased by only 0.04 in BDZ while it increased by 0.47 in FRN. The improvement gained by using synchronised data was higher at -5 cm and -10 cm than at deeper layers, with 0.12, 0.11 on average for -20 and -30 cm depth (Figure 5.3).

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

5.2.5 Évolution du Q₁₀

The Q₁₀ stood between 0 and 2.5 for non-synchronised data with a maximum at -5 cm depth. Average values were 1.4, 2.4 and 1.3, at the surface, -5 and -10 cm depth respectively (Figure 5.4). Average Q₁₀ values at the surface and -10 cm depth were very similar. However there was much more variability at -10 cm depth, where the values ranged from 0.1 to 2.1, than at the surface where the values stood between 1.3 and 1.5. Beyond -10 cm depth Q₁₀ values fell almost to 0, while for non-synchronised data Q₁₀ values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q₁₀ values estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of

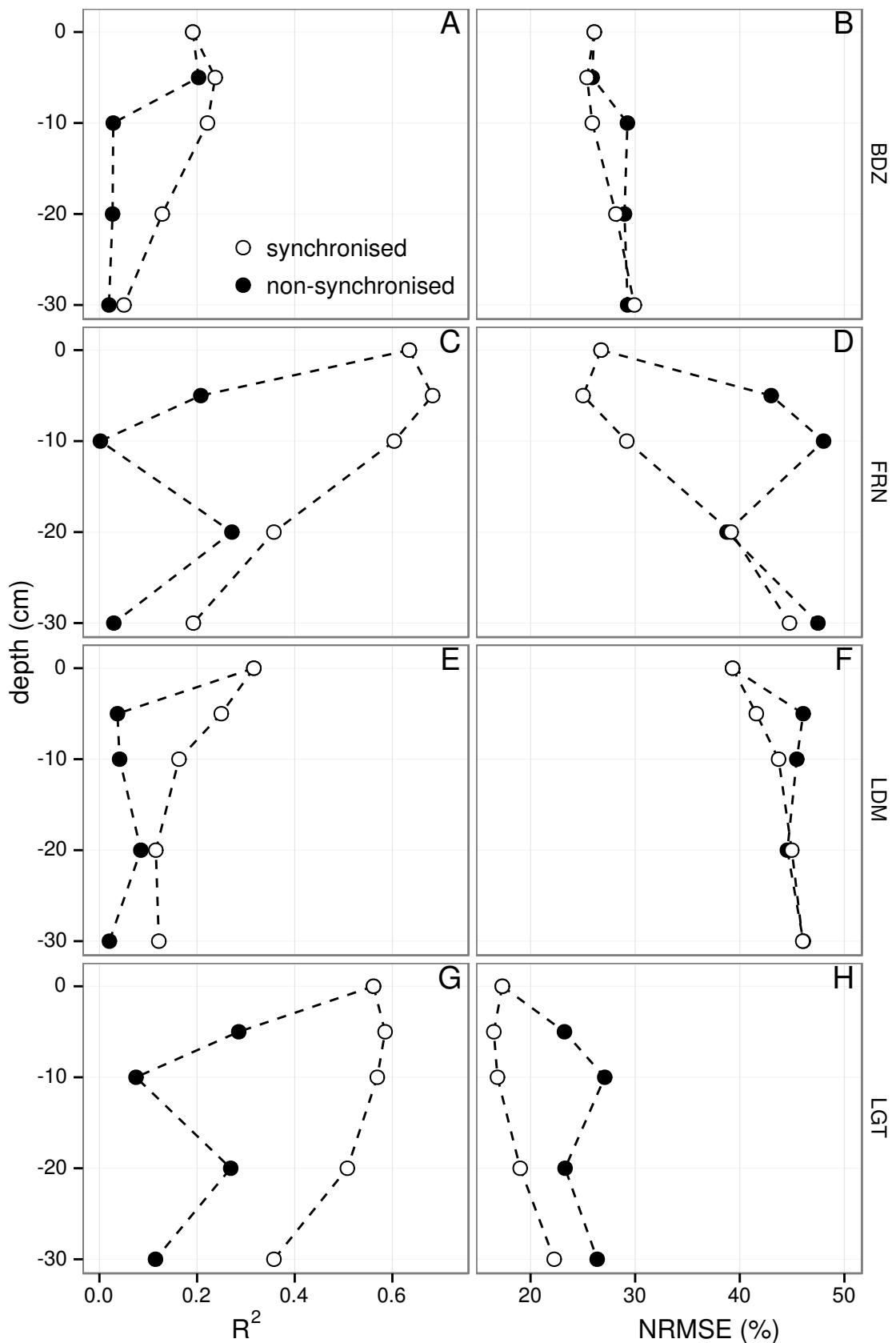


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

5.3. Discussion

1981 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and
1982 non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either de-
1983 creased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic
1984 values (Figure 5.4).

1985 5.2.6 Différence entre mesures de jour et de nuit

1986 For BDZ and LDM sites no significant differences were found between daytime and
1987 nighttime data no matter which model was used, whereas differences were found for
1988 FRN and LGT (Figure 5.5). In FRN, synchronisation increased the significance of the
1989 differences : $p < 0.001$ with and $p < 0.01$ without synchronisation respectively. The
1990 same pattern was found in LGT but with lower significance. Hence models using -5
1991 cm depth with non-synchronised data are not significantly different but those using
1992 synchronised data are. Note that, for LGT, the model using air temperature had a
1993 daytime slope that was higher than the nighttime one, which was the opposite of all
1994 the other cases.

1995 5.2.7 Caractérisation de la tourbe

1996 Elemental compositions were similar in all sites : 1–3%, 4–6% and <1% for N, H
1997 and S respectively (Table 5.2). C content was mainly between 40 and 50 %, except at
1998 the deeper levels in LDM and LGT where values were lower (< 32%).

1999 5.3 Discussion

2000 5.3.1 Différence de RE entre les différents sites

2001 The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those
2002 of peatlands found in the literature. ?, for instance, found ER values ranging from 2
2003 to 5 during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present

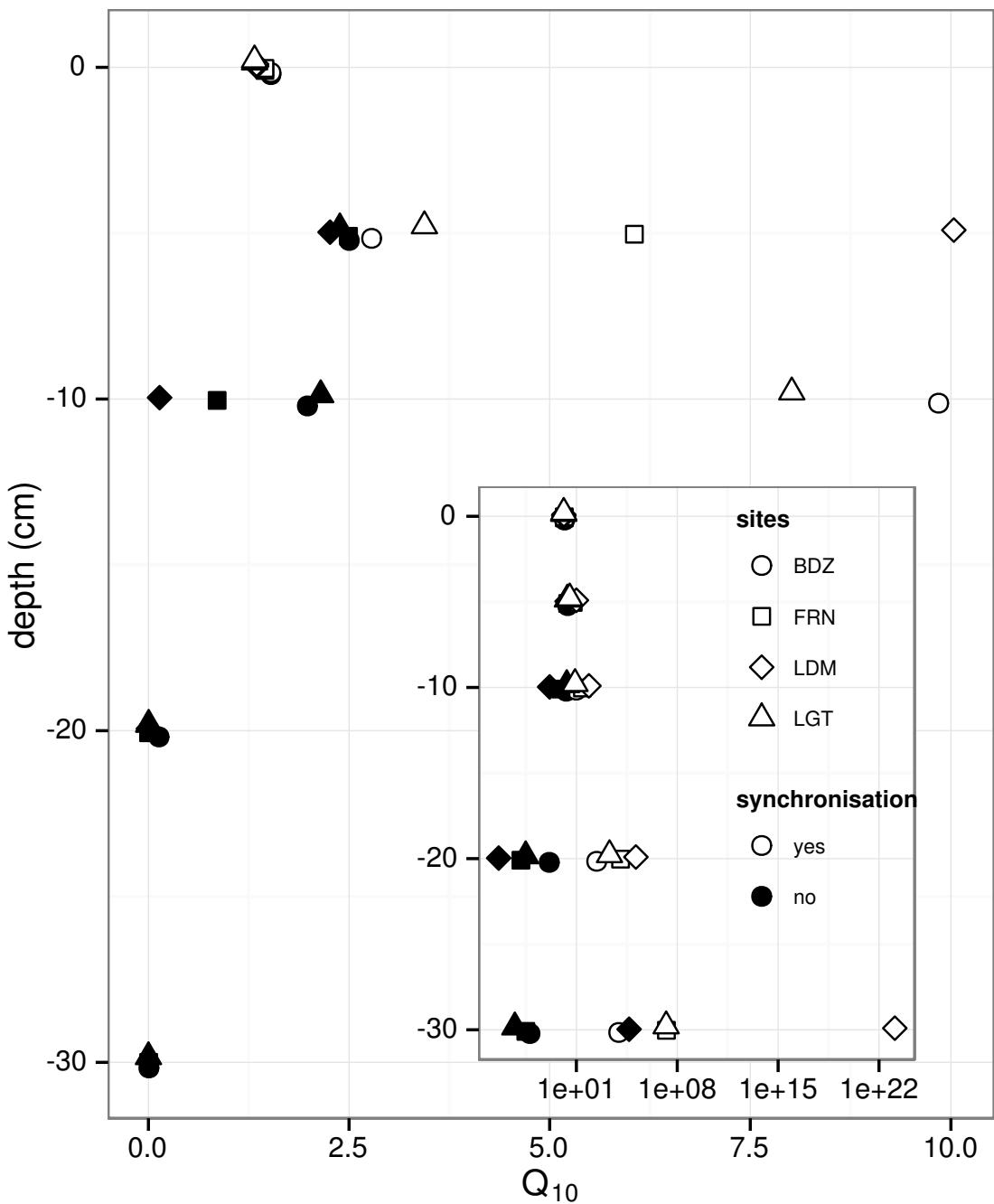


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT).

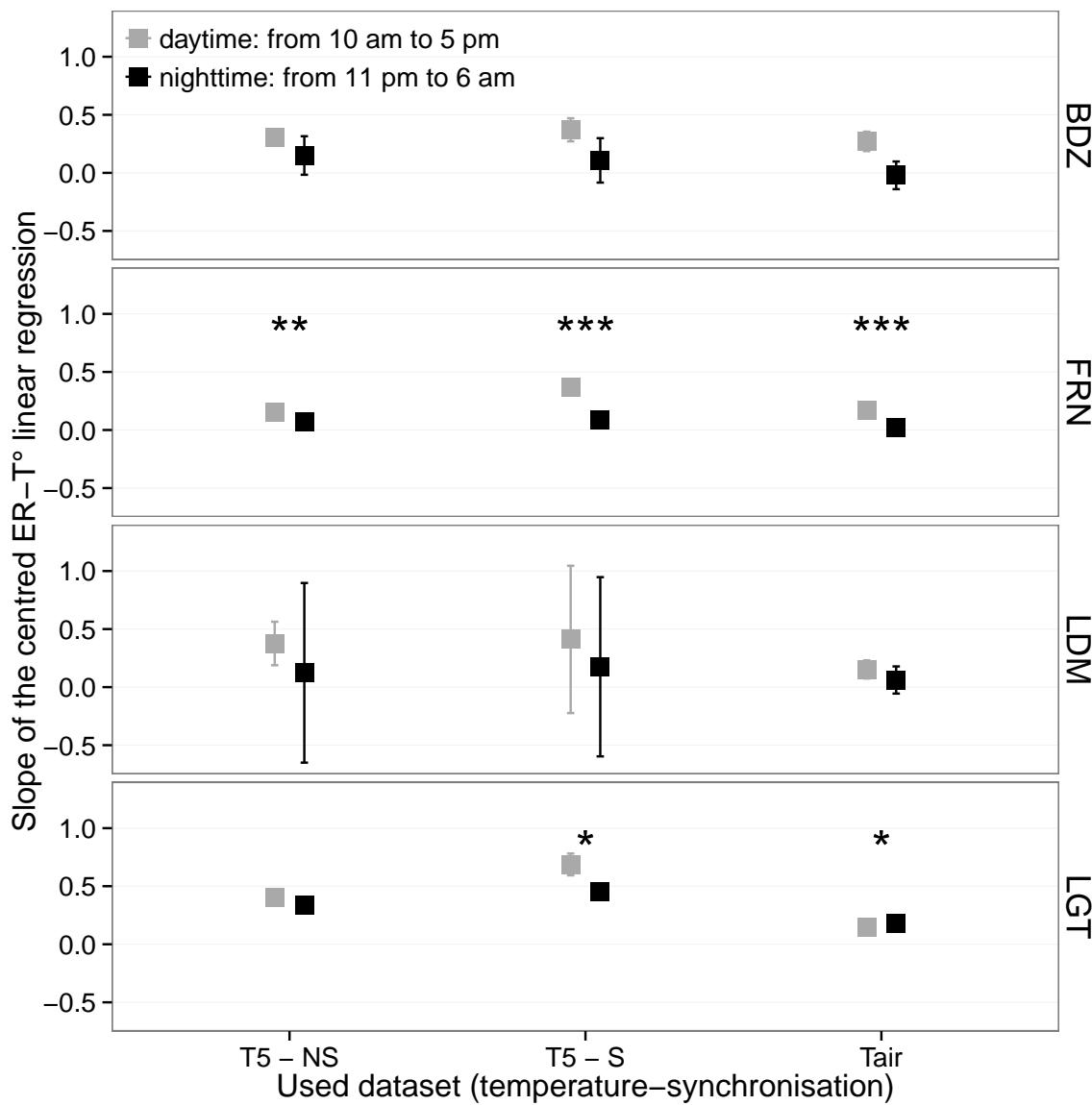


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 – S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

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

level	N	C	H	S	Φ_T	Φ_R	Φ_E	solid	Bd
Bernadouze									
0–5	1.76	41.84	6.05	0.05	0.99	0.47	0.52	0.01	0.03
5–10	1.99	43.99	6.18	0.07	0.97	0.78	0.19	0.03	0.06
10–15	2.28	45.38	6.35	0.1	0.96	0.92	0.04	0.04	0.10
15–20	2.92	44.95	6.23	0.23	0.95	0.82	0.13	0.05	0.11
20–25	3.14	39.01	5.31	0.23	0.93	0.90	0.04	0.07	0.16
25–30	2.50	31.15	4.28	0.13	0.89	0.86	0.03	0.11	0.24
Frasne									
0–5	1.73	43.67	6.24	0.00	0.99	0.40	0.58	0.01	0.03
5–10	1.55	43.35	5.97	0.00	0.98	0.59	0.40	0.02	0.03
10–15	1.69	43.49	6.17	0.00	0.98	0.89	0.09	0.02	0.05
15–20	1.63	43.06	5.97	0.00	0.98	0.89	0.09	0.02	0.05
20–25	1.30	43.68	6.29	0.05	0.98	0.93	0.04	0.02	0.05
25–30	1.48	43.44	6.21	0.03	0.98	0.87	0.11	0.02	0.05
Landemarais									
0–5	1.36	45.63	5.69	0.25	0.97	0.62	0.35	0.03	0.07
5–10	3.08	47.37	5.37	0.09	0.95	0.74	0.21	0.05	0.11
10–15	2.73	48.34	5.63	0.10	0.94	0.94	0.00	0.06	0.13
15–20	2.54	48.67	5.64	0.30	0.96	0.81	0.15	0.04	0.10
20–25	2.08	46.99	5.80	0.23	0.97	0.89	0.08	0.03	0.07
25–30	1.57	45.65	6.23	0.21	0.97	0.89	0.08	0.03	0.07
La Guette									
0–5	1.55	38.33	5.23	0.05	0.97	0.61	0.36	0.03	0.05
5–10	2.35	41.31	4.66	0.20	0.93	0.83	0.10	0.07	0.08
10–15	2.34	43.81	5.72	0.18	0.91	0.89	0.02	0.09	0.10
15–20	1.99	43.17	5.45	0.10	0.89	0.87	0.01	0.11	0.13
20–25	1.90	37.91	4.83	0.05	0.88	0.83	0.05	0.12	0.15
25–30	1.32	18.95	2.32	0.01	0.79	0.76	0.03	0.21	0.28

5.3. Discussion

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

5.3.2 Temps de latence entre température et RE

Time-delays between soil temperatures and ER occur in *Sphagnum*-dominated peat-lands. They occur even close to the soil surface and increase with depth. The relationship between time-delays and depth was similar in all the studied sites although LDM had slightly higher time-delays. The overall delay observed in peat soils, 0.57 hours per centimetre, was higher than those found by [Pavelka et al. \(2007\)](#) in a forest and in a grassland ecosystem and by [Parkin et Kaspar \(2003\)](#) on two agricultural soils (0.4 and 0.5 hours per centimetre respectively). This is coherent with the fact that peat soil has a lower thermal diffusivity than mineral soils ([Farouki, 1981](#); [Arya, 2001](#)). LDM

2032 was the only site with a slightly higher slope especially at -30 cm. This was expected
2033 as soil diffusivity increases with wetness (Hillel, 2003) and LDM was the site with the
2034 lowest water table level. This was confirmed by thermal conductivity measurements
2035 conducted on the peat cores (data not shown). Overall, it should be noted that the
2036 time-delays were similar in all the studied sites despite their variability in terms of ER
2037 fluxes.

2038 **5.3.3 La synchronisation entre RE et la température améliore**
2039 **la représentation de la sensibilité de RE à la température**

2040 In spite of the importance of lags between physical phenomena and biological
2041 activities (Vargas *et al.*, 2010), few studies have addressed the effect of time-delays bet-
2042 ween soil temperature and global biological activity (ER) at the daily timescale. At this
2043 scale, we showed in peatlands that using synchronised data improved the representation
2044 of the temperature sensitivity of ER. The improvement provided by synchronisation
2045 was evidenced at shallow depth. The best goodness-of-fit obtained with synchronised
2046 data and models using one temperature, was found at -5 cm depth. These observations
2047 are in agreement with those of Pavelka *et al.* (2007) who also found a decreasing ef-
2048 fect of synchronisation with depth. Such a lesser depth effect could be explained by
2049 a simultaneous decrease in temperature amplitude. Because the goodness-of-fit of the
2050 non-synchronised data increases at -20 cm, the synchronisation effect strongly decreases
2051 at this depth. This pattern is visible, with various amplitudes, in the different sites.
2052 It is explained by the 12 h time-delay (Figure 5.2) corresponding to a phase inversion
2053 that occurs at this depth between the ER and the daily temperature courses. Such a
2054 phase inversion was found deeper, at -30 cm by Pavelka *et al.* (2007), due to a higher
2055 temperature diffusivity in mineral soils. Finally in our study these models, using syn-
2056 chronised -5 cm depth temperature, show slightly higher R^2 and lower NRMSE values
2057 than those using surface air temperature.

2058 **5.3.4 Différence entre mesure de RE faite le jour et la nuit**

2059 The significant differences observed between daytime and nighttime measurements
2060 corroborate other studies in which these differences were found using chamber tech-
2061 niques ([Juszczak *et al.*, 2012](#); [Darenova *et al.*, 2014](#)). The fact that some sites show
2062 significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be
2063 linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature
2064 amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between
2065 plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day
2066 and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the
2067 greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the syn-
2068 chronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the
2069 model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$).

2070 **5.3.5 La sensibilité du Q₁₀ à la profondeur de la température**
2071 **et à la synchronisation**

2072 In shallow layers (≤ 10 cm), the Q₁₀ values calculated with non-synchronised data
2073 in the ranges that are usually reported, i.e. between 1.3 to 3.3 ([Raich et Schlesinger,](#)
2074 [1992](#)). At deeper levels in the peat profile (≥ 10 cm), they reach 0 as the relationship
2075 between ER and the temperature weakens, and is not compensated by a long term
2076 evolution. A similar behaviour was found by [Pavelka *et al.* \(2007\)](#) even if this Q₁₀
2077 decrease with depth is not usually seen and most studies show the opposite, namely
2078 an increase in Q₁₀ values with depth ([Graf *et al.*, 2008](#)). This apparent contradiction
2079 may be explained by the length of the study. Because of its short duration, the effect of
2080 the time-delays on ER were preponderant over the temperature effect. Synchronisation
2081 also led to meaningless high Q₁₀ values because synchronisation can explain a higher
2082 proportion of ER flux with a smaller temperature variation. Temperature amplitude
2083 decreases with depth because of soil dampening.

2084 5.4 Conclusions

2085 We showed that the time-delays between ER and soil temperatures at different
2086 depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted 30 minutes every
2087 centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account
2088 these time-delays, can improve the representation of ER particularly in the first 10
2089 centimetres. Only one of the studied sites showed highly significant differences between
2090 daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist
2091 in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature am-
2092 plitude) and spatial variability in the ER fluxes. Addressing questions of bio-physical
2093 coupling in determining ER at different timescales requires high frequency observations
2094 ([Vargas et al., 2011](#)). Even if the automated chamber technique is increasingly used, it
2095 cannot be easily deployed in some sites due to tall vegetation, power supply difficulties,
2096 or harsh environmental conditions. In contrast, temperature measurements at different
2097 depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small
2098 solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be
2099 carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature pro-
2100 file and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may
2101 be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

²¹⁰² Synthèse et perspectives

5.5. Bilan du bilan (de C) ?

2103 L'étude des flux de carbone dans les écosystèmes tourbeux est complexe car assu-
2104 jetti à des facteurs de contrôle dont la prépondérance varie fortement selon l'échelle
2105 considérée et les conditions environnementales.

2106 5.5 Bilan du bilan (de C) ?

2107 Malgré tout les observations réalisées sur la tourbière de La Guette ont permis de
2108 mettre en évidence des flux de CO₂ particulièrement fort que ce soit pour la RE ou la
2109 PPB. Cette force des flux de CO₂ est probablement liée à sa situation géographique
2110 locale et globale : une tourbière de plaine située à basse latitude et à ses problématiques
2111 de drainage et d'envahissement par une végétation vasculaire. Ainsi la saisonnalité plus
2112 faible qu'en montagne permet aux flux de rester fort pendant une période de l'année
2113 plus importante. Ces flux importants entraînent des variations forte en terme de bilan
2114 selon les méthodologies employées, il est cependant probable que la tourbière de La
2115 Guette fonctionne actuellement comme une source de carbone.

2116 L'estimation du bilan à l'échelle saisonnière ne permet pas de reproduire les va-
2117 riations journalières, l'estimation du modèle pendant les 3 jours de mesures haute
2118 fréquence réalisés en 2013 est largement supérieure aux valeurs mesurées (Figure 5.6)

2119 La prise en compte de la végétation reste une difficulté importante, l'observation
2120 répétée nécessitant des mesures non destructives, souvent imprécises ou très coûteuses
2121 en temps. Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone
2122 sont celle où les herbacées sont dominantes.

2123 5.6 L'hydrologie

2124 L'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette n'a pas pu
2125 être mis en évidence de part une pluviométrie forte et un niveau de nappe toujours
2126 important. Les expérimentations

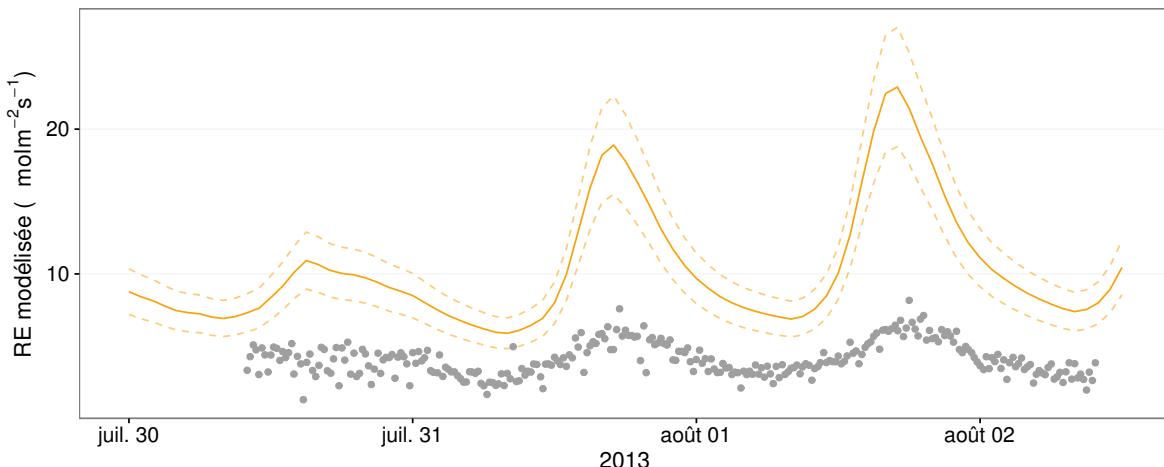


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle RE-1 et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013

²¹²⁷ 5.6.1 Résilience de la tourbe par rapport aux 2 années sèches ²¹²⁸ qui précèdent le BdC

²¹²⁹ (lien chap 3 et 4)

²¹³⁰ Les prendre en compte amélioreraient-il les modèles
²¹³¹ modèles globaux ? **limitations des équations** : Plus généralement, la majorité
²¹³² des tourbières sont sous la neige une partie de l'année, ce qui n'arrive que rarement sur
²¹³³ la tourbière de La Guette et une partie possède également des zones d'eau libre, qui
²¹³⁴ n'existent pas sur ce site.

²¹³⁵ modèles globaux et profondeur de tourbe

²¹³⁶ 5.7 Ouverture vers d'autre méthodes de me- ²¹³⁷ Sures

- ²¹³⁸ — chambre automatique (lien chap 5, et chap 3 ?)
- ²¹³⁹ — tour eddy covariance (lien chap 5 et chap 3 ?)

₂₁₄₀ 5.8 perspectives

₂₁₄₁ La suite du projet CARBIODIV permettra peut être de mettre en évidence l'effet
₂₁₄₂ de la restauration.

₂₁₄₃ Un partenariat avec le LSCE commencé pendant ces travaux devra permettre de
₂₁₄₄ valoriser ces données à des échelles plus importante. Des données on d'ors et déjà été
₂₁₄₅ envoyée à Chloé XX qui développe un code "tourbière" dans le modèle ORCHIDEE.

₂₁₄₆ L'installation prochaine d'une tour eddy covariance sur le site permettra de com-
₂₁₄₇ parer ce bilan à des mesures plus haute fréquence.

₂₁₄₈ Bibliographie

- ₂₁₄₉ AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect
₂₁₅₀ trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and*
₂₁₅₁ *Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- ₂₁₅₂ ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter
₂₁₅₃ CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeo-*
₂₁₅₄ *chemistry*, 44(2):163–186.
- ₂₁₅₅ ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H.,
₂₁₅₆ NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance
₂₁₅₇ for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- ₂₁₅₈ ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques
₂₁₅₉ for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic*
₂₁₆₀ *Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- ₂₁₆₁ ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOŁAJEWICZ, U.,
₂₁₆₂ CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS
₂₁₆₃ (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet.*
₂₁₆₄ *Sci.*, 37(1):117.
- ₂₁₆₅ ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International*
₂₁₆₆ *Geophysics Series*. Academic Press.
- ₂₁₆₇ AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUITILA,
₂₁₆₈ E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen
₂₁₆₉ in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- ₂₁₇₀ BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014).
₂₁₇₁ Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in nor-
₂₁₇₂ thern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.
- ₂₁₇₃ BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil*
₂₁₇₄ *Sci.*, 47(2):151–163.
- ₂₁₇₅ BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELELLI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N.,
₂₁₇₆ RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A.,
₂₁₇₇ CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUSSAERT, S., MARGO-
₂₁₇₈ LIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS,
₂₁₇₉ C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Up-
₂₁₈₀ take : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- ₂₁₈₁ BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls
₂₁₈₂ on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–
₂₁₈₃ 91.

- 2184 BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls.
2185 *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- 2186 BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland
2187 mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- 2188 BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in
2189 the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- 2190 BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A.
2191 (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of re-
2192 generation. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- 2193 BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993).
2194 Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada.
2195 *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- 2196 BUBIER, J. L., BHATIA, G., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et LAFLEUR, P. M. (2003).
2197 Spatial and Temporal Variability in Growing-Season Net Ecosystem Carbon Dioxide
2198 Exchange at a Large Peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6:353–367.
- 2199 BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998).
2200 Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland
2201 complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.
- 2202 BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995).
2203 Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the
2204 zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*,
2205 9(4):455–470.
- 2206 BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge
2207 of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- 2208 CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions
2209 stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem :
2210 Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell
2211 Environ.*, 33(3):394–407.
- 2212 CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BAL-
2213 DOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C.,
2214 ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HO-
2215 WARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J.,
2216 HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W.
2217 et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and me-
2218 thodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- 2219 CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER,
2220 H., SCHLOTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et
2221 OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance :
2222 a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.

- 2223 CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R.,
2224 JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional
2225 climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group*
2226 *Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*,
2227 pages 847–940.
- 2228 CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHLARLA, K. K., MARSHALL, G. et TURNER, J. (2013).
2229 Climate phenomena and their relevance for future regional climate change.
- 2230 CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA,
2231 A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and
2232 other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis.*
2233 *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovern-*
2234 *mental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- 2235 CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peat-
2236 land. *Oikos*, pages 368–388.
- 2237 COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested
2238 northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions.
2239 *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- 2240 COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on
2241 internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- 2242 CORNELISSEN, J. H., LANG, S. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A. et DURING, H. J. (2007).
2243 Comparative cryptogam ecology : a review of bryophyte and lichen traits that drive
2244 biogeochemistry. *Ann. Bot.*, 99(5):987–1001.
- 2245 CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern
2246 peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- 2247 CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual
2248 Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature
2249 sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- 2250 DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (décembre 2014). Diurnal deviations
2251 in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*,
2252 123:263–269.
- 2253 DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration
2254 in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- 2255 ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of
2256 the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- 2257 FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature.
2258 *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.
- 2259 FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics.
2260 Trans Tech Pub., Rockport, MA.

- 2261 FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model
2262 of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- 2263 FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum,
2264 de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- 2265 FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUIT-
2266 TILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate
2267 system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- 2268 GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011).
2269 *Sols et Environnement, (2e édn)*, volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris,
2270 Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- 2271 GOGO, S., GUIMBAUD, C., LAGGOUN-DÉFARGE, F., CATOIRE, V. et ROBERT, C.
2272 (2011). In situ quantification of CH₄ bubbling events from a peat soil using a new
2273 infrared laser spectrometer. *Journal of Soils and Sediments*, 11:545–551.
- 2274 GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable
2275 Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- 2276 GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et van der WAL, R. (2011).
2277 Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular
2278 plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- 2279 GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of
2280 annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management.
2281 *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- 2282 GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREE-
2283 CKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity
2284 of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- 2285 GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-
2286 DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et
2287 RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements
2288 of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Tech-*
2289 *nology*, 22(7):1–17.
- 2290 GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of*
2291 *Bryology*, 27(3):269–279.
- 2292 GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of bio-
2293 mass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB*
2294 *Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- 2295 HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂
2296 Measurements†. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- 2297 HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental*
2298 *Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.

- 2299 HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition
2300 in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- 2301 ISE, T., DUNN, A. L., WOFSY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of
2302 peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*,
2303 1(11):763–766.
- 2304 JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN,
2305 A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M.
2306 (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*,
2307 4(5):803–816.
- 2308 JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls
2309 on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology &
2310 Evolution*, 14(10):385–388.
- 2311 JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of
2312 peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- 2313 JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH,
2314 BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖ-
2315 LICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MAC-
2316 KENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISIN-
2317 GER, A., SEGGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K.,
2318 TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and
2319 climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics :
2320 a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- 2321 JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International
2322 mire conservation group.
- 2323 JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the
2324 reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on
2325 soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- 2326 JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and night-
2327 time ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate
2328 mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- 2329 KARKI, S., ELSGAARD, L., KANDEL, T. P. et LÆRKE, P. E. (2015). Full GHG balance
2330 of a drained fen peatland cropped to spring barley and reed canary grass using
2331 comparative assessment of CO₂ fluxes. *Environ Monit Assess*, 187(3):1–13.
- 2332 KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS,
2333 J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., CWYNAR, L. C., DUVALL,
2334 M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓT-
2335 TIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKNIN,
2336 A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTO-
2337 BLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et
2338 WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W).
2339 *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.

- 2340 KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (février 1, 2005). A conceptual model of volume-
2341 change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- 2342 KETCHESON, S. J. et PRICE, J. S. (2014). Characterization of the fluxes and stores of
2343 water within newly formed Sphagnum moss cushions and their environment. *Ecohydrology*,
2344 7(2):771–782.
- 2345 KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN,
2346 P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from
2347 a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- 2348 KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland.
2349 *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- 2350 KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current
2351 carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- 2352 LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*,
2353 19(4):409–421.
- 2354 LAIHO, R. (août 2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting
2355 results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8):
2356 2011–2024.
- 2357 LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical clas-
2358 sification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume
2359 820, pages 37–51.
- 2360 LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society
2361 Jyskä.
- 2362 LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentra-
2363 tion, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.
- 2364 LIMPENS, J. et BERENDSE, F. (2003). How litter quality affects mass loss and N loss
2365 from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 103(3):537–547.
- 2366 LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN,
2367 J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the
2368 carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*,
2369 5(2):1475–1491.
- 2370 LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo
2371 and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain,
2372 Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- 2373 LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of
2374 trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas.*
2375 *Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- 2376 LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem
2377 respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–
2378 317.

- 2379 LONG, K. D., FLANAGAN, L. B. et CAI, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in
2380 methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance.
2381 *Global Change Biology*, 16(9):2420–2435.
- 2382 LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants
2383 in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., Bolhàr
2384 NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis*
2385 and *Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- 2386 LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects
2387 of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland.
2388 *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- 2389 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et
2390 ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic
2391 Press, Burlington.
- 2392 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU,
2393 X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press,
2394 Burlington.
- 2395 LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations.
2396 In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161
2397 – 185. Academic Press, Burlington.
- 2398 MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH,
2399 L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands
2400 and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- 2401 MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SE-
2402 NEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANS-
2403 SEN, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010).
2404 Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Le-
2405 vel. *Science*, 329(5993):838–840.
- 2406 MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum
2407 mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems.
2408 *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- 2409 MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse,*
2410 *Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- 2411 MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T.
2412 (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog.
2413 *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- 2414 MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (février 20, 2015). Carbon
2415 dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming
2416 and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–
2417 1111.

- 2418 NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- 2419
- 2420 ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events :
2421 regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- 2422 PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon
2423 Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- 2424 PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007).
2425 Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point.
2426 *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- 2427 PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE,
2428 A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing
2429 season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide
2430 exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- 2431 PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY,
2432 V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed,
2433 James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2434 PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel
2435 hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–
2436 527.
- 2437 POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil
2438 carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- 2439 PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios :
2440 Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry.
2441 *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- 2442 PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN,
2443 M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRÉ, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE,
2444 D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGH-
2445 TON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI,
2446 X., MASKELL, K. et JOHNSON, C. A., éditeurs : *Climate Change 2001 : the Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 185–237. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 2449
- 2450 PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ,
2451 S., LOHLA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSENS, I., YUSTE,
2452 J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØST-
2453 TRENG, G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.
- 2454
- 2455 RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil
2456 respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.

- 2458 RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines*
2459 *et collines*. Forêt privée française.
- 2460 RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internatio-*
2461 *nale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle*
2462 *qu'amendée en 1982 et 1987.*
- 2463 ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for
2464 very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- 2465 ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la
2466 séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- 2467 ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL,
2468 P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded
2469 peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and*
2470 *Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- 2471 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Peatland habitats. In *The biology of Peatlands*,
2472 pages 85–107. Oxford University Press.
- 2473 RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Productivity and peat accumulation. In *The biology*
2474 *of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- 2475 SEGERS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of
2476 processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- 2477 SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (février 4, 1987). Biospheric CO₂ emissions
2478 during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*,
2479 39B(1-2):140–154.
- 2480 SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996).
2481 The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*,
2482 23(2):126–131.
- 2483 SINGH, J. S. et GUPTA, S. R. (1977). Plant decomposition and soil respiration in
2484 terrestrial ecosystems. *Bot. Rev*, 43(4):449–528.
- 2485 SMITH, L. C., MACDONALD, G. M., VELICHKO, A. A., BEILMAN, D. W., BORISOVA,
2486 O. K., FREY, K. E., KREMENETSKI, K. V. et SHENG, Y. (2004). Siberian Peatlands
2487 a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. *Science*,
2488 303(5656):353–356.
- 2489 SONNENTAG, O., VAN DER KAMP, G., BARR, A. G. et CHEN, J. M. (2010). On the
2490 relationship between water table depth and water vapor and carbon dioxide fluxes
2491 in a minerotrophic fen. *Glob. Change Biol.*, 16(6):1762–1776.
- 2492 STRACK, M. (2008). *Peatlands and climate change*. IPS, International Peat Society,
2493 Jyväskylä, Finland.
- 2494 STRACK, M., WALLER, M. F. et WADDINGTON, J. M. (2006). Sedge succession and
2495 peatland methane dynamics : A potential feedback to climate change. *Ecosystems*,
2496 9(2):278–287.

- 2497 STRACK, M. et ZUBACK, Y. C. A. (2013). Annual carbon balance of a peatland 10 yr
2498 following restoration. *Biogeosciences*, 10(5):2885–2896.
- 2499 SVENSSON, B. M. (1995). Competition between Sphagnum fuscum and Drosera rotun-
2500 difolia : A Case of Ecosystem Engineering. *Oikos*, 74(2):205–212.
- 2501 TREAT, C. C., BUBIER, J. L., VARNER, R. K. et CRILL, P. M. (2007). Timescale
2502 dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate
2503 fen. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- 2504 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2012). Methane fluxes from a
2505 patterned fen of the northeastern part of the La Grande river watershed, James Bay,
2506 Canada. *Biogeochemistry*, 113(1-3):409–422.
- 2507 TRUDEAU, N. C., GARNEAU, M. et PELLETIER, L. (2014). Interannual variability in
2508 the CO₂ balance of a boreal patterned fen, James Bay, Canada. *Biogeochemistry*,
2509 118(1-3):371–387.
- 2510 TURETSKY, M. R., TREAT, C. C., WALDROP, M. P., WADDINGTON, J. M., HAR-
2511 DEN, J. W. et MC GUIRE, A. D. (2008). Short-term response of methane fluxes and
2512 methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan
2513 peatland. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 113(G3).
- 2514 TURUNEN, J., TOMPOPO, E., TOLONEN, K. et REINIKAINEN, A. (2002). Estimating
2515 carbon accumulation rates of undrained mires in Finland—application to boreal and
2516 subarctic regions. *The Holocene*, 12(1):69–80.
- 2517 UPDEGRAFF, K., BRIDGHAM, S. D., PASTOR, J., WEISHAMPEL, P. et HARTH, C.
2518 (2001). Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water
2519 table manipulation. *Ecol. Appl.*, 11(2):311–326.
- 2520 VARGAS, R., BALDOCCHI, D. D., ALLEN, M. F., BAHN, M., BLACK, T. A., COLLINS,
2521 S. L., YUSTE, J. C., HIRANO, T., JASSAL, R. S., PUMPANEN, J. et TANG, J. (2010).
2522 Looking deeper into the soil : biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂
2523 production and efflux. *Ecol. Appl.*, 20(6):1569–1582.
- 2524 VARGAS, R., CARBONE, M. S., REICHSTEIN, M. et BALDOCCHI, D. D. (2011). Fron-
2525 tiers and challenges in soil respiration research : from measurements to model-data
2526 integration. *Biogeochemistry*, 102(1-3):1–13.
- 2527 VIEL, E., BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2015). Tree invasion
2528 controls the drainage pattern in La Guette peatland (France) : impact on the water
2529 storage capacity of the peat. *Journal of Hydrology (submitted)*.
- 2530 WADDINGTON, J. M. et ROULET, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned
2531 peatland. *Global Change Biology*, 6(1):87–97.
- 2532 WAGNER, D. J. et TITUS, J. E. (1984). Comparative desiccation tolerance of two
2533 Sphagnum mosses. *Oecologia*, 62(2):182–187.
- 2534 WARD, S. E., OSTLE, N. J., OAKLEY, S., QUIRK, H., HENRYS, P. A. et BARDGETT,
2535 R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated
2536 by vegetation composition. *Ecol. Lett.*, 16(10):1285–1293.

- 2537 WEEDON, J. T., AERTS, R., KOWALCHUK, G. A., VAN LOGTESTIJN, R., ANDRINGA,
2538 D. et VAN BODEGOM, P. M. (2013). Temperature sensitivity of peatland C and N
2539 cycling : Does substrate supply play a role ? *Soil Biology and Biochemistry*, 61:109–
2540 120.
- 2541 WELTZIN, J. F., PASTOR, J., HARTH, C., BRIDGHAM, S. D., UPDEGRAFF, K. et CHA-
2542 PIN, C. T. (2000). Response of bog and fen plant communities to warming and
2543 water-table manipulations. *Ecology*, 81(12):3464–3478.
- 2544 WHALEN, S. C. et PEIRCE, J. J. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between
2545 natural wetlands and the atmosphere. *Environmental engineering science*, 22(1):73–
2546 94.
- 2547 WORRALL, F., BURT, T., ROWSON, J., WARBURTON, J. et ADAMSON, J. (2009).
2548 The multi-annual carbon budget of a peat-covered catchment. *Science of The Total
2549 Environment*, 407(13):4084–4094.
- 2550 WUEBBLES, D. J. et HAYHOE, K. (2002). Atmospheric methane and global change.
2551 *Earth-Sci. Rev.*, 57(3):177–210.
- 2552 WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3
2553 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*,
2554 44(5):907–920.
- 2555 YU, Z., BEILMAN, D. W. et JONES, M. C. (2009). Sensitivity of northern peatland car-
2556 bon dynamics to Holocene climate change. In *Carbon cycling in northern peatlands*,
2557 volume 184, pages 55–69. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Se-
2558 ries Washington, DC.
- 2559 YU, Z., LOISEL, J., BROSSEAU, D. P., BEILMAN, D. W. et HUNT, S. J. (2010). Global
2560 peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.*, 37(13).
- 2561 ZHU, X., SONG, C., SWARZENSKI, C. M., GUO, Y., ZHANG, X. et WANG, J. (février
2562 2015). Ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in a temperate herbaceous peatland
2563 in the Sanjiang plain of northeast China. *Ecol. Eng.*, 75:16–23.

Index

A

2564 atterrissage 11

C

2566 carbone

2568 stock 12

2569 changements globaux 2, 14

E

2571 échange net de l'écosystème

2572 contrôle 21

P

2574 paludification 11

2575 photosynthèse 17

2576 production primaire brute

2577 contrôle 21

R

2579 respiration 18

2580 de l'écosystème 18

2581 contrôle 20

2582 du sol 18

S

2584 services écologiques 3

T

2586 tourbières 8–16

2587 distribution 11

2588 formation 11

2589 surface 10

2590 utilisation 14

2591 tourbification 10

Z

2592 zone humide 8

²⁵⁹⁴ Annexes

2595 A Photos supplémentaires



(a) droséra

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

2596 B protocole végétation

2597 Le suivi non-destructif d'une végétation n'est pas triviale et nécessite la mise en
2598 place de protocoles particuliers en fonction du type de végétation. L'objectif est de
2599 pouvoir estimer une biomasse produite en impactant au minimum la végétation en
2600 place. Pour l'ensemble des espèces végétales présentes dans les embases servant à la
2601 mesure des flux un recouvrement à été estimé, à l'œil.

2602 **La strate arbustive**

2603 Pour la strate arbustive des mesures de hauteur moyenne ont été effectuées, en
2604 mesurant depuis le niveau du sol, ou le toit des sphaignes, si elles étaient présentes,
2605 jusqu'au sommet de l'individu.

2606 **La strate herbacée**

2607 Pour la strate herbacée, en 2013, 5 individus des deux espèces majoritaires (*Eriophorum vaginatum* ? *augustifolium* ?, *Molinia Caerulea*) ont été marqués afin de pourvoir
2608 les mesurer plusieurs fois au cours de la saison. Cependant les difficultés à retrouver
2609 les individus marqués couplés à la mort d'un nombre important d'entre eux n'ont pas
2610 permis d'acquérir de résultats significatifs. En conséquence en 2014 ces deux espèces
2611 ont fait l'objet de comptage exhaustif et de mesure de hauteur moyenne.

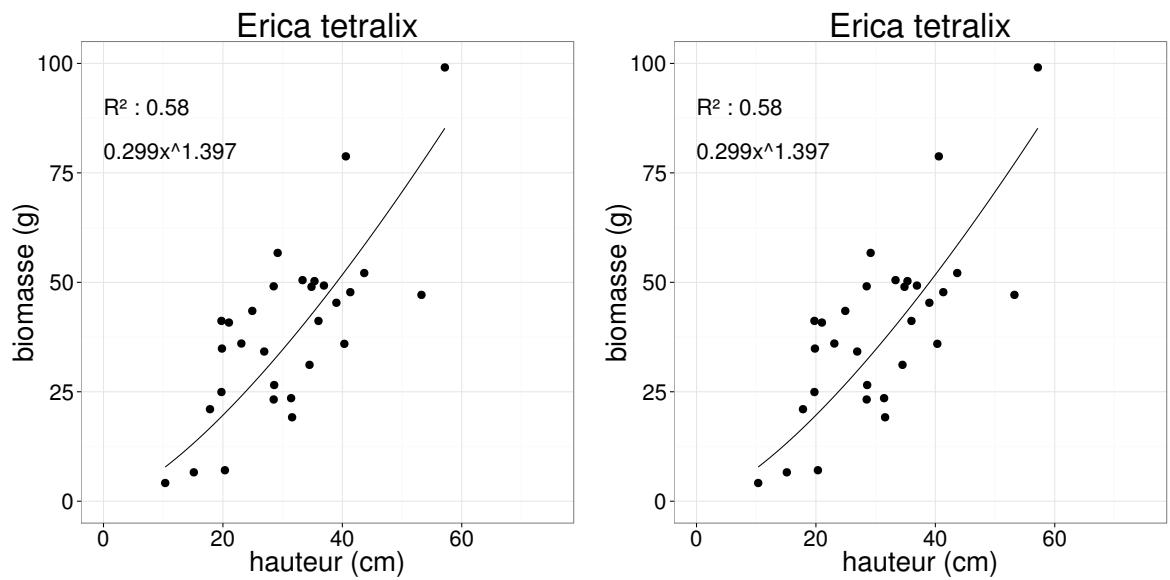


FIGURE 8 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

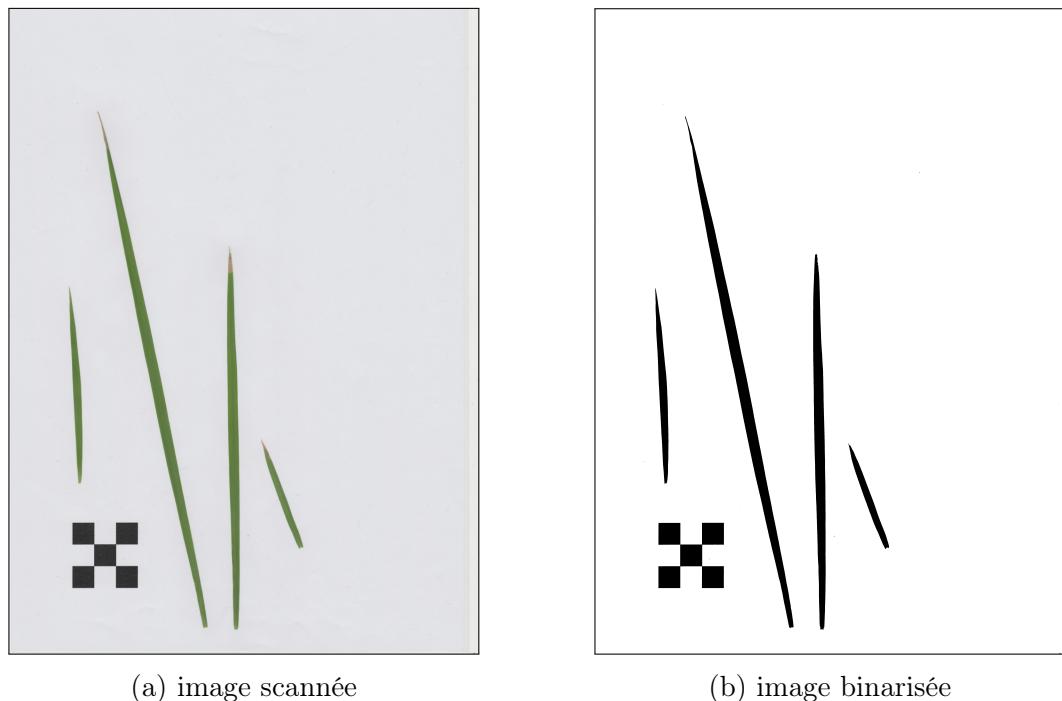
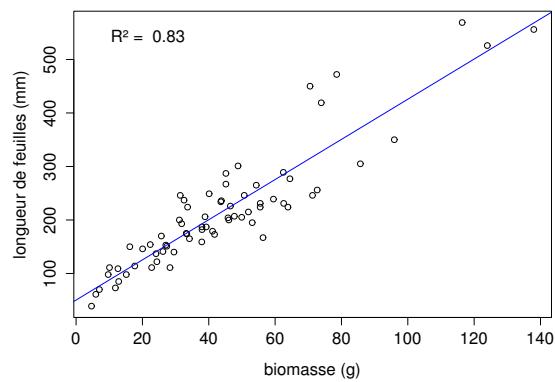
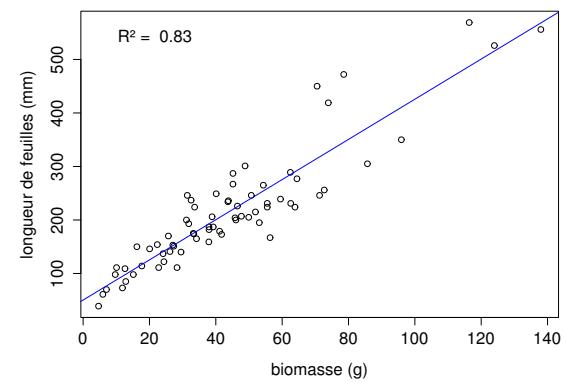


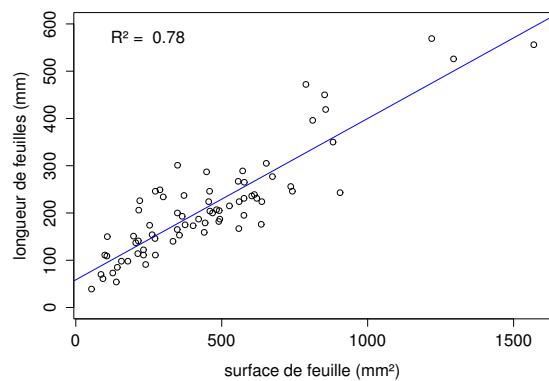
FIGURE 9 – Scanne des feuilles



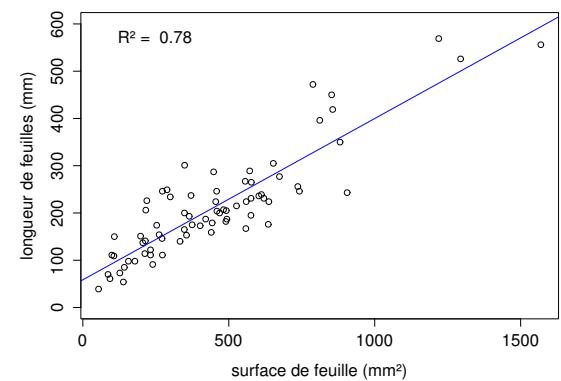
(a) *Molinia caerulea* – biomasse



(b) *Eriophorum* – biomasse



(c) *Molinia caerulea* – surface



(d) *Eriophorum* – surface

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

₂₆₁₃ C CARBIODIV

₂₆₁₄ D package m70r

[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, ...