

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 : **15 décembre 2015**

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

Discipline : **Sciences de la Terre et de l'Atmosphère**

Variabilité spatio-temporelle des émissions de GES dans une tourbière à Sphaignes : effets sur le bilan de carbone

THÈSE dirigée par :

Christophe GUIMBAUD
Fatima LAGGOUN

Professeur, Université d'Orléans
Directeur de Recherche, CNRS, Orléans

RAPPORTEURS :

François GILLET
Denis LOUSTAU

Professeur, Université de Franche-Comté
Directeur de Recherche, INRA

JURY :

Luca BRAGAZZA
Christophe FLÉCHARD
François GILLET
Sébastien GOGO
Bertrand GUENET
Denis LOUSTAU

Professeur, Université de Ferrare
Chargé de recherche, INRA
Professeur, Université de Franche-Comté, Président du jury
Chercheur, Université d'Orléans
Chargé de recherche, CNRS
Directeur de Recherche, INRA

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières	iii
Liste des figures	xi
Liste des tableaux	xiv
Avant-propos et remerciements	xv
Introduction	1
1 Synthèse bibliographique	7
1.1 Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies	8
1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3 Les tourbières et les changements globaux	17
1.2 Flux de gaz à effet de serre et variables explicatives	19
1.2.1 Les flux de GES entre l’atmosphère et les tourbières	21
1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	26
1.2.3 Bilans de C à l’échelle de l’écosystème	34
2 Sites d’études et méthodologies employées	37
2.1 Présentation de la tourbière de La Guette	38
2.2 Autres sites du service national d’observation	43
2.3 Mesures de flux de gaz	44
2.3.1 Présentation des méthodologies principales	44
2.3.2 Les mesures de CO ₂	45
2.3.3 Les mesures de CH ₄	48
2.3.4 Le calcul des flux	50
2.4 Variables environnementales mesurées	50
2.4.1 Acquisitions automatisées	51
2.4.2 Acquisitions manuelles	51
3 Bilan de C de la tourbière de La Guette	53
3.1 Introduction	54
3.2 Procédure expérimentale et analytique	55

3.2.1	Protocole d'observation	55
3.2.2	Variables élaborées utilisées	59
3.2.3	Estimation des flux de GES dans le bilan de C	60
3.2.4	Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	65
3.2.5	Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	66
3.2.6	Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	67
3.3	Résultats	68
3.3.1	Cinétique des variables environnementales et des flux de GES	68
3.3.2	Estimation des flux de GES	76
3.3.3	Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	85
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	90
3.4	Discussion	97
3.4.1	Modèles à l'échelle de l'écosystème	97
3.4.2	Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	99
3.4.3	Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	104
3.4.4	Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	106
3.5	Conclusions	108
4	Effets de l'hydrologie sur les flux de GES – approche expérimentale	111
4.1	Introduction	112
4.2	Procédure expérimentale	114
4.2.1	Expérimentation I	117
4.2.2	Expérimentation II	118
4.3	Résultats	118
4.3.1	Expérimentation I	118
4.3.2	Expérimentation II	125
4.3.3	Comparaison des deux expérimentations	130
4.4	Discussion	134
4.4.1	Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain	134
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	135
4.4.3	Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de GES	137
4.4.4	Conclusions	137
5	Variation journalière de la respiration de l'écosystème	139
5.1	Préambule	140
5.2	Abstract	141
5.3	Introduction	142
5.3.1	Study sites	144
5.3.2	Data acquisition	144
5.3.3	Data synchronisation	145
5.3.4	Sensitivity of ER to temperature	146
5.3.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	146
5.3.6	Physico-chemical characterisation of the peat	147
5.4	Results	148
5.4.1	Air temperature and ER variability	148

5.4.2	ER and soil temperature synchronisation	148
5.4.3	Model implementation	150
5.4.4	ER and temperature relationship	151
5.4.5	Q ₁₀ evolution	152
5.4.6	Daytime and nighttime differences	154
5.4.7	Peat characterisation	154
5.5	Discussion	158
5.5.1	ER differences between sites	158
5.5.2	Time-delay between temperature and ER	159
5.5.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	159
5.5.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements	160
5.5.5	Q ₁₀ sensitivity to temperature depth and synchronisation	161
5.6	Conclusions	161
Conclusions et perspectives		163
Références bibliographiques		173
Annexes		187
A	Tableau de données bibliographiques	188
B	Photos supplémentaires	190
C	Package m70r	191
D	Résultats des ACP	192
E	Le projet CARBIODIV	194
F	Calibrations flux de GES et facteurs contrôlants	195
G	Tableau modélisation par groupe de végétation	196
H	Cartes des flux par placette	198
H.1	PPB	198
H.2	RE	199
I	Protocole végétation	200

LISTE DES FIGURES

1.1	Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.	12
1.2	Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après Manneville (1999)	13
1.3	Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après Rydin et Jeglum (2013d)	15
1.4	Nombre d'initiations de tourbières dans l'hémisphère nord, pendant l'holocène. Modifié d'après (MacDonald <i>et al.</i> , 2006).	15
1.5	Projection des changements à l'horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels des températures de l'air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90 ^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyennes (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95 ^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d'après Orlowsky et Seneviratne (2012) dans Christensen <i>et al.</i> (2013).	20
1.6	Décroissance de la proportion de CO ₂ de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos <i>et al.</i> , 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer <i>et al.</i> , 2009). Modifié d'après (Ciais <i>et al.</i> , 2014).	22
1.7	Schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère, avec RE la respiration de l'écosystème, PPB, la production primaire brute, FCH ₄ le flux de CH ₄ . Les sources de la respiration hétérotrophe (RH) sont l'oxydation du CH ₄ (a), la respiration des organismes (b et c) et la respiration hétérotrophe liée à la rhizosphère (d). La respiration autotrophe (RA) comprend la respiration des parties souterraines (e) et aériennes (f) et l'assimilation de carbone se fait par photosynthèse (g). Enfin le CH ₄ peut être transporté via l'aérenchyme des plantes (h), via ébullition (i) ou diffusion (j). Les paramètres mesurés lors de ce travail sont la RE, l'ENE (qui est la différence entre PPB et RE), et FCH ₄ . . .	23

1.8	Réponse idéalisée des vitesses d'assimilation du CO ₂ en fonction flux de photons photosynthétiques. Sur la première partie de la courbe (partie linéaire) la vitesse d'assimilation du CO ₂ est contrôlée par la vitesse de régénération du RuBP (Ribulose-1,5-bisphosphate) tandis que sur la seconde partie c'est l'activité d'une enzyme, la Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase) qui la contrôle. Modifié d'après Long et Hällgren (1993)	27
1.9	Productivité moyenne des espèces de sphaignes en grammes de matières sèches par mètre carré et par année. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observations est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après Gunnarsson (2005)	29
1.10	Vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme durant l'Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d'après Yu <i>et al.</i> (2009)	35
1.11	Bilan de C dans différentes tourbières (en gC m ⁻² an ⁻¹), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données et références utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillées dans l'annexe A. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	36
2.1	Localisation des sites d'études appartenant au SNOT	38
2.2	Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)	40
2.3	Végétation présente sur le site de La Guette et suivie lors des campagnes de mesures.	41
2.4	Évolution horaire de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014	42
2.5	Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014	42
2.6	Évolution journalière de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014	42
2.7	Mesures de CO ₂ et partitionnement des flux	47
2.8	SPIRIT	48
3.1	Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.	56
3.2	Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d'après source inconnue, repris de : https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/	63
3.3	Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives). L'algorithme Lance-Williams est utilisé avec une matrice de distance euclidienne.	67
3.4	Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).	69

3.5	Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015, Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le composent	70
3.6	Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air et du sol à -5 , -30 , -50 et -100 cm mesurées dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015	70
3.7	Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.	71
3.8	Variabilité temporelle des flux de CO_2 moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent l'écart type.	73
3.9	Évolution des flux de CH_4 moyens sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. Les barres d'erreur représentent l'écart type.	74
3.10	Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et une sélection de variables environnementales : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en $^{\circ}\text{C}$)	75
3.11	Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBsatsat (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E).	77
3.12	Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBsatsat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e). Et en bas la PPB (équation 3.5), sa représentativité et la distribution des résidus de l'équation (graphes f et g) et l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe h, annexe E).	79
3.13	Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée et le niveau de la nappe (graphes c, d et e).	81
3.14	Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c et f, annexe E).	81

3.15	Évolution du R^2 de l'équation $F_{CH_4} = a \times \exp(b \times Température)$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu clair représente la gamme des niveaux moyens relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.	83
3.16	Calibration des flux de CH_4 avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphe d, e et f).	84
3.17	Flux de CO_2 interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type	85
3.18	Flux de CO_2 interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type	86
3.19	Flux de CH_4 interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type	87
3.20	Quantité d'eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d'après Binet <i>et al.</i> (2013).	89
3.21	Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème	90
3.22	Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représentent l'écart type.	92
3.23	Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette ($N=20$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	94
3.24	Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette ($N=17$). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.	95
3.25	Distribution des flux estimés par placette en gcma pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)	96
3.26	Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}C$) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	100
3.27	Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}C$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.	101
3.28	Relation entre les flux de CH_4 et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}C$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).	102
3.29	Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}C$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).	104

3.30	Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette. .	106
3.31	Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l'annexe A recense les références utilisées.	109
4.1	Prélèvement des mésocosmes sur la tourbière de La Guette (en haut). Mésocosmes installés près du laboratoire : 6 témoins et 6 traités, avec des dispositifs pour intercepter la pluie (en bas).	115
4.2	Expérimentation I : Évolution de la moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	121
4.3	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de réhumectation (R), en bleu. Les numéros de 1 à 24 correspondent aux dates des campagnes.	122
4.4	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.	123
4.5	Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation II. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.	126
4.6	Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH ₄ , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes. . .	127
4.7	Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5, -10, -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les numéros présents sur le graphe A correspondent aux numéros des campagnes.	128
4.8	Relations entre les flux de GES, CH ₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.	131
4.9	Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a \cdot \exp(b \cdot \text{Température})$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH ₄ (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentations (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.	132

5.1	Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT). All data points from all replicates are shown.	149
5.2	Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT)	150
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.	153
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).The inset display the same datas but with their full range extend.	155
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}).	156
5.6	Comparaison entre les valeurs estimées par les modèle RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond à la gamme de valeur de la RE mesurée sur l'ensemble des 20 placettes pendant la campagne du 24-25 juillet 2013. La ligne de tiret correspond à la moyenne de la RE pour cette campagne.	170
B.1	Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesures.	190
C.2	Planche de graphes permettant le diagnostique des mesures de flux de CO_2 . L'axe des abscisses représente le temps en seconde. Les valeurs d'humidité relative doivent être prise avec du recul car sujette aux aléas du terrain (sonde mouillée régulièrement).	191
D.3	Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH_4 (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	192
D.4	Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH_4 (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)	193
E.5	Schéma de fonctionnement des seuils installés sur la tourbière de La Guette	194
F.6	Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à gauche la distribution des résidus.	195
H.7	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ à partir du modèle PPB-2	198
H.8	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ à partir du modèle RE-1	199
H.9	Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ à partir du modèle RE-3	199
I.10	Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur	200
I.11	Scanne des feuilles	201

I.12	Calibration de la biomasse herbacée pour <i>molinia Caerulea</i> (a), pour <i>erriophorum</i> (b) et de la surface de feuille pour <i>molinia Caerulea</i> (c), pour <i>erriophorum</i> (d) en fonction de la hauteur	201
------	---	-----

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Estimations des stocks de C pour différents environnements	16
1.2	Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). Modifié d'après Joosten et Clarke (2002).	18
3.1	Liste des variables acquises. Les données acquises manuellement sont réalisées sur les 20 placettes, tandis que les données acquises automatiquement sont réalisées par la station météorologique (1 seul point). . .	58
3.2	Valeur des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux et sensibilité relative (en %) des flux en réponse à une variation de $\pm 10\%$ de chacun des paramètres des modèles.	80
3.3	Cumul annuel des flux par année et moyen sur les deux années, en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les équations correspondent à celles détaillée dans le texte. L'incertitude associée à chaque flux est estimé à partir de la NRMSE.	87
3.4	Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan (son calcul est décrit dans la partie 3.2.6)	88
3.5	Cumul des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)	93
3.6	Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$) avec différentes combinaisons de modèles.	93
4.1	Effet d'une baisse du niveau de la nappe d'eau (assèchement) dans les tourbières sur les flux de CO_2 . Les flèches rouges montantes décrivent une augmentation du flux et les flèches bleues une diminution.	113
4.2	Récapitulatif des différentes phases de dessiccation/réhumectation pour les deux expérimentations. La colonne code phase correspond à la première lettre de la phase (D pour dessiccation et R pour réhumectation) suivi d'un numéro représentant l'ordre du cycle. La phase EQ correspond au temps laissé aux mésocosmes pour s'équilibrer avec leur nouvel environnement.	116

5.1	R^2 and NRMSE profile with depth for models using non-synchronised and synchronised data and for the three equations (linear : lin, exponential : exp, arrhenius : arr).	151
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 $g.cm^{-3}$.	157
A.1	Références et données utilisées. La colonne « Année » se réfère aux années de mesure, les flux (ENE, RE, PPB, CH ₄ , COD, BCNE) sont exprimés en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$. La colonne « Classif » décrit le type de tourbière (Haut-marais : bog ou Bas-marais : fen). La colonne « Manag. » décrit une éventuelle utilisation du site. Les colonnes « TMA » et « PMA » correspondent respectivement aux températures moyennes annuelles et aux précipitations moyennes annuelles. Les latitudes et longitudes (colonne « Lat/Lon ») sont exprimées en degrés décimaux	188
G.2	Valeurs des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	196
G.3	Valeurs des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de PPB par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.	197

AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS

Ce travail a été mené conjointement au LPC2E (Laboratoire de Physique et Chimie de l'Environnement et de l'Espace) dirigé par Michel TAGGER, et à l'ISTO (Institut des Sciences de la Terre d'Orléans) dirigé par Bruno SCAILLET, respectivement au sein des équipes « Atmosphère » et Biogéosystèmes Continentaux ». J'ai bénéficié d'un financement de la région Centre octroyé au LPC2E.

- La problématique de la thèse relève complètement des thématiques développées :
- au sein de l'OSUC (Observatoire des Sciences de l'Univers en région Centre) dirigé par Yves COQUET, et regroupant le LPC2E et l'ISTO. Ces travaux s'insèrent plus précisément dans la thématique fédérative « Atmosphère Terrestre et Interfaces »
 - au sein du Service National d'Observation Tourbières, labellisé par l'INSU SIC (Surfaces et Interfaces Continentales) en 2012, porté par l'OSUC et dont la coordination scientifique est assurée par Fatima LAGGOUN (ISTO).

Je tiens à remercier mes deux directeurs de thèse Christophe Guimbaud et Fatima Laggoun pour leur implication, leur confiance, pour m'avoir guidé pendant ces trois années de travail.

Un grand merci également à mon encadrant Sébastien Gogo, toujours présent pour répondre à mes interrogations, à mes doutes et qui m'a accompagné sur quasiment toutes les campagnes de terrain. Merci pour ces moments inoubliables.

Merci à l'ensemble des membres du jury, François Gillet et Denis Lousteau pour avoir lu et évalué avec attention mon travail. Merci également à Luca Bragazza, Christophe Fléhard et Bertrand Guenet pour leurs remarques constructives et nos échanges.

Il me faut également remercier tous les collègues et les amis qui m'ont accompagné et aidé pendant ces trois années, chacun d'entre vous se reconnaîtra. Merci à tous pour ces bons moments et ces rencontres.

Un énorme merci à ma famille, mon père, ma mère, mes deux soeurs, pour leur soutien indéfectible et inestimable.

Last but not least, Merci Claire pour m'avoir supporté moi et mes doutes pendant ces trois intenses années, pour ton soutien, ta patience et tout le reste !

INTRODUCTION

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

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

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

2. Partie par million

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

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

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

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

la nappe d'eau, la végétation, leurs variations et leurs interactions ne font pas consensus. Le **rôle des variations du niveau de la nappe d'eau**, particulièrement l'effet du sens de ces variations et leur intensité sur les flux de GES, restent à comprendre. Tout comme l'**effet des communautés végétales** et de leurs changements, comme par exemple l'envahissement d'une tourbière par une végétation vasculaire. Pour mieux comprendre ces écosystèmes, à différentes échelles, l'investigation est donc nécessaire pour estimer leur comportement face aux changements qu'ils subissent et vont subir.

Objectifs du travail

Dans ce contexte les objectifs de ce travail sont donc (i) de caractériser la variabilité spatio-temporelle des flux et des variables environnementales qui pourraient les conditionner (ii) de déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent le fonctionnement comme puits ou source de carbone de cet écosystème, notamment l'effet du niveau de la nappe d'eau sur les émissions lors de cycles de dessiccation/réhumectation, et (iii) d'établir le bilan de carbone de la tourbière de La Guette. Pour ce faire une approche axée sur l'**observation** et l'**expérimentation** a été mise en oeuvre :

- Dans un premier temps, a été mis en place un suivi sur deux années (2013 et 2014), dans 20 placettes couvrant la superficie de la tourbière de La Guette. Les 20 campagnes de terrain ont consisté à mesurer dans chaque placette les flux de GES ainsi que les variables environnementales (température du sol à différentes profondeurs, le niveau de la nappe d'eau, la végétation, les propriétés physico-chimiques de l'eau ...). Ces mesures ont ensuite pu être utilisées pour estimer le bilan de carbone de la tourbière.
- Dans un second temps, à travers des expérimentations en mésocosmes, l'effet du niveau de la nappe sur les flux de GES a été exploré, particulièrement lors de cycles de dessiccation/réhumectation.
- Enfin un suivi des flux à haute fréquence dans les quatre tourbières du Service National d'Observation a été réalisé afin de déterminer les éventuelles différences de sensibilité des émissions de CO₂ entre le jour et la nuit et de tester à cette

échelle une méthode d'estimation de la respiration basée sur la synchronisation entre les signaux de flux et de température.

Le document est structuré de la façon suivante :

- Le premier chapitre pose le contexte bibliographique dans lequel s'inscrit ce travail. Il se découpe en deux parties ; la première définit les terminologies et les concepts principaux employés dans le manuscrit. La seconde précise l'état des connaissances sur les tourbières vis à vis des flux de carbone.
- Le deuxième chapitre décrit les sites d'étude et les méthodes et matériels employés dans ces travaux.
- Le troisième chapitre présente la variabilité spatio-temporelle des flux et l'estimation du bilan de carbone de la tourbière de La Guette.
- Le quatrième chapitre décrit l'effet de cycles de dessiccation/réhumectation sur les flux de GES et COD en mésocosmes.
- Le cinquième chapitre se concentre sur des aspects méthodologiques en ce qui concerne la respiration à l'échelle journalière, plus spécifiquement la prise en compte du temps de latence entre la vague de chaleur et les flux, et la différence entre les mesures faites le jour et la nuit.
- Enfin la dernière partie du document présente la synthèse et l'interprétation des résultats obtenus, ainsi que les perspectives de ce travail.

CHAPITRE 1

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1	Les tourbières et le cycle du carbone	8
1.1.1	Zones humides et tourbières : définitions et terminologies . . .	8
1.1.2	Tourbières et fonctions environnementales	14
1.1.3	Les tourbières et les changements globaux	17
1.2	Flux de gaz à effet de serre et variables explicatives	19
1.2.1	Les flux de GES entre l'atmosphère et les tourbières	21
1.2.2	Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES	26
1.2.3	Bilans de C à l'échelle de l'écosystème	34

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

1.1 Les tourbières et le cycle du carbone

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

1.1.1 Zones humides et tourbières : définitions et terminologies

Définitions

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

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

ZONE HUMIDE :

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

(Ramsar, 1987)

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

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

TOURBIÈRE :

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

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

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

TOURBIÈRE ACTIVE :

Écosystème dans lequel un processus de tourbification est actif.

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

2. Marais tourbeux situé sur une hauteur topographique

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

TOURBE :

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

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

Le seuil de 30 % est souvent utilisé pour rapprocher sa définition de celle d'un sol organique (histosol) au sens large, dans lequel est classée la majorité des sols tourbeux (selon la classification). D'autres définitions existent, faisant la distinction entre 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 qu'au delà de la classification utilisée, ce que les écologues considèrent comme de la tourbe contient généralement 80 % de matières organiques au minimum ([Rydin et Jeglum, 2013c](#)). Ce processus de formation est appelé la tourbification ou turfigénèse et les matières organiques accumulées proviennent majoritairement de la végétation. On définit les matières organiques 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 d'éléments ayant une ou plusieurs liaison C–H formant de nombreux composés organiques dont des carbohydrates (sucres, cellulose . . .), des composés azotés (protéines, acides aminés . . .) et phénoliques (lignine . . .), des lipides (cires, résines, . . .) et d'autres⁴.

Distribution des tourbières à l'échelle mondiale

L'hétérogénéité des définitions ajoutée aux limites floues qui peuvent exister entre certains écosystèmes tourbeux et non-tourbeux rendent la cartographie de ces écosystèmes délicate. Les estimations généralement citées évaluent la surface occupée par l'ensemble des tourbières à environ 4 000 000 km² (Lappalainen, 1996). Cette surface correspond à 2 à 3 % de l'ensemble des terres émergées du globe. Plus de 85 % d'entre elles sont situées dans l'hémisphère nord, majoritairement dans les zones boréales et sub-boréales (Strack, 2008 et figure 1.1). Ce travail sera focalisé sur ces écosystèmes caractérisés par la présence importante de sphaignes. Les sphaignes sont des bryophytes⁵ de la famille des *Sphagnaceae*. Les tourbières des forêts tropicales ne seront donc pas considérées, ces dernières ayant un fonctionnement spécifique. En effet malgré des températures importantes, elle maintiennent un bilan hydrique positif grâce à des précipitations très importantes (Chimner et Ewel, 2005).

La formation des tourbières

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

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

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

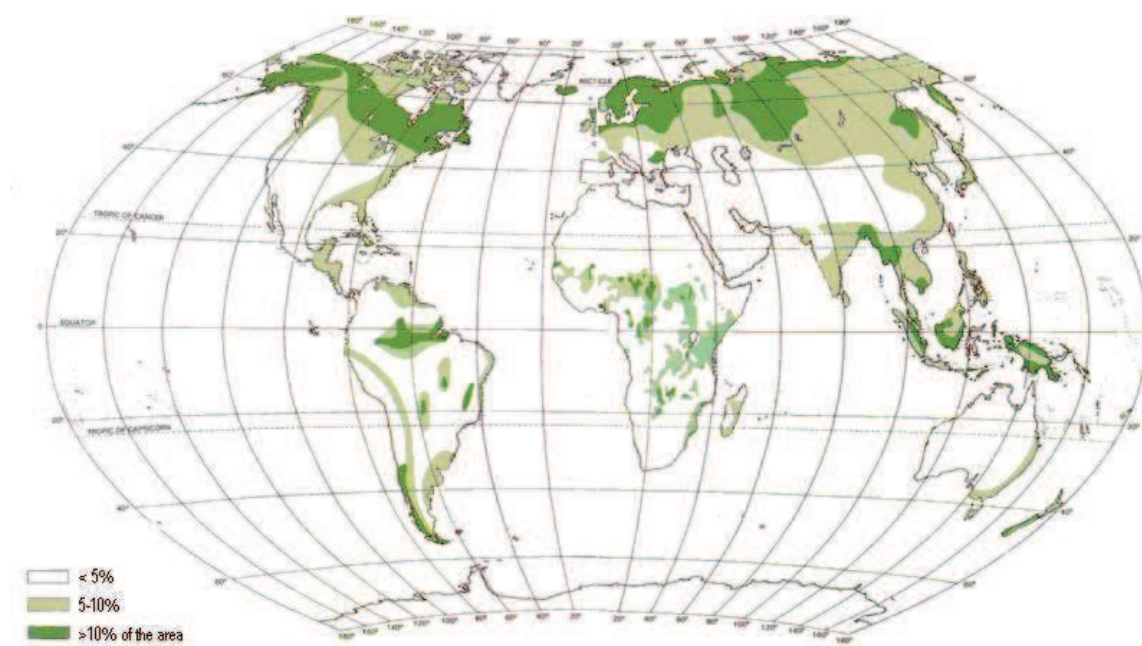


FIGURE 1.1 – Distribution mondiale des tourbières en pourcentage de surface recouverte.

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

Classifications et terminologies

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

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

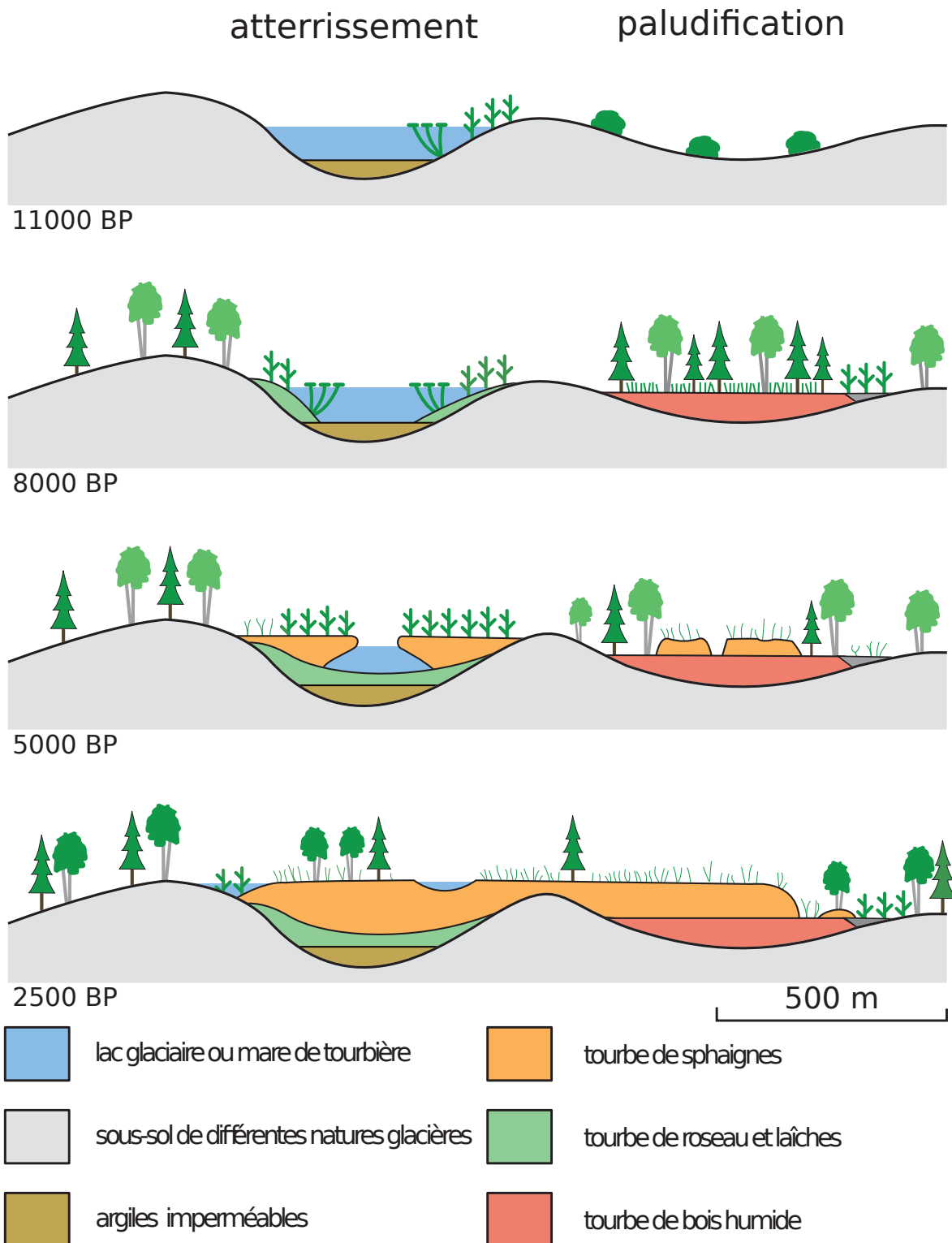


FIGURE 1.2 – Processus de formation des tourbières, à gauche l'atterrissement et à droite la paludification. Modifié d'après [Manneville \(1999\)](#)

Les tourbières de haut-marais sont alimentées principalement par les précipitations : elles sont dites ombrotrophes. Leur surface parfois bombée (tourbières élevées ou bombées) peut également être plate ou en pente. Cette géométrie situe une partie au moins de l'écosystème au dessus du niveau de la nappe. Elles ont une concentration en nutriments relativement faible (oligotrophes) et renferment des eaux acides dont le pH est compris entre 3,5 et 4,2. Les végétations dominantes sont constituées de sphaignes, de linaigrettes, et de petits arbustes (Francez, 2000; Rydin et Jeglum, 2013d).

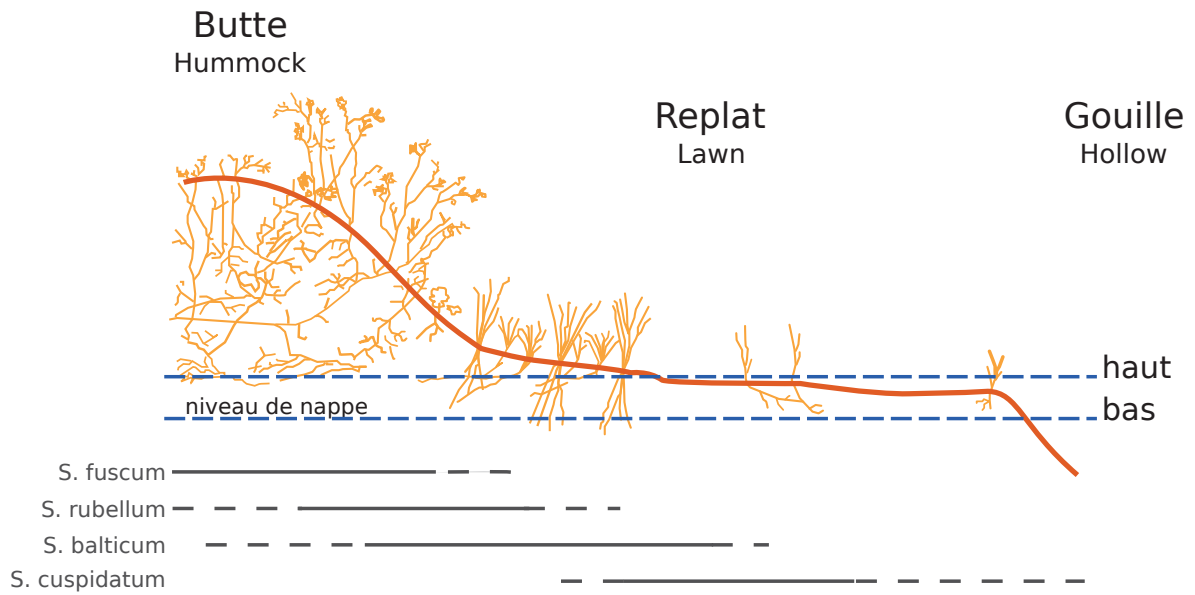
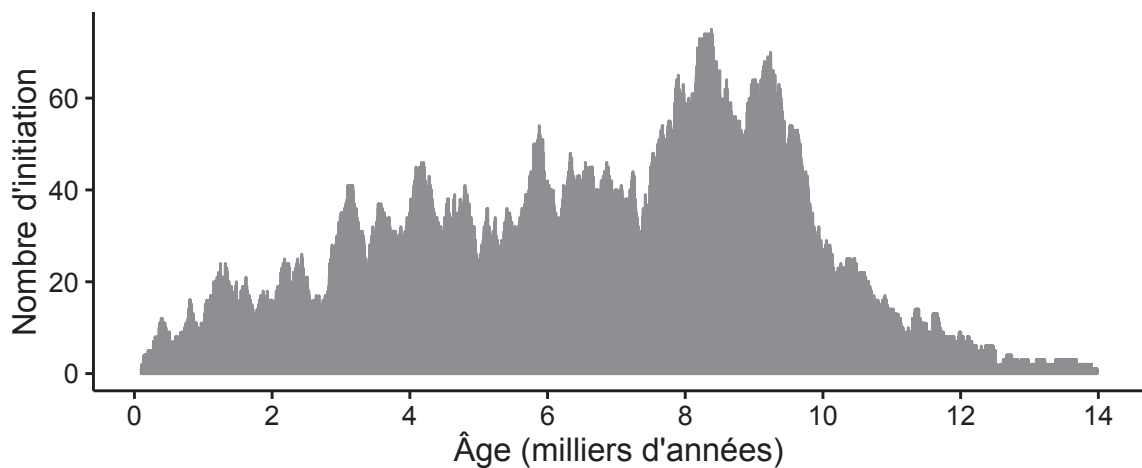
Les tourbières de bas-marais sont alimentées en eau par des nappes souterraines ou des eaux de ruissellement : elles sont dites minérotrophes. Elles ont généralement un niveau de nappe très proche de la surface du sol et sont généralement de forme concave ou en pente. Elles sont riches en nutriments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

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

1.1.2 Tourbières et fonctions environnementales

Fonction puits de carbone

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

FIGURE 1.3 – Micro-topographie dans les tourbières. Modifié d'après [Rydin et Jeglum \(2013d\)](#)FIGURE 1.4 – Nombre d'initiations de tourbières dans l'hémisphère nord, pendant l'holocène. Modifié d'après ([MacDonald et al., 2006](#)).

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

L'accumulation du carbone nécessite donc que davantage de carbone soit assimilé, par photosynthèse, qu'émis par l'écosystème. La production végétale des tourbières n'est pas particulièrement élevée ([Huc, 1980](#)) et n'explique pas l'accumulation du carbone. La décomposition des litières végétales est en revanche plus faible que dans d'autres écosystèmes ([Rydin et Jeglum, 2013d](#)). Ceci est rendu possible par les niveaux

Tableau 1.1 – Estimations des stocks de C pour différents environnements

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

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

Végétation et biodiversité des tourbières

Les sphaignes sont la végétation caractéristique des tourbières. Ce sont des espèces dites ingénieuses, capables de modifier l'environnement dans lequel elles se développent dans le but d'obtenir un avantage compétitif sur les autres végétaux ([Van Breemen, 1995](#)). Les sphaignes sont notamment capables de capter les nutriments apportés par les précipitations via leur capitulum⁷ et donc avant que ceux-ci n'atteignent les racines des plantes vasculaires ([Malmer *et al.*, 1994](#); [Svensson, 1995](#)). Elles ont également la capacité de stocker ces nutriments ce qui diminue encore ceux qui seront disponibles dans le milieu ([Rydin et Jeglum, 2013e](#)). En plus de favoriser un environnement pauvre en nutriments, les sphaignes promeuvent un environnement acide en abaissant le pH. Ces contraintes (pauvreté en nutriments et acidité) défavorisent l'implantation d'espèces peu tolérantes.

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

7. partie apicale de la plante

core : des Carex (*lasiocarpa*, *rostrata*) des herbacées (*Molinia caerulea*) des Phragmites (*Phragmites australis*) Joncs (*Juncus bulbosus*) et d'autres (Rydin et Jeglum, 2013b)

Autres fonctions environnementales

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

1.1.3 Les tourbières et les changements globaux

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

Les contraintes anthropiques

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

Tableau 1.2 – Surface de tourbe utilisée selon les usages considérés (tourbières non-tropicales). Modifié d’après Joosten et Clarke (2002).

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

est liée à son utilisation comme substrat horticole (Lappalainen, 1996; Chapman *et al.*, 2003). Ces utilisations les ont fortement perturbés car elles nécessitent généralement de drainer ces écosystèmes, notamment pour pouvoir y faire rouler des engins mécanisés. Aujourd’hui la surface de tourbières altérées est estimée à 490 000 km² environ, principalement du fait de leur reconversion pour l’agriculture et la sylviculture (Joosten et Clarke, 2002 et tableau 1.2). En France, suite à leur utilisation, principalement agricole, la surface des tourbières a été divisée par deux entre 1945 et 1998, passant de 1200 km² à 600 km² (Lappalainen, 1996; Manneville, 1999).

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

Les contraintes climatiques

Comme indiqué précédemment, le stock de carbone des tourbières s’est majoritairement constitué pendant l’Holocène. À cette époque déjà ces écosystèmes étaient influencés par le climat, et leur développement n’a pas été linéaire sur les douze derniers milliers d’années. Il est reconnu que le développement des tourbières est très important au début de cette période (Smith *et al.*, 2004; MacDonald *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2009). Plus particulièrement, entre 12 000 et 8000 ans on recense la plus grande proportion d’initiation de tourbières (Figure 1.4). Cette période coïncide avec le maximum thermique holocène (HTM), période pendant laquelle le climat était plus chaud

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

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

1.2 Flux de gaz à effet de serre et variables explicatives

Cette partie décrit dans un premier temps les relations entre les GES (CO₂ et CH₄) et les tourbières, puis les facteurs qui contrôlent ces flux dans ces écosystèmes et enfin les bilans de carbone qui ont pu y être estimés.

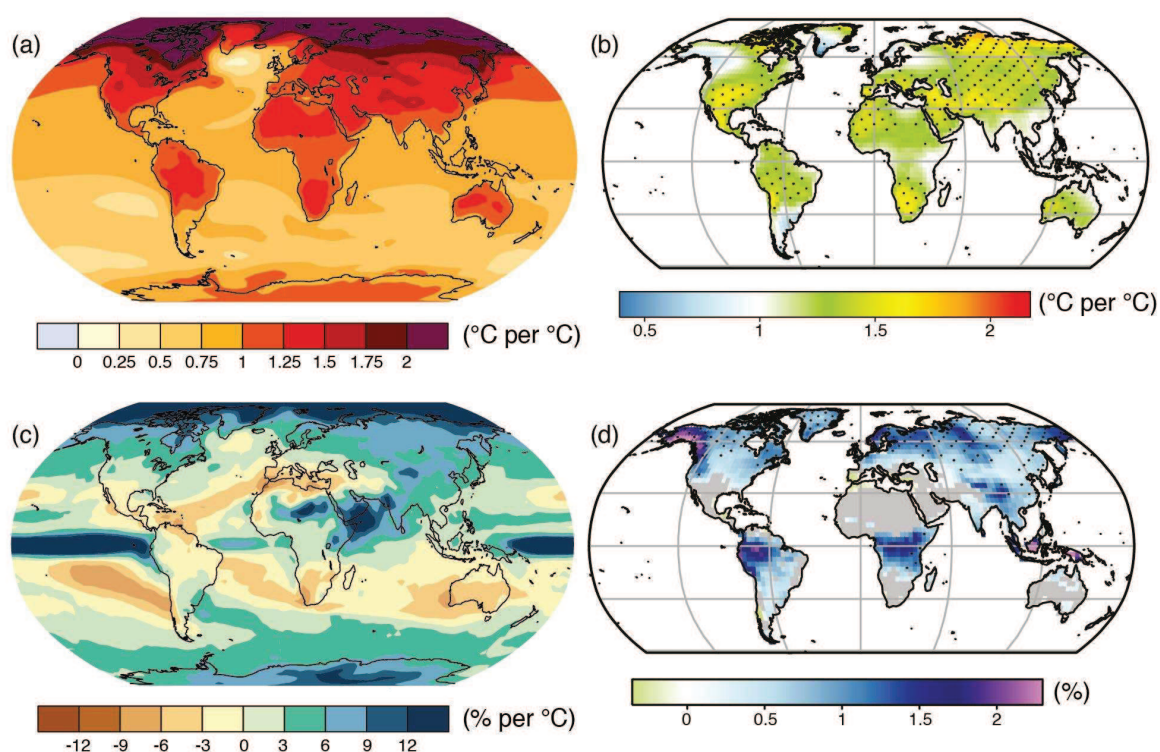


FIGURE 1.5 – Projection des changements à l’horizon 2100, des moyennes et extrêmes annuels des températures de l’air et des précipitations : (a) température de surface moyenne par °C de changement global moyen, (b) 90^e percentile des températures journalières maximum par °C de changement de température moyenne maximale, (c) précipitations moyennes (en % par °C de changement de température moyenne) et (d) fraction de jours ayant des précipitations dépassant le 95^e percentile. Sources : (a) et (c) simulations CMIP5, scénario RCP4.5, (b) et (d) adaptation d’après [Orlowsky et Seneviratne \(2012\)](#) dans [Christensen *et al.* \(2013\)](#).

1.2.1 Les flux de GES entre l’atmosphère et les tourbières

Le CO₂ et le CH₄ dans l’atmosphère

Dans l’atmosphère le carbone est principalement présent sous forme de dioxyde de carbone (CO₂) et de méthane (CH₄). La concentration en CO₂ dans l’atmosphère fluctuait avant l’ère industrielle entre 180 et 290 ppm. En 1750 au début de l’ère industrielle sa concentration était de 280 ppm environ avant d’augmenter pour atteindre 391 ppm aujourd’hui (moyenne annuelle en 2011) (Ciais *et al.*, 2014). Différents processus naturels permettent d’extraire du CO₂ de l’atmosphère : la photosynthèse, la dissolution du CO₂ dans l’océan⁸, les réactions avec les carbonates de calcium⁹ et enfin l’altération de silicate et les réactions avec le carbonate de calcium¹⁰. L’importance de ces processus varie selon l’échelle de temps considérée. Pour une émission de CO₂ idéalisé de 100 PgC, 60 % de ce CO₂ sera extrait de l’atmosphère en un siècle par l’effet combiné de la photosynthèse et des océans, ce qui laisse 40 % de l’émission initiale dans l’atmosphère. À l’horizon 1000 ans 20 % de l’émission initiale sera toujours dans l’atmosphère et à 10 000 ans, 10 % (Joos *et al.*, 2013; Ciais *et al.*, 2014 et figure 1.6).

La concentration en CH₄ dans l’atmosphère est estimée à 350 ppb¹¹ il y a 18 000 ans environ lors de la dernière glaciation et à 720 ppb en 1750. En 2011 elle est estimée à 1800 ppb (Ciais *et al.*, 2014). À l’inverse du CO₂ sa durée de vie dans l’atmosphère est limitée : moins de 10 ans (Lelieveld *et al.*, 1998; Prather *et al.*, 2012). Cependant son potentiel de réchauffement global¹² (PRG) est important notamment à court terme, 72 à 20 ans. À plus long terme son effet relativement au CO₂ diminue et atteint 25 à l’horizon 100 ans. Les zones humides sont la première source naturelle de CH₄ atmosphérique avec un flux à l’échelle globale estimé entre 145 et 285 Tg an⁻¹ (Lelieveld *et al.*, 1998; Wuebbles et Hayhoe, 2002; Ciais *et al.*, 2014). Les tourbières de l’hémisphère nord émettent environ 46 Tg an⁻¹ (Gorham, 1991).

8. $CO_2 + CO_3^{2-} + H_2O \rightleftharpoons 2HCO_3^-$

9. $CO_2 + CaCO_3 + H_2O \rightarrow Ca^{2+} + 2HCO_3^-$

10. $CO_2 + CaSiO_3 \rightarrow CaCO_3 + SiO_2$

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

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

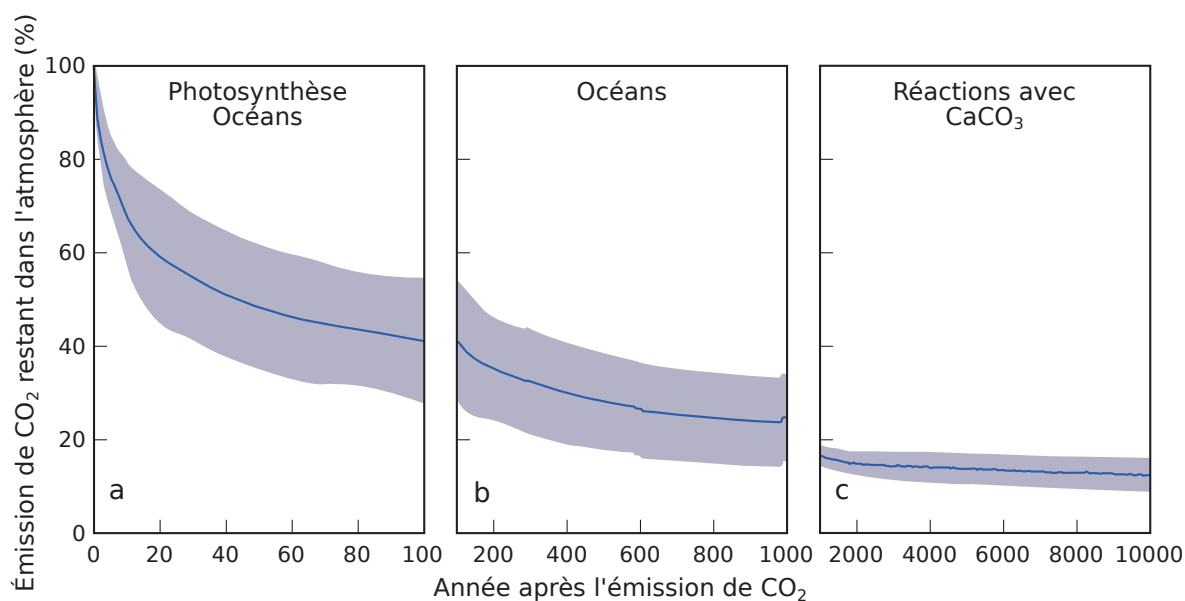
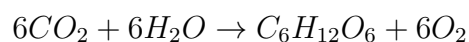


FIGURE 1.6 – Décroissance de la proportion de CO_2 de l'atmosphère suite à une émission idéalisée de 100 PgC. les graphes (a) et (b) sont une moyenne de modèles (Joos *et al.*, 2013), le graphe (c) est une moyenne d'autres modèles (Archer *et al.*, 2009). Modifié d'après (Ciais *et al.*, 2014).

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

De l'atmosphère à l'écosystème

Le transfert du carbone de l'atmosphère à la tourbe se fait par le processus de photosynthèse, où le CO_2 est assimilé dans la matière organique¹³. Principalement par les végétaux vasculaires et les mousses, et éventuellement, bien que dans de moindres proportions, par des algues, des lichens ou des bactéries photosynthétiques (Girard *et al.*, 2011). On peut écrire la réaction de photosynthèse de la façon suivante :



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

13. Il existe d'autres voies métaboliques permettant la capture du CO_2 de l'atmosphère. Par exemple les micro-organismes chemolithotrophes sont capables d'assimiler le CO_2 en utilisant l'énergie issue de l'oxydation de composés inorganiques, ce que l'on appelle la chimiosynthèse, mais leur importance est négligeable.

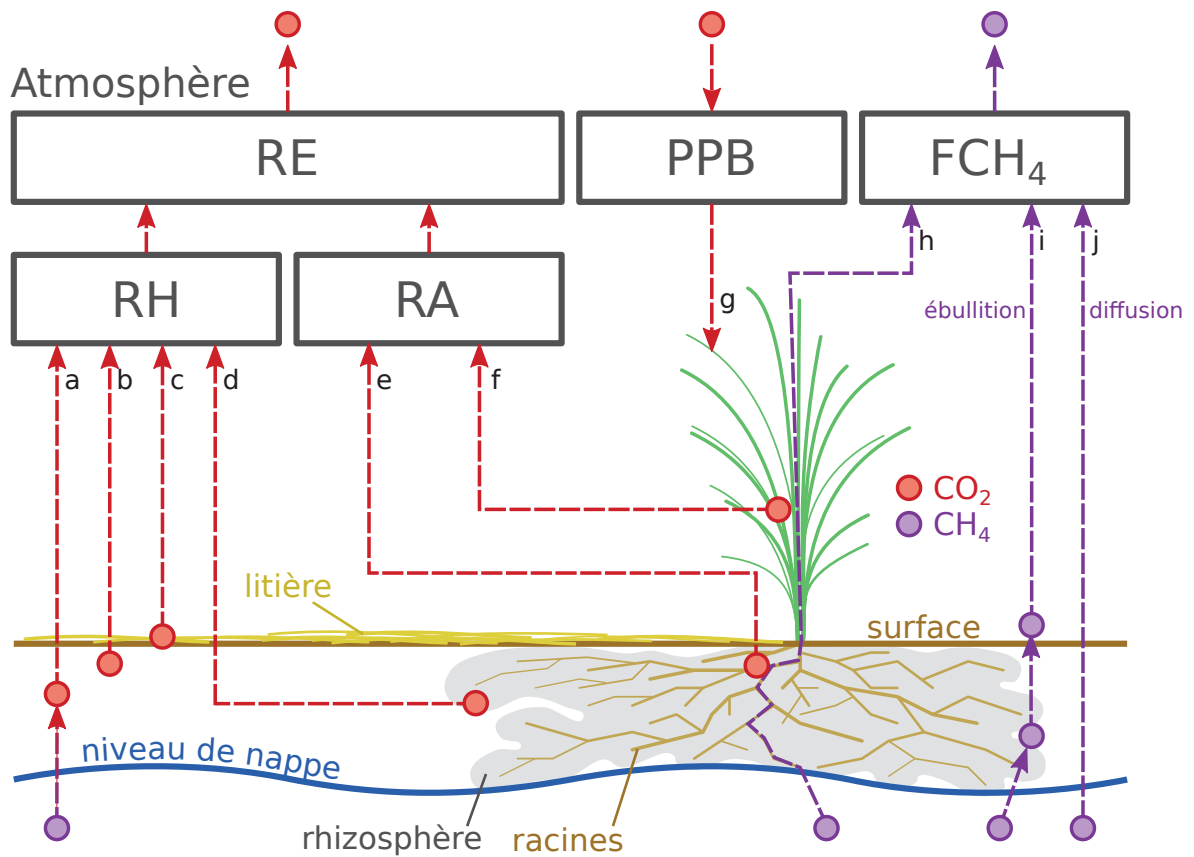


FIGURE 1.7 – Schéma des flux de carbone entre une tourbière et l'atmosphère, avec RE la respiration de l'écosystème, PPB, la production primaire brute, FCH₄ le flux de CH₄. Les sources de la respiration hétérotrophe (RH) sont l'oxydation du CH₄ (a), la respiration des organismes (b et c) et la respiration hétérotrophe liée à la rhizosphère (d). La respiration autotrophe (RA) comprend la respiration des parties souterraines (e) et aériennes (f) et l'assimilation de carbone se fait par photosynthèse (g). Enfin le CH₄ peut être transporté via l'aérenchyme des plantes (h), via ébullition (i) ou diffusion (j). Les paramètres mesurés lors de ce travail sont la RE, l'ENE (qui est la différence entre PPB et RE), et FCH₄.

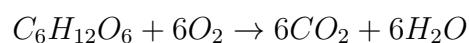
PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (PPB) :

Quantité de carbone extraite de l'atmosphère (principalement sous forme de CO₂ via la photosynthèse). Ce carbone est en partie respiré et en partie transformé en matières organiques.

Les tourbières sont des écosystèmes dont la production primaire est estimée à environ 500 gC m⁻² ; la production de la strate muscinale pouvant atteindre 80 % (Francez, 2000). La production primaire des tourbières n'est pas élevée. C'est la faible décomposition des matières organiques qui permet aux tourbières de stocker du carbone. Du fait de la production élevée de CH₄ dans les tourbières, il n'y a pas de flux significatif direct de CH₄ de l'atmosphère vers cet écosystème. 90 % du CH₄ présent dans l'atmosphère est oxydé lors de réactions avec des radicaux hydroxyles ayant lieu majoritairement dans la troposphère.

De l'écosystème à l'atmosphère

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



Ce gaz est produit principalement par la respiration aérobie et minoritairement par les respirations anaérobies, par fermentations (e.g. du glucose, de l'acétate), ou encore par oxydation du CH₄ (Lai, 2009). Les principales sources d'émissions du CO₂ sont représentées dans la figure 1.7. À l'échelle macroscopique la respiration est séparée en deux. D'un côté la respiration végétale (des feuilles, des tiges, des racines) que l'on appelle la **respiration autotrophe**. De l'autre, rassemblé sous le terme de **respiration hétérotrophe**, la respiration du sol, liée à l'excrétion d'exsudats par les racines, la décomposition des litières et des matières organiques par les micro-organismes et

l'oxydation du CH_4 par les organismes méthanotrophes.

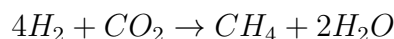
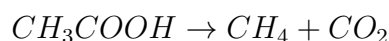
L'ensemble de ces respirations est défini comme :

RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME (RE) :

Quantité de carbone émis sous forme de CO_2 par l'écosystème tourbeux dans l'atmosphère. Elle englobe la respiration autotrophe et hétérotrophe en incluant ses composantes aériennes et souterraines. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

On distingue la respiration de l'écosystème de celle du sol en définissant la respiration du sol (RS) comme l'ensemble des respirations de la colonne de sol, à l'exclusion de la partie aérienne (Luo et Zhou, 2006a). Cependant, dans la littérature la respiration du sol peut parfois être assimilée à la respiration de l'écosystème (RE) (Raich et Schlesinger, 1992). Les études discriminant RS et RE montrent ainsi que dans des sols tourbeux, RS compte pour plus de 60 % de RE (Lohila *et al.*, 2003). La production de CO_2 est donc un signal multi-sources intégré sur l'ensemble de la colonne de tourbe. Le transport du CO_2 produit se fait par diffusion suivant le gradient de concentration, fort dans le sol et plus faible dans l'atmosphère et par convection (gradient de température). C'est cette multitude de processus qui rend l'analyse des variations spatio-temporelles de ce flux difficile. En effet chacun des processus de respiration n'a pas la même sensibilité vis à vis de facteurs environnementaux.

Conséquence du niveau de nappe élevé des tourbières, le développement d'une zone anoxique importante dans la colonne de sol favorise la production de CH_4 . Il est produit par des *Archaea* méthanogènes, des organismes anaérobies vivants sous le niveau de la nappe (Garcia *et al.*, 2000). En moyenne les flux de CH_4 mesurés dans les tourbières s'étendent de 0 à plus de $0,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, avec généralement des flux compris entre $0,0048$ et $0,077 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Blodau, 2002). Le CH_4 est principalement produit à partir d'acétate (CH_3COOH) ou de hydrogène (H_2) + CO_2 , ces deux composés étant dérivés de la décomposition préalable de matières organiques (Lai, 2009).



Le CH_4 produit est transporté dans l'atmosphère par diffusion, convection ou ébullition (essentiellement à travers certaines plantes) (Joabsson *et al.*, 1999; Colmer, 2003). Pendant son transport, le CH_4 peut être oxydé par des organismes méthanotrophes. Cette transformation produit tour à tour différents composés (méthanol, formaldéhyde, formate) aboutissant à la production de CO_2 (Whalen et Peirce, 2005).



On définit le flux net de CH_4 comme :

FLUX NET DE CH_4 (F_{CH_4}) :

Quantité de carbone émise sous forme de CH_4 par l'écosystème dans l'atmosphère, suite au bilan des processus le produisant et le dégradant. Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

Au final, on peut noter que si le flux de carbone de l'atmosphère à l'écosystème a pour source quasiment unique la réaction de photosynthèse des plantes, le flux de carbone de l'écosystème vers l'atmosphère est multi-sources avec un nombre important de réactions de respirations et de fermentations. La variabilité du premier flux résulte majoritairement de la nature et la structure des communautés végétales et de leurs sensibilités aux conditions environnementales. Celle du second flux est multiple et est liée à la diversité des réactions permettant la dégradation des matières organiques et des communautés végétales ou microbiennes impliquées, de leur sensibilité aux conditions environnementales.

1.2.2 Les facteurs majeurs contrôlant les flux de GES

Dans cette partie seront décrits les facteurs qui contrôlent les flux de carbone en commençant à une échelle relativement fine pour atteindre celle de l'écosystème qui

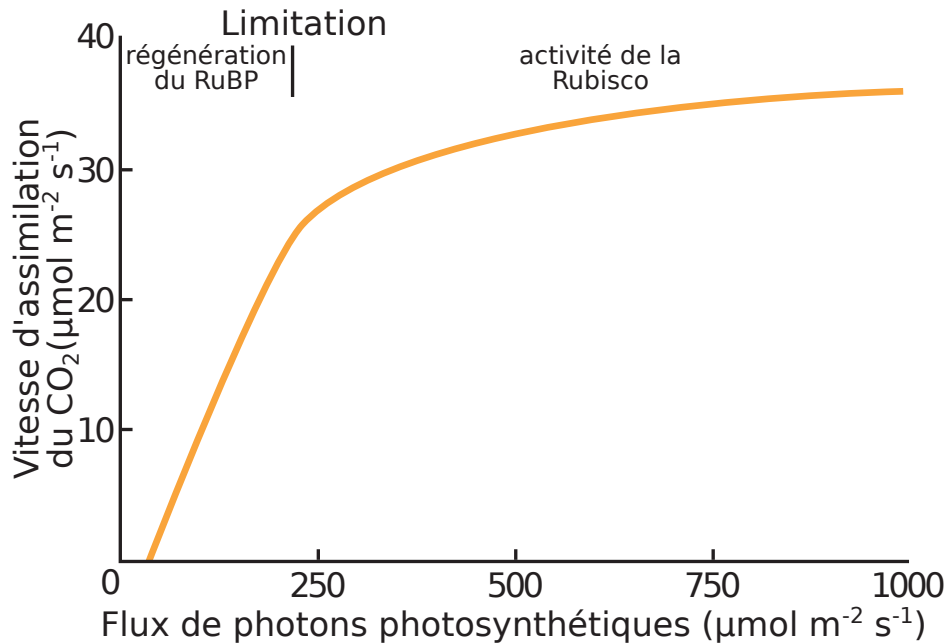


FIGURE 1.8 – Réponse idéalisée des vitesses d'assimilation du CO₂ en fonction flux de photons photosynthétiques. Sur la première partie de la courbe (partie linéaire) la vitesse d'assimilation du CO₂ est contrôlée par la vitesse de régénération du RuBP (Ribulose-1,5-bisphosphate) tandis que sur la seconde partie c'est l'activité d'une enzyme, la Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase) qui la contrôle. Modifié d'après Long et Hällgren (1993)

nous intéresse plus particulièrement.

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

Facteurs contrôlant la photosynthèse

À l'échelle des espèces végétales, la quantité de carbone assimilable par la photosynthèse est fonction de la quantité de lumière reçue (Long et Hällgren, 1993). La quantité

de carbone assimilée augmente d'abord de façon linéaire avec le rayonnement, avant d'être limitée par l'activité d'une enzyme, la Rubisco¹⁴, nécessaire à la fixation du CO₂ (Figure 1.8). Les limitations de l'assimilation, que ce soit la pente initiale de la partie linéaire, ou l'assimilation maximale, varient de façon importante en fonction de l'espèce végétale considérée (Wullschleger, 1993). La régénération de la Rubisco, qui limite la photosynthèse, est contrainte par la capacité de transport des électrons. La vitesse de ce transport est fonction de la température et est traditionnellement décrite par une équation d'arrhenius modifiée, relativement complexe, ou par une équation simplifiée (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004). À cette échelle, le niveau de l'eau va également influencer le développement de la végétation en facilitant plus ou moins leur accès à l'eau. Wagner et Titus (1984) montrent par exemple que deux espèces de sphaignes ont des tolérances différentes à la dessiccation : l'espèce vivant dans les gouilles est plus résistante que celle vivant sur les buttes. Dans des conditions expérimentales différentes, lors de re-végétalisation de deux tourbières, Robroek *et al.* (2009) montrent que différentes espèces de sphaignes se développent de façon optimale à différents niveaux de nappe selon leurs affinités. Cette variabilité entre espèces d'une même famille est elle même mise en évidence par leur variabilité en terme de productivité primaire (Figure 1.9). La productivité primaire varie également entre différentes communautés végétales : les bryophytes n'ont pas la même productivité primaire que les graminées ou que les arbustes (Moore *et al.*, 2002 dans Rydin et Jeglum, 2013c).

Le niveau de la nappe d'eau et les propriétés physiques du sol contraignent également la teneur en eau du sol et la hauteur de la frange capillaire. Cette dernière atteint généralement la surface du sol tant que le niveau de la nappe d'eau ne descend pas en dessous de 30 à 40 cm de profondeur (Laiho, 2006). La hauteur du niveau d'eau va influencer le développement des différentes communautés végétales. Un niveau d'eau élevé peut diminuer l'accès de la végétation vasculaire à l'oxygène par leurs racines alors qu'il sera propice au développement de sphaignes. À l'inverse un niveau d'eau bas peut faciliter le développement de certains végétaux vasculaires au détriment des

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

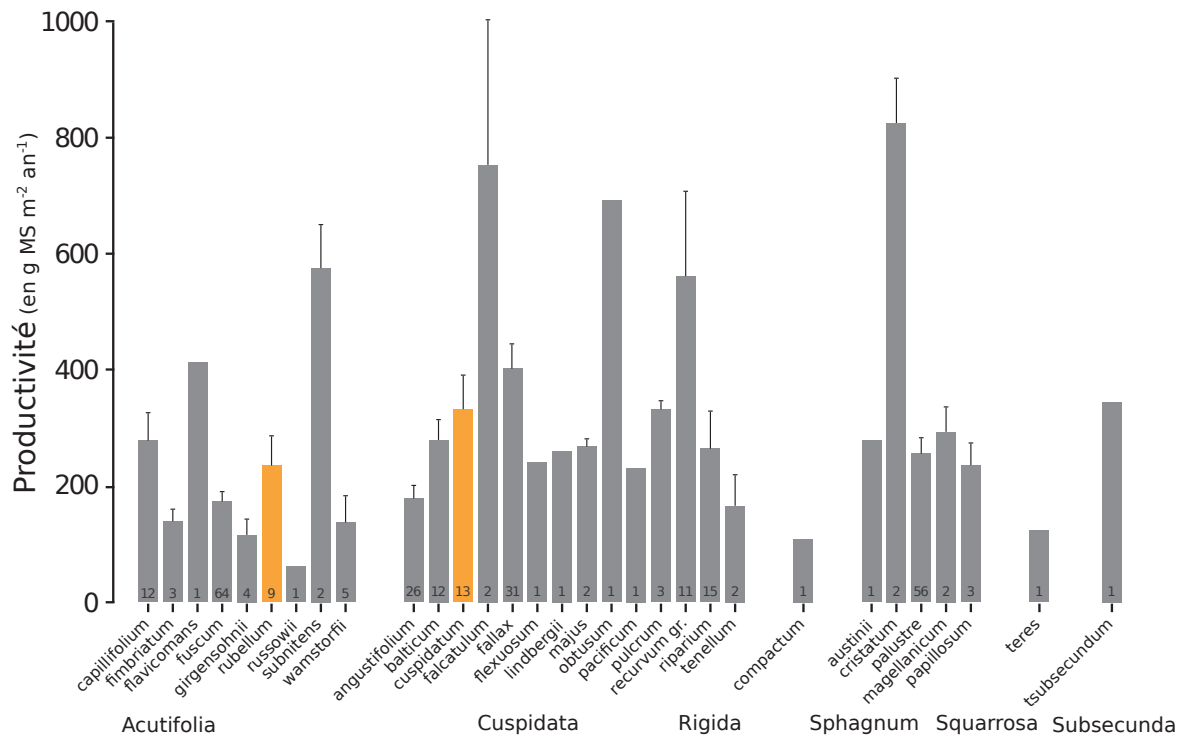


FIGURE 1.9 – Productivité moyenne des espèces de sphaignes en grammes de matières sèches par mètre carré et par année. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Le nombre d'observations est indiqué par les nombres à l'intérieur des barres. Les espèces en orange sont celles rencontrées sur le site d'étude. Modifié d'après [Gunnarsson \(2005\)](#)

bryophytes. Cette compétition entre espèces végétales peut déterminer l'évolution à long terme des communautés et impacter la PPB. [Gornall *et al.* \(2011\)](#) montrent que les effets des bryophytes sur le développement des plantes vasculaires sont en partie positifs et en partie négatifs ; les effets négatifs étant de plus en plus prépondérants quand l'épaisseur de la strate muscinale augmente. La composition des communautés végétales va donc avoir un effet sur le potentiel photosynthétique de l'écosystème. Ce potentiel 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 dans son ensemble la température, la végétation et le niveau de l'eau co-varient, ce qui rend la discrimination de leurs effets respectifs difficile. L'effet d'une variation de température peut, selon l'échelle de temps considérée, influencer le niveau de nappe et la végétation. Dans l'optique de discriminer l'effet de chacun de ces facteurs, [Munir *et al.* \(2015\)](#) isolent l'effet de la température en utili-

sant des OTC¹⁵ (*Open Top Chamber*). Ils montrent que le réchauffement par les OTC augmente la PPB. Néanmoins la majorité des études réalisées sur le terrain montrent les effets de variation de la température et du niveau de la nappe simultanément. Cai *et al.* (2010) ont par exemple montré que les conditions plus chaudes et sèches d’une année augmentaient la PPB. Cependant l’effet du niveau de la nappe d’eau peut varier selon le contexte : dans une étude sur les effets à long terme d’une variation du niveau de la nappe, Ballantyne *et al.* (2014) montrent qu’une baisse du niveau de la nappe entraîne une augmentation de la PPB en facilitant l’accès des plantes vasculaires à l’oxygène et aux nutriments. Paradoxalement, un rehaussement du niveau de la nappe d’eau suite à un stress hydrique prolongé conduit également à une augmentation de la PPB (Strack et Zuback, 2013). Pour un gradient croissant de niveaux de nappe d’eau dans un haut-marais, Weltzin *et al.* (2000) montrent une diminution de la productivité des arbustes, tandis que celle des graminées n’est pas affectée. À l’inverse, pour un gradient similaire dans un bas-marais, la productivité des arbustes n’est pas affectée tandis que celle des graminées augmente. Des résultats similaires sont également relevés pour des graminées soumises à un réchauffement simulé. La productivité des graminées diminue dans le haut-marais et augmente dans le bas-marais (Weltzin *et al.*, 2000). Les effets du niveau de la nappe d’eau peuvent donc être variables selon les communautés végétales et le contexte (l’écosystème, le niveau initial) dans lequel elles se trouvent.

Facteurs contrôlant la RE

La respiration est limitée par la quantité de substrat (organique labile) et l’accès à l’oxygène. La qualité du substrat (la facilité qu’il aura à être dégradé) détermine ainsi la vitesse de respiration : Moins les substrats sont dégradables plus leur utilisation est lente et plus ils s’accumulent. Inversement, plus les substrats sont facilement dégradable plus leur utilisation est rapide (respiration potentiellement élevée) Cependant ces derniers, rapidement utilisés et épuisés peuvent constituer un facteur limitant de la respiration. Les sucres, par exemple, peuvent devenir un facteur limitant (Gornall

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

et al., 2011). Les tourbières, du fait de la quantité de matières organiques qu'elles contiennent, constituent un vaste réservoir de substrat organique. Réservoir de plus en plus difficile à dégrader avec la profondeur car contenant de plus en plus de matière récalcitrante à la dégradation.

À l'échelle de l'écosystème de nombreuses études ont mis en évidence une corrélation positive entre la respiration et la température (Singh et Gupta, 1977; Raich et Schlesinger, 1992; Luo et Zhou, 2006c). Cependant la diversité cumulée des processus, des communautés et des conditions environnementales qui influencent la respiration, font qu'aucune équation ne fait réellement consensus. Cependant la majorité de ces études décrivent une augmentation exponentielle de la respiration avec la température. Ainsi dans les tourbières, des observations *in-situ* ont montré que dans des conditions plus chaudes, mais également plus sèches (ces deux conditions sont difficilement séparables sur le terrain) la RE a tendance à augmenter (Aurela *et al.*, 2007; Cai *et al.*, 2010; Ward *et al.*, 2013). D'autres observations sur des mésocosmes¹⁶ de tourbe ont également montré une relation positive entre les variations de RE et celle de la température (Updegraff *et al.*, 2001; Weedon *et al.*, 2013).

Le niveau de la nappe d'eau conditionne l'accès des micro-organismes à l'oxygène, et de ce fait joue un rôle important : un niveau d'eau qui diminue se traduit généralement par une hausse de la RE que ce soit à long terme (Strack *et al.*, 2006; Ballantyne *et al.*, 2014) ou à plus court terme (Aerts et Ludwig, 1997).

De façon plus indirecte, le type de végétation influence la vitesse de décomposition des litières (Hobbie, 1996; Liu *et al.*, 2000; Gogo *et al.*, 2015). La végétation peut également stimuler la respiration des micro-organismes présents dans la rhizosphère¹⁷ via la libération d'exsudats racinaires (Moore *et al.*, 2002).

Facteurs contrôlant l'ENE

À l'échelle de l'écosystème le bilan des flux de CO₂ gazeux est appelé l'échange net de l'écosystème

16. carotte de grande taille non remaniée

17. Zone du sol impactée par les racines

L'ÉCHANGE NET DE L'ÉCOSYSTÈME (ENE) :

Bilan de la quantité de CO₂ émise ou captée par l'écosystème. C'est la différence entre la Production Primaire Brute et la Respiration de l'Écosystème ($ENE = PPB - RE$). Ce flux est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps.

Ce terme correspond, au référentiel près, au *Net Ecosystem Exchange* anglais, qui prend l'atmosphère comme référence¹⁸ ($ENE = -NEE$) (Chapin *et al.*, 2006).

Les facteurs contrôlant l'ENE sont donc les mêmes que ceux qui contrôlent la PPB et la RE. Cependant l'effet d'un même facteur de contrôle peut être différent vis à vis de PPB et de RE selon le contexte environnemental, que ce soit par rapport à la nature de l'effet ou son importance. Ainsi une variation de l'ENE peut être contrôlée majoritairement soit par la PPB, soit par la RE, soit par les deux. Par exemple, une baisse du niveau de la nappe est souvent liée dans la littérature à une baisse de l'ENE (Aurela *et al.*, 2007; Peichl *et al.*, 2014). D'autres études ont montré que cette baisse de l'ENE est due à une augmentation de la respiration (Alm *et al.*, 1999; Ise *et al.*, 2008). D'autres l'attribuent à une diminution de la photosynthèse (Sonntag *et al.*, 2010; Peichl *et al.*, 2014). La baisse de l'ENE peut résulter d'une augmentation de la respiration et de diminution de la photosynthèse (Strack et Zuback, 2013). Lund *et al.* (2012) montrent également que dans un même site, une baisse du niveau de la nappe deux années différentes entraînera une baisse de l'ENE dans les deux cas, mais que dans l'un des cas cette baisse est contrôlée par une augmentation de la respiration et que dans l'autre elle est contrôlée par une diminution de la photosynthèse. Enfin une étude de Ballantyne *et al.* (2014) ne montre pas d'effet d'une baisse du niveau de la nappe sur l'ENE, car l'augmentation de la respiration est compensée par une augmentation de la photosynthèse. La réponse des flux de CO₂ vis-à-vis d'une variation du niveau de la nappe d'eau n'est donc pas triviale.

18. Attention certains auteurs utilisent une autre convention

Le CH₄

La production du CH₄, par des *Archaea* méthanogènes principalement à partir de dihydrogène et d'acétate, est contrôlée par la **disponibilité** de ces **substrats** (Segers, 1998). L'ajout de substrats (acétate, glucose, éthanol) pour les méthanogènes tend à augmenter les émissions de CH₄ (Coles et Yavitt, 2002). Le **niveau de la nappe d'eau** associé à l'anoxie, est un autre facteur influençant les flux de CH₄. Généralement, plus le niveau d'eau est élevé, plus la zone potentielle de production du CH₄ est importante et plus les émissions sont fortes (Pelletier *et al.*, 2007). Par contre, une augmentation du niveau de la nappe au dessus de la surface du sol peut conduire à une diminution des émissions de CH₄ (Bubier, 1995). Pelletier *et al.* (2007) montrent également que les flux sont plus importants lorsque le CH₄ est mesuré dans des zones avec **végétation**, et plus particulièrement des carex et des linaigrettes (Gogo *et al.*, 2011). Ce lien avec la végétation est la conséquence d'une adaptation de certaines espèces aux conditions de saturation en eau qui peuvent faciliter l'échange de gaz entre l'écosystème et l'atmosphère grâce à un espace intercellulaire agrandi, l'Aérenchyme (Rydin et Jeglum, 2013e). Enfin la **température** joue généralement un rôle important en augmentant la vitesse de production du CH₄. La sensibilité à la température de la production de CH₄ varie selon le processus considéré et la communauté de méthanogènes associés (Segers, 1998). La température peut également faciliter le transport du CH₄ par ébullition et/ou via la végétation (Lai, 2009).

Pour résumer, à l'échelle de l'écosystème un même facteur peut influencer ces différents flux, mais de différentes façons. Parmi ces facteurs, l'effet du niveau de la nappe d'eau sur les flux de CO₂ et de CH₄ reste difficile à prédire. Ce facteur contrôle l'amplitude des zones oxiques et anoxiques de la colonne de sol et donc la proportion de CO₂ et de CH₄ produite. Il influence également la végétation, que ce soit à court terme (stress hydrique), ou à long terme (changement de communautés végétales). L'effet d'une hausse du niveau de la nappe d'eau peut varier selon le niveau d'eau initial mais également la végétation présente sur le site. Pour un même niveau moyen, plus la variation du niveau est importante plus les flux seront forts. Des effets de chasse

ont également été observés après simulation d'événements pluvieux (Strack et Price, 2009). La question du niveau de la nappe est donc primordiale et sera explorée dans le chapitre 4.

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

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

Par convention, dans ce document les flux (RE , PPB et F_{CH_4}) sont exprimés en valeur absolue afin de faciliter l'étude de leurs variations. Les bilans sont établis en prenant l'écosystème comme référence, le carbone entrant dans l'écosystème (PPB) est représenté positivement et le carbone sortant (RE , F_{CH_4}) négativement.

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

Bilan de carbone passé

L'approche permettant de calculer le bilan de carbone passé d'une tourbière consiste à estimer dans l'archive tourbeuse des vitesses d'accumulation de la tourbe en datant des colonnes de tourbe et en mesurant la quantité de carbone qu'elles contiennent. Cette méthode, appelée LORCA¹⁹, permet d'évaluer la fonction puits sur des temps longs (derniers millénaires) de la comparer à l'actuelle et de relier d'éventuels changements dans les vitesses d'accumulation à des facteurs environnementaux. Cette approche conduit généralement à des vitesses d'accumulation comprises entre 10 et 30

19. Acronyme anglais pour vitesse apparente d'accumulation du carbone à long terme (*L*ong-term *a*pparent *R*ate of *C*arbon *A*ccumulation)

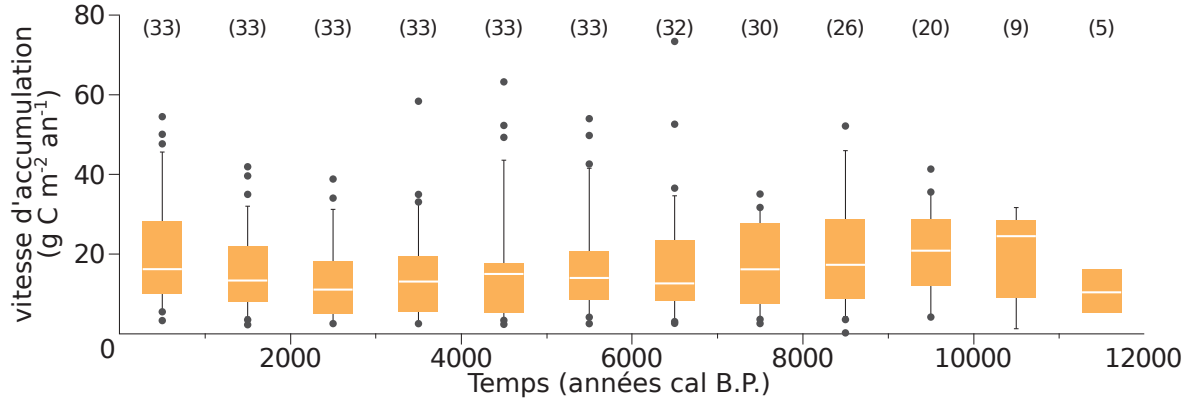


FIGURE 1.10 – Vitesse apparente d’accumulation du carbone à long terme durant l’Holocène. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mesures. Modifié d’après Yu *et al.* (2009)

$\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ (Figure 1.10). Ces valeurs, exprimées dans la même unité que les bilans de carbone contemporains, doivent être comparées avec précaution à ces derniers. En effet elles comprennent, à l’inverse des bilans contemporains, des milliers d’années de décomposition du carbone en profondeur, et ont donc des vitesses d’accumulation sous-estimées relativement à ces bilans (Yu *et al.*, 2009). Selon l’échelle temporelle considérée, peut-être serait-il plus judicieux de dire que les bilans contemporains sont sur-estimés.

Bilans de carbone contemporains

La seconde approche pour estimer le bilan de carbone d’écosystèmes est d’en estimer les flux actuels de carbone entrants et sortants. Rappelons que les flux principaux dans le bilan de carbone d’une tourbière sont la PPB, la RE et le flux de CH_4 . Cependant d’autres flux existent, notamment le flux de carbone organique dissout (COD), de carbone organique particulaire (COP), de carbone inorganique dissout (CID), de Composés Organiques Volatiles (COV), et de monoxyde de carbone (CO) (Chapin *et al.*, 2006). Ils sont considérés comme négligeables, à l’exception du COD (Worrall *et al.*, 2009). On définit ainsi le Bilan de Carbone Net de l’Écosystème (BCNE) comme :

$$BCNE \simeq \overbrace{PPB - RE}^{ENE} - F_{CH_4} - F_{COD} \quad (1.1)$$

Avec :

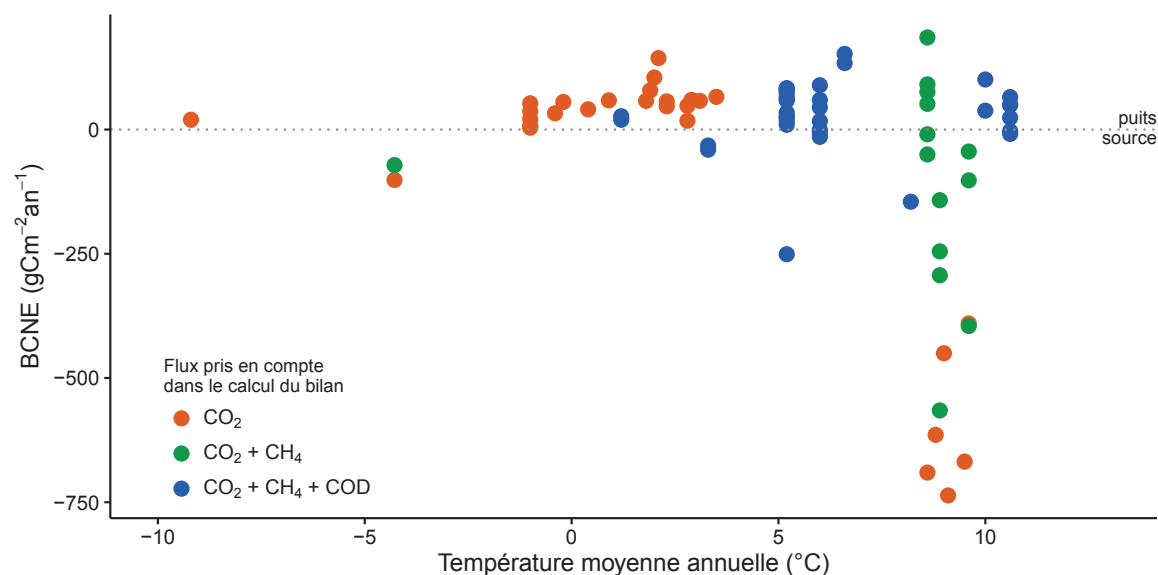


FIGURE 1.11 – Bilan de C dans différentes tourbières (en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$), en fonction de la température moyenne annuelle dans la littérature. Les données et références utilisées pour réaliser ce graphe sont détaillées dans l'annexe A. La ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant du carbone (au dessus) de ceux libérant du carbone (en dessous).

- ENE : Échange Net de l'Écosystème
- PPB : Production Primaire Brute
- RE : Respiration de l'Écosystème
- F_{CH_4} : Flux de Méthane
- F_{COD} : Flux de Carbone Organique Dissout

Dans les tourbières, les flux de CO_2 sont généralement les plus importants puis les flux de CH_4 et/ou de COD et enfin les flux de COP (Worrall *et al.*, 2009; Koehler *et al.*, 2011). Majoritairement réalisés dans les tourbières de haut-marais, les bilans de carbone rencontrés dans la littérature sont généralement compris entre 100 et $-750 \text{ gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ (Figure 1.11). Peu de bilans de carbone ont été faits dans les tourbières en dessous de 50° de latitude en Europe (le nord de la France approximativement). Le comportement de ces tourbières les plus au sud reste peu connu par rapport à celles situées à des latitudes plus hautes ou dans des climats plus froids.

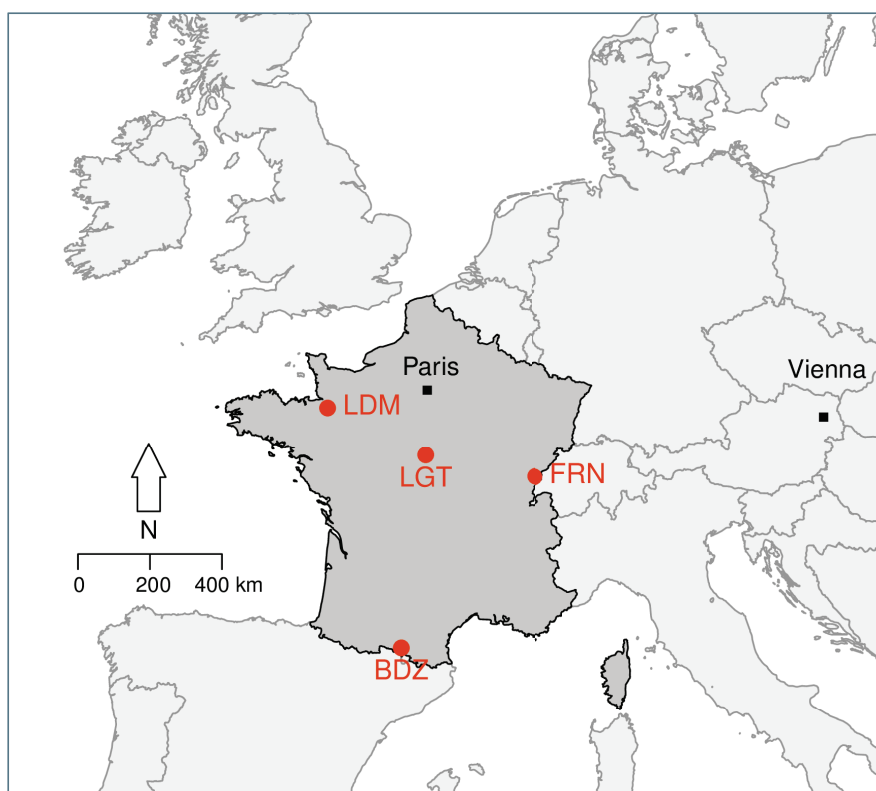
CHAPITRE 2

SITES D'ÉTUDES ET MÉTHODOLOGIES EMPLOYÉES

2.1	Présentation de la tourbière de La Guette	38
2.2	Autres sites du service national d'observation	43
2.3	Mesures de flux de gaz	44
2.3.1	Présentation des méthodologies principales	44
2.3.2	Les mesures de CO ₂	45
2.3.3	Les mesures de CH ₄	48
2.3.4	Le calcul des flux	50
2.4	Variables environnementales mesurées	50
2.4.1	Acquisitions automatisées	51
2.4.2	Acquisitions manuelles	51

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 observer sur le long terme les flux de GES et le bilan de carbone (gazeux, dissout et particulaire) dans des tourbières tempérées notamment vis-à-vis des changements globaux (<http://www.sno-tourbieres.cnrs.fr/>).



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

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

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 départemental du Cher, et également Zone Naturelle d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) et il est intégré au site Natura 2000 « Sologne ». La tourbière 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 est de 80 cm avec des maximums locaux atteignant 180 cm. La tourbière de La Guette est probablement topogène, formée par l'accumulation d'eau de pluie dans une cuvette imperméabilisée par une couche d'argile issue d'alluvions de la rivière du même nom (La Guette). Les précipitations annuelles moyennes sur le site sont de 880 mm et la température moyenne annuelle de 11 °C (Gogo *et al.*, 2011). L'eau du site a une conductivité généralement inférieure à 80 $\mu\text{S m}^{-2}$ et un pH compris entre 4 et 5. Ces caractéristiques classent la tourbière parmi les tourbières minérotrophes pauvres en nutriments (*poor fen*). En collaboration avec le laboratoire de mesure du carbone 14 de Saclay, des datations effectuées sur le site permettent de dire que les premiers dépôts tourbeux datent au moins de 4000 ans BP.

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

Ces perturbations, ou au moins une partie d'entre elles, ont probablement favorisé l'envahissement du site par une végétation vasculaire, notamment arborée et composée de pins (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula verrucosa* et *pubescens*). Viel *et al.* (2015) ont pu calculer, grâce à l'étude de photos aériennes, la vitesse de fermeture du site entre 1945 et 2010, estimée à 2020 $\text{m}^2 \text{an}^{-1}$ avant l'incendie de 1976 et à 3469 $\text{m}^2 \text{an}^{-1}$ après. La tourbière est également envahie de façon importante par la molinie bleue (*Molinia caerulea*) de la famille des *Poaceae* (Figure 2.3c), leur présence favorisant la dégradation des matières organiques (Gogo *et al.*, 2011). Sont également présentes sur le site un certain nombre d'espèces caractéristiques des tourbières comme les sphaignes, principalement *Sphagnum cuspidatum* et *Sphagnum rubellum*, qui forment des tapis (Photo 2.3a). Des Linaigrettes à feuilles étroites (*Eriophorum angustifolium*), une plante de la famille des *Cyperaceae* caractéristique des marais et

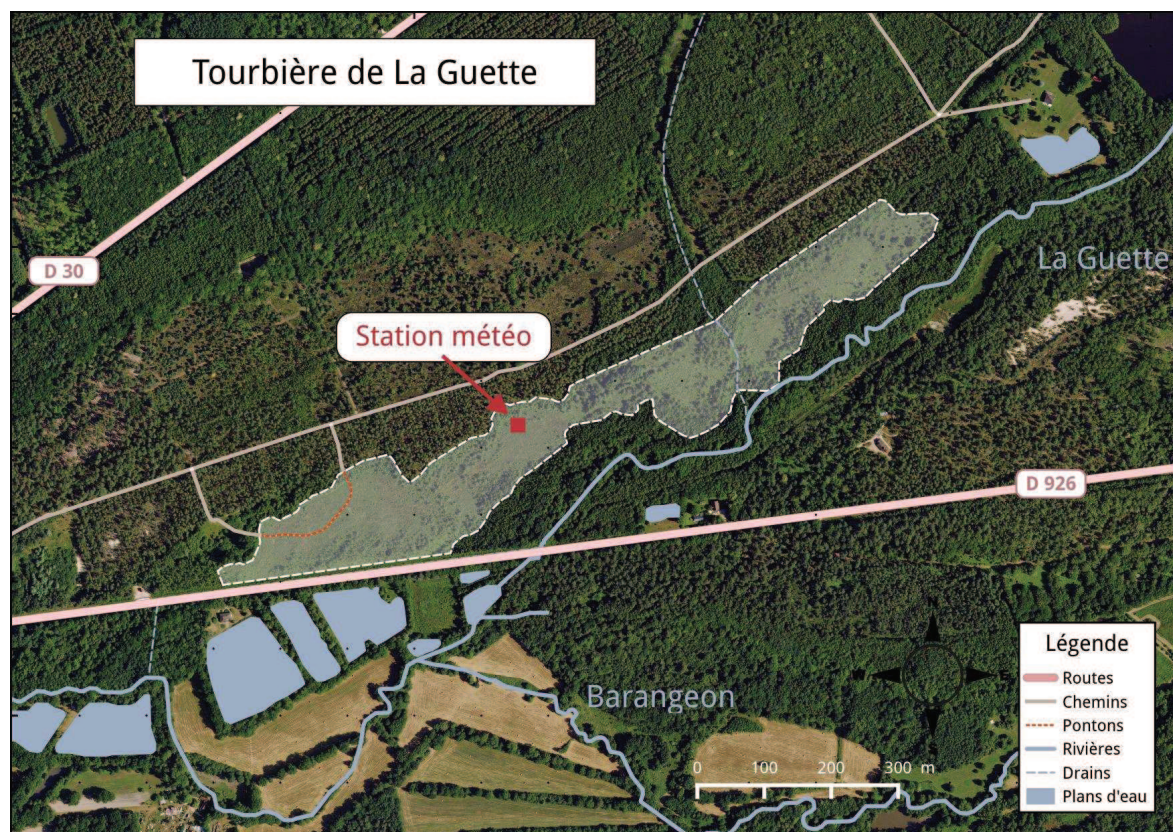


FIGURE 2.2 – Carte de la tourbière de La Guette (orthophotographie : BD ORTHO® – IGN)

des landes tourbeuses sont également visibles sur la tourbière (Rameau *et al.*, 2008). Des bruyères sont également présentes de façon importante sur le site avec notamment *Erica tetralix*, parfois appelée la Bruyère des marais, de la famille des *Ericaceae* (Figure 2.3b). De la même famille est présente sur le site, mais de façon moindre, la Callune (*Calluna vulgaris*). L'ensemble de ces espèces tendent à préférer les milieux riches en matières organiques et pauvres en nutriments (Rameau *et al.*, 2008). D'autres espèces sont présentes sur ce site, notamment *Rhynchospora alba* de la famille des *Cyperaceae*, *Juncus bulbosus* de la famille de *Juncaceae*, et des Droséras, une plante insectivore de la famille des *Droseraceae* (Annexe B, Figure B.1a) .

Le suivi météorologique et hydrologique effectué dans le site depuis 2010 montre que les précipitations sont relativement différentes avec deux années plus sèches que la moyenne avant 2013 et deux années plus humides en 2013 et 2014 (Figure 2.4). On observe également cette dualité vis-à-vis du niveau de la nappe. Avant 2013, les étés sont marqués par des étiages importants avec des baisses du niveau de nappe allant



(a) *Sphagnum* – *Eriophorum angustifolium*



(b) *Erica tetralix* – *Molinia caerulea*



(c) *Molinia caerulea*

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

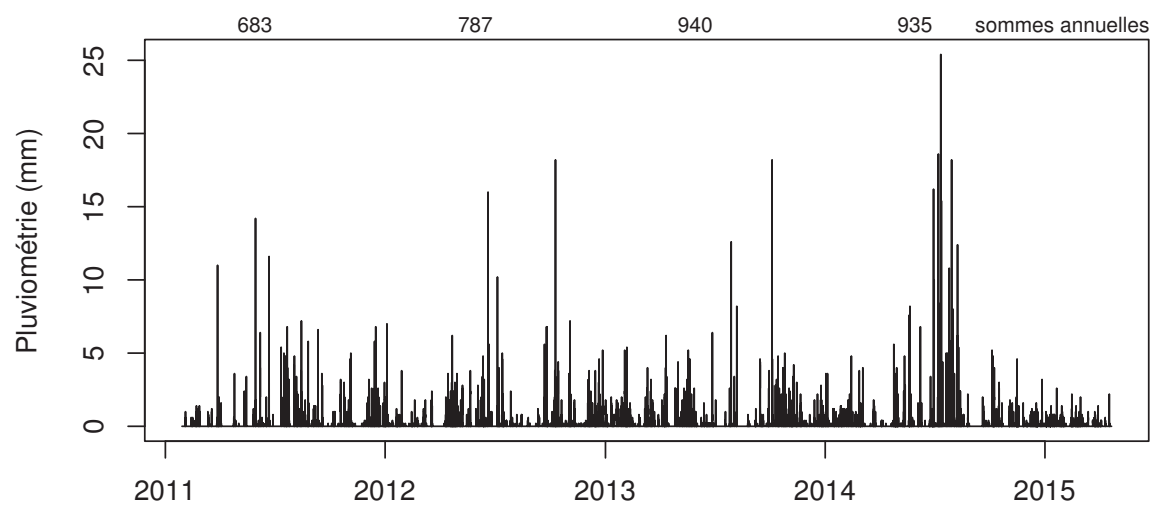


FIGURE 2.4 – Évolution horaire de la pluviométrie, en mm, des années 2011 à 2014

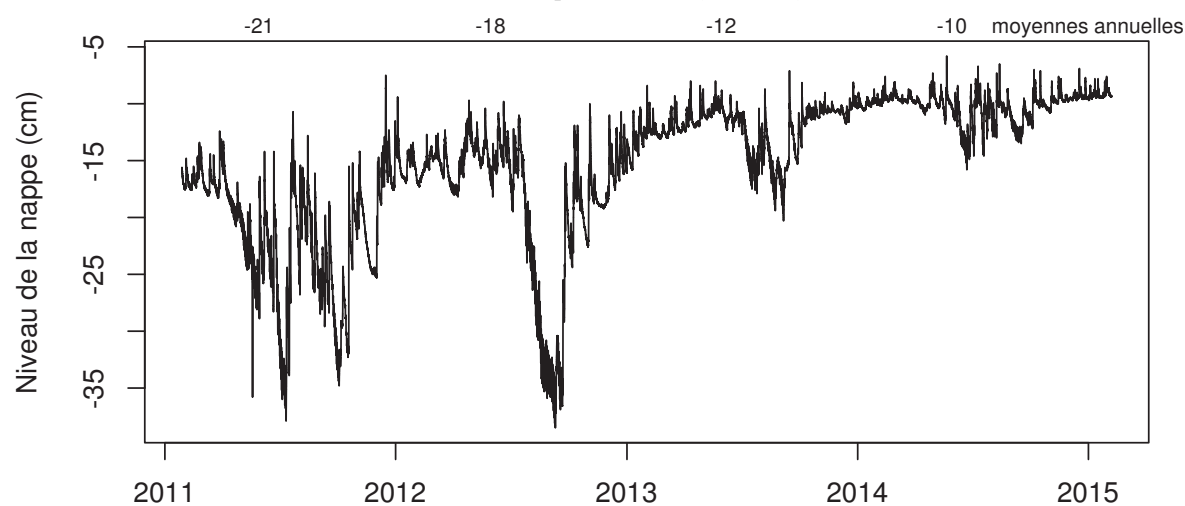


FIGURE 2.5 – Évolution du niveau de la nappe, en cm par rapport à la surface, des années 2011 à 2014

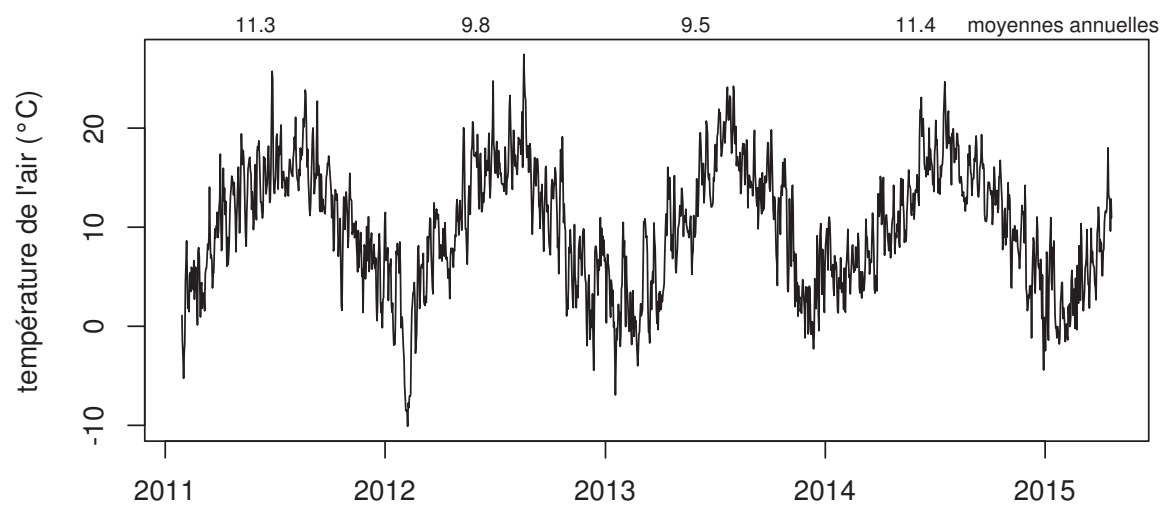


FIGURE 2.6 – Évolution journalière de la température de l'air (en °C) des années 2011 à 2014

jusqu'à -60 cm en 2012 (Figure 2.5). Après 2013, les étiages sont beaucoup moins importants sur le site (Figure 2.6). Les variations inter-annuelles de la température moyenne de l'air semblent moins marquées. L'année 2011 est très proche de 2014 avec une température moyenne supérieure à 11°C . De la même façon, les années 2012 et 2013 sont très proches avec des températures moyennes inférieures à 10°C .

2.2 Autres sites du service national d'observation

Bien que moins étudiés, les autres sites du SNOT, Bernadouze, Frasne et Landemaraïs ont également fait l'objet d'un suivi ponctuel en 2013. La tourbière de Bernadouze de 3,75 ha de surface, est située à 1400 m d'altitude dans les Pyrénées, en Ariège (N $42^{\circ}48'09''$, E $1^{\circ}25'24''$). La tourbière de Frasne est située à 840 m d'altitude dans le Doubs (N $46^{\circ}49'35''$, E $6^{\circ}10'20''$) et s'étend sur une surface de 98 ha (partie active). Enfin, la tourbière de Landemaraïs est située en Ile-et-villaine (N $48^{\circ}26'30''$, E $1^{\circ}10'54''$) à 154 m d'altitude et s'étend sur 23 ha. Les températures annuelles moyennes de ces trois sites sont respectivement de 6, 7,5 et 11°C et les précipitations annuelles de 1700, 1400 et 870 mm.

Au sein du SNOT et à travers les différentes expérimentations et observations réalisées sur les sites, de nombreuses mesures ont été effectuées : des mesures de CO_2 et de CH_4 ainsi que d'un certain nombre de variables explicatives. Les méthodologies utilisées de façon transverse aux différentes expérimentations sont décrites ci-après, celles plus spécifiques le seront dans le chapitre qui les concerne.

2.3 Mesures de flux de gaz

2.3.1 Présentation des méthodologies principales

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

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

Il faut noter que les dénominations anglaises de ces méthodes doivent faire l'objet d'une attention particulière. La dénomination *Closed chamber* par exemple est parfois utilisé pour se référer à l'état ou non d'équilibre, comme défini dans ce document, mais parfois également pour désigner les méthodes de chambres sans système de flux ce qui peut prêter à confusion (Pumpanen *et al.*, 2004). Souvent utilisées, les dénominations

tions *open/closed* et *dynamic/static* sont décrites dans Luo et Zhou (2006d), une autre convention peut être rencontrée : *flow-through/non-flow-through* et *steady state/non-steady state* (Livingston et Hutchinson, 1995).

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

D'autres méthodes 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 plus onéreuses et lourdes à mettre en place mais permettent une acquisition haute fréquence des flux de gaz. Ces méthodes sont complémentaires aux mesures de chambre, car elles 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.

2.3.2 Les mesures de CO₂

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

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

La méthode mise en œuvre est celle de la chambre statique fermée, aucun système de pompe n'est donc utilisé. Ceci permet d'avoir un système de mesure relativement léger, facilement transportable et permettant une mise en œuvre sur l'ensemble du site d'étude. Une mesure se déroule de la façon suivante : la chambre est posée sur l'embase, l'analyseur de CO_2 et la sonde humidité/température sont insérées à l'intérieur. Un ventilateur de faible puissance est également positionné à l'intérieur de la chambre au préalable afin d'homogénéiser l'air. 1 à 3 min de stabilisation sont nécessaires après la pose de la chambre afin d'éviter les effets pouvant y être liés, le plus souvent la perturbation d'un gradient de concentration. L'enregistrement est ensuite lancé. Les données (concentration en CO_2 , température, humidité) sont acquises toutes les 5 s pendant 5 min. La mesure se déroule donc sur une période de temps relativement courte afin de minimiser les perturbations possibles et d'éviter de s'éloigner des conditions naturelles extérieures. Dans ce but, les mesures ont parfois été manuellement raccourcies, 2 à 3 min d'acquisition, si une pente claire se dégageait rapidement, ceci notamment lorsque les conditions météorologiques, chaudes et ensoleillées, laissaient supposer une différence importante vis-à-vis des conditions extérieures. Deux acquisitions de CO_2 sont faites à la suite sur une même embase. La première, avec la chambre transparente nue, permettant l'enregistrement de l'ENE (Figure 2.7-a). La seconde avec la chambre recouverte d'une chaussette de tissu occultant, isolant la chambre de la lumière, permettant d'interrompre la photosynthèse et donc d'enregistrer les respirations (RE) (Figure 2.7-b).

De nombreux écueils peuvent rendre une mesure inexploitable. D'abord le placement de la chambre : cela peut sembler trivial mais positionner la chambre au milieu d'her-

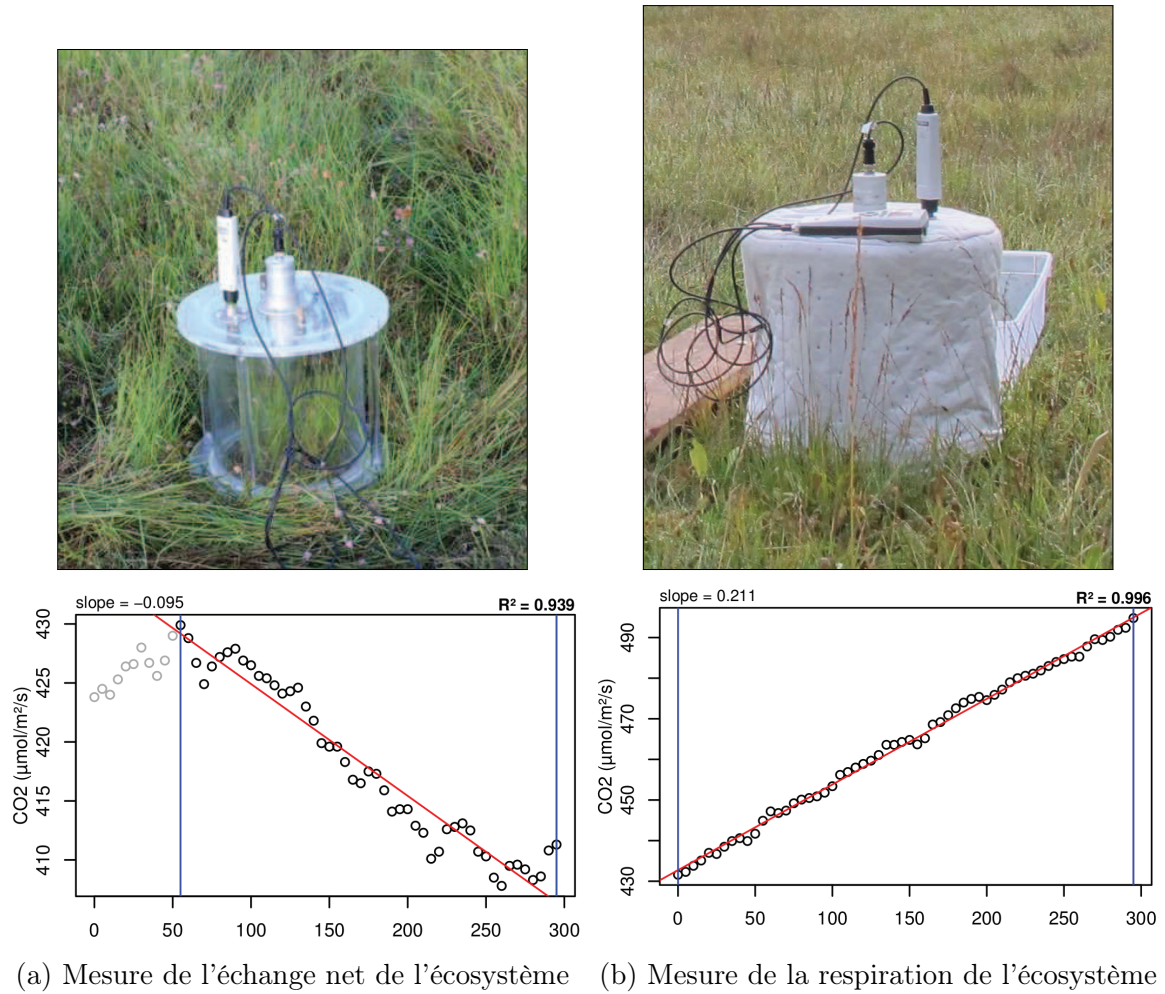


FIGURE 2.7 – Mesures de CO_2 et partitionnement des flux



FIGURE 2.8 – SPIRIT

bacées et de bruyères n'est pas toujours évident. Plus anecdotiquement, des sphaignes gelées recouvrant les bords de l'embase rendent la pose de la chambre difficile voire impossible. Enfin selon l'heure de la journée, des gradients de concentration peuvent être présents et augmenter localement les concentrations de CO_2 de façon importante allant jusqu'à saturer la sonde.

Au vu du volume de données acquises et souhaitant garder l'intérêt de mesures manuelles, à savoir le contrôle humain des flux et des conditions de mesure, j'ai développé un outil de traitement facilitant le contrôle et le calcul des flux. Ceci afin d'éviter de recourir à des seuils arbitraires (typiquement une valeur de R^2) pour le contrôle de la qualité des données, mais également de permettre une reproductibilité et un traçage des modifications effectuées sur les données brutes. Ce travail est présenté dans l'annexe C.

2.3.3 Les mesures de CH_4

Les mesures de CH_4 ont été réalisées avec une chambre aux caractéristiques similaires à celles utilisées pour les mesures de CO_2 à l'exception de l'interface avec l'ana-

lyseur. En effet la taille de ce dernier ne permettait pas de l'insérer directement dans la chambre comme l'analyseur de CO_2 . La méthode de la chambre dynamique fermée a été utilisée pour réaliser ces mesures. Elle diffère donc légèrement de celle utilisée pour le CO_2 puisqu'elle nécessite la mise en oeuvre d'un système de pompe pour transporter le gaz jusqu'à l'analyseur. L'instrument utilisé pour analyser la concentration en CH_4 est le SPIRIT (SPectromètre Infra Rouge In-situ Troposphérique) (Figure 2.8).

Le SPIRIT est un spectromètre infra-rouge développé par le LPC2E. La spectrométrie infra-rouge se base sur la mesure de l'absorption d'un rayonnement infrarouge par des molécules. Les longueurs d'ondes absorbées par une molécule lui sont spécifiques et permettent de la caractériser, de plus l'intensité de cette absorption est fonction de sa concentration (Loi de Beer-Lambert). Cet instrument profite de l'expertise acquise par le laboratoire dans le domaine de la métrologie infra-rouge, notamment avec le développement de son ancêtre le SPIRALE (SPectroscopie Infra Rouge par Absorption de Lasers Embarqués). Plus petit et plus léger (100 kg), le SPIRIT a été développé en différentes versions, en fonction des usages. Il existe actuellement une version sol et une version avion de l'appareil. Les capacités du SPIRIT sont principalement liées à deux éléments. Premièrement l'invention d'une cellule à réflexion multiple par le LPC2E (Robert, 2007), permettant d'adapter facilement la longueur du parcours optique en fonction de la concentration des gaz à mesurer. Deuxièmement l'utilisation de lasers à cascades quantique (QCL), dont la puissance permet d'augmenter le nombre de réflexion et la sensibilité des mesures d'absorption. Les QCL installés émettent séquentiellement dans le moyen infra-rouge (2,5 à 25 μm), dans une gamme spécifique aux espèces que l'on souhaite mesurer. Ce choix est dicté par l'absorbance, à ces longueurs d'ondes, d'un grand nombre d'espèces d'intérêt et l'intensité importante de leurs raies d'absorption. Après son émission, le laser est divisé en deux : la première partie traverse une cellule de référence, contenant un gaz de concentration connue. La seconde partie traverse une cellule de mesure, contenant le gaz à mesurer. Les deux parties du laser débouchent finalement sur les détecteurs. Le spectre d'absorption est divisé par le spectre de référence, ce qui permet de conserver uniquement le signal lié à l'absorption

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

2.3.4 Le calcul des flux

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

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

Avec :

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

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

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

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

T : la température dans la chambre en K

V : le volume de la chambre en m^3

S : la surface occupée par l'embase en m^2

2.4 Variables environnementales mesurées

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

2.4.1 Acquisitions automatisées

Un certain nombre de variables environnementales ont été acquises automatiquement à l'aide d'une station d'acquisition Campbell[®]. Cette station a été installée au centre de la tourbière de La Guette en 2010 (Figure 2.2). Jusqu'au 20 février 2014 l'acquisition des variables s'est effectuée à une fréquence horaire. Depuis cette date la fréquence d'acquisition a été augmentée à une demie heure. Les paramètres enregistrés sont la pression atmosphérique, l'humidité relative de l'air, la pluviosité, l'irradiation solaire, la vitesse et la direction du vent. 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 de mesure du niveau de la nappe d'eau permettent le suivi du niveau de la nappe dans la tourbière.

2.4.2 Acquisitions manuelles

Les variables acquises manuellement, spécifiques à chaque expérimentation, seront détaillées dans leur chapitre respectif.

CHAPITRE 3

BILAN DE C DE LA TOURBIÈRE DE LA GUETTE

3.1	Introduction	54
3.2	Procédure expérimentale et analytique	55
3.2.1	Protocole d'observation	55
3.2.2	Variables élaborées utilisées	59
3.2.3	Estimation des flux de GES dans le bilan de C	60
3.2.4	Estimation des flux de carbone organique dissout dans le bilan de C	65
3.2.5	Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone	66
3.2.6	Estimation de l'erreur associée aux flux et aux bilans	67
3.3	Résultats	68
3.3.1	Cinétique des variables environnementales et des flux de GES	68
3.3.2	Estimation des flux de GES	76
3.3.3	Le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème	85
3.3.4	Variabilité spatiale du bilan de CO ₂	90
3.4	Discussion	97
3.4.1	Modèles à l'échelle de l'écosystème	97
3.4.2	Les flux annuels à l'échelle de la tourbière de La Guette	99
3.4.3	Estimations du bilan net de l'écosystème à l'échelle de la tourbière de La Guette	104
3.4.4	Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette	106
3.5	Conclusions	108

3.1 Introduction

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

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

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

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

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

3.2 Procédure expérimentale et analytique

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

3.2.1 Protocole d'observation

En juin 2011, 20 placettes ont été installées selon un échantillonnage aléatoire stratifié : La surface de la tourbière active (13 ha) a été divisée selon une grille de 20 mailles et un point, choisi aléatoirement dans chaque maille, localise chaque placette (Figure 3.1). La taille de la maille a été ajustée de manière à avoir vingt carrés sur la surface de la tourbière. Cette méthode permet de conserver un échantillonnage aléatoire tout en ayant une représentativité spatiale homogène du site. Les placettes, délimitées par des piquets, occupent une surface de 4 m² (2×2 m). Usuellement, les placettes sont

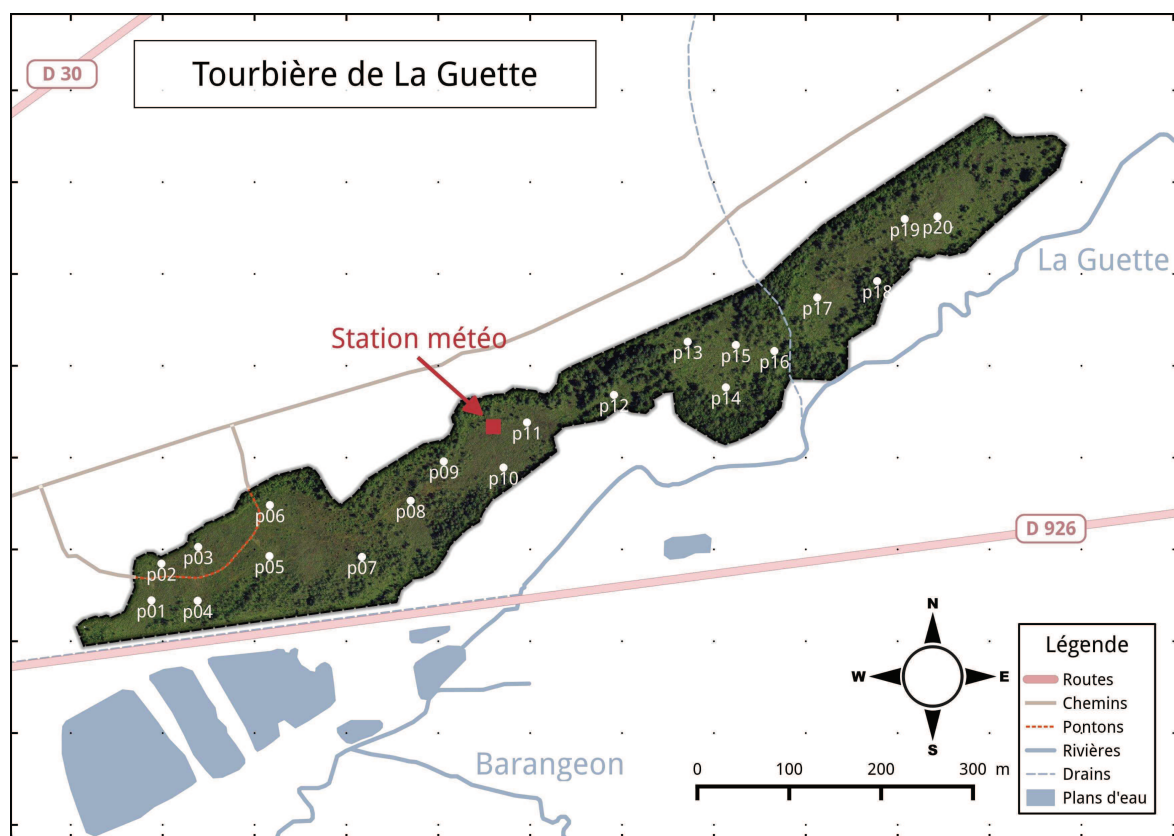


FIGURE 3.1 – Répartition des 20 placettes de mesures suivant un échantillonnage aléatoire stratifié.

séparées en groupes micro-topographiques (Figure 1.3), avec des embases positionnées sur les buttes (*hummock*), les trous (*hollows*) et les zones d'eau libre (*pool*) (Alm *et al.*, 1997; Waddington et Roulet, 2000). Ou encore selon différents traitements, réhabilité/non réhabilité, exploité/non exploité, manipulé/non manipulé (Bortoluzzi *et al.*, 2006; Strack et Zuback, 2013). Cette méthodologie présente l'avantage de permettre une distinction fine des capacités sources/puits entre ces traitements. Cependant elle implique généralement un placement des embases proches les unes des autres au sein d'un même traitement, limitant la représentativité spatiale des mesures. Le placement des 20 embases sur l'ensemble du site, sa taille l'autorisant, permet de gagner en représentativité spatiale. Sur ces placettes ont été réalisées des mesures de **flux de gaz** et de **variables environnementales**.

Mesures des flux de gaz

Les mesures des flux de CO_2 et de CH_4 ont été effectuées en utilisant les méthodes de chambres décrites dans la partie 2.3. À l'intérieur de chaque placette ont été installés de façon permanente un piézomètre et une embase permettant la mesure des flux de gaz (les embases sont décrites dans le chapitre 2, partie 2.3.2).

Initialement, les flux de CO_2 , CH_4 et N_2O devaient être mesurés et étudiés (Tableau 3.1). Cependant, suite à des tests préliminaires effectués sur la tourbière montrant des émissions très faibles de N_2O , ce gaz n'a pas été étudié. Les mesures de CO_2 ont été effectuées de mars 2013 à février 2015, avec une fréquence quasiment mensuelle (20 campagnes, pour 24 mois de mesures, sur les 20 placettes). Chaque campagne de mesures s'étend sur deux journées et nécessite la présence de deux personnes afin de pouvoir mesurer l'ensemble des 20 placettes. Les mesures de CH_4 ont été effectuées avec une fréquence et sur un nombre d'embases inférieurs (12 campagnes, 5 embases). Ceci a été déterminé par la difficulté de déploiement *in-situ* de l'instrument SPIRIT : il est lourd, difficilement transportable dans un milieu tourbeux et nécessite entre chaque déplacement un temps de mise en marche/arrêt important (plus de 30 min). Les mesures se sont donc limitées aux placettes accessibles depuis le ponton (placette n°1 à 6, figure 3.1).

Mesures du COD

Des échantillons d'eau ont été prélevés à l'exutoire de la tourbière, et leur concentration en COD a été mesurée moins de 24 heures après le prélèvement. Les analyses de COD ont été faites, après filtration à 0,45 μm , en utilisant la technique dite NPOC (*Non Purgeable Organic Carbon*) dans laquelle le carbone inorganique présent dans l'échantillon est transformé en CO_2 par l'ajout d'un acide puis évacué (purgé) avant que l'échantillon ne soit injecté dans un four et analysé par un détecteur Infra-rouge.

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

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

Mesures des variables environnementales

Les variables environnementales mesurés manuellement sont la pression atmosphérique, le rayonnement photosynthétique actif (*photosynthetically active radiation*, PAR), les températures du sol à différentes profondeurs, la végétation (pourcentage de recouvrement), le niveau de la nappe d'eau (Tableau 3.1). La pression atmosphérique est mesurée au début et à la fin des mesures de flux. Le PAR est mesuré au début et à la fin des mesures de l'ENE. Le recouvrement de végétation est estimé visuellement. Des prélèvements d'eau ont été effectués chaque mois pour mesurer le pH et la conductivité (mesures effectuées sur le terrain après les mesures de flux). Les échantillons d'eau prélevés dans les 20 placettes ont été congelés pour la mesure ultérieure de la concentration en carbone organique dissout (COD). Dans les tourbières la quantité de carbone inorganique est généralement considérée comme négligeable (Worrall *et al.*, 2009).

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

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

3.2.2 Variables élaborées utilisées

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

de la façon suivante :

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

Avec :

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

Le niveau de nappe est composé de deux mesures, l'une du haut du piézomètre jusqu'au niveau de la nappe et l'autre du haut du piézomètre jusqu'à la surface du sol. Par la suite, et en l'absence de précisions, le niveau de nappe se réfère à la différence entre ces deux mesures et donc à la distance entre la surface du sol et le niveau de la nappe (négative sous la surface du sol et inversement). En cas de présence de Sphaignes, le haut des capitulum est pris comme référence ($z=0$).

3.2.3 Estimation des flux de GES dans le bilan de C

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

Calibration

Pour estimer le bilan de carbone du site il est donc nécessaire d'établir des modèles reliant des flux mesurés ponctuellement avec des variables explicatives mesurées à haute fréquence (par exemple entre la respiration de l'écosystème et la température de l'air). Pour établir ces modèles empiriques, les données acquises ont été moyennées par campagne de mesures ; ceci permettant, dans un premier temps, de s'affranchir de la variabilité spatiale des flux et ne considérer que la variabilité temporelle. Les relations entre flux et variables environnementales ont ensuite été étudiées deux à deux, notamment en réalisant une analyse en composante principale (ACP). Cette analyse permet de déterminer quelles sont les relations entre les variables et plus particulièrement quelles sont celles qui déterminent le plus les flux de GES. Le nombre de données acquises pour le CO₂ et le CH₄ étant différent, une ACP a été réalisée pour chacun de ces gaz (Annexe D). Une fois le facteur de contrôle prépondérant d'un gaz établi, grâce à l'ACP et à la littérature, une relation empirique est établie entre les deux. Elles sont évaluées à l'aide du coefficient de détermination ajusté (R^2) et de la racine carré de l'erreur quadratique normalisée par la moyenne (*Normalised Root Mean Square Error*, NRMSE). Le R^2 est utilisé comme indicateur de la proportion de la variabilité des données expliquée par le modèle, sa valeur est comprise entre 0 et 1 (pour les équations linéaires) :

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

Avec :

- $R^2_{non\ ajusté}$: le R^2 non ajusté
- y : données mesurées
- $\hat{y}$: données modélisées
- $\bar{y}$: la moyenne des données mesurées

$$R^2 = 1 - (1 - R^2_{non\ ajusté}) \frac{n - 1}{n - p - 1}$$

Avec :

- R^2 : le R^2 ajusté
- $R^2_{non\ ajusté}$: le R^2 non ajusté
- n : le nombre d'observations
- p : nombre de variables explicatives

La RMSE et sa normalisation par la moyenne NRMSE sont utilisées comme indicateur de l'écart entre les données mesurées et les données modélisées :

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

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

Avec les notations précédentes et :

- n : le nombre d'observations

Les résidus¹ sont également étudiés dans le but d'éviter un biais ou une hétéroscédasticité² dans les données (Figure 3.2).

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

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

Avec :

- L : le maximum de la fonction de vraisemblance

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

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

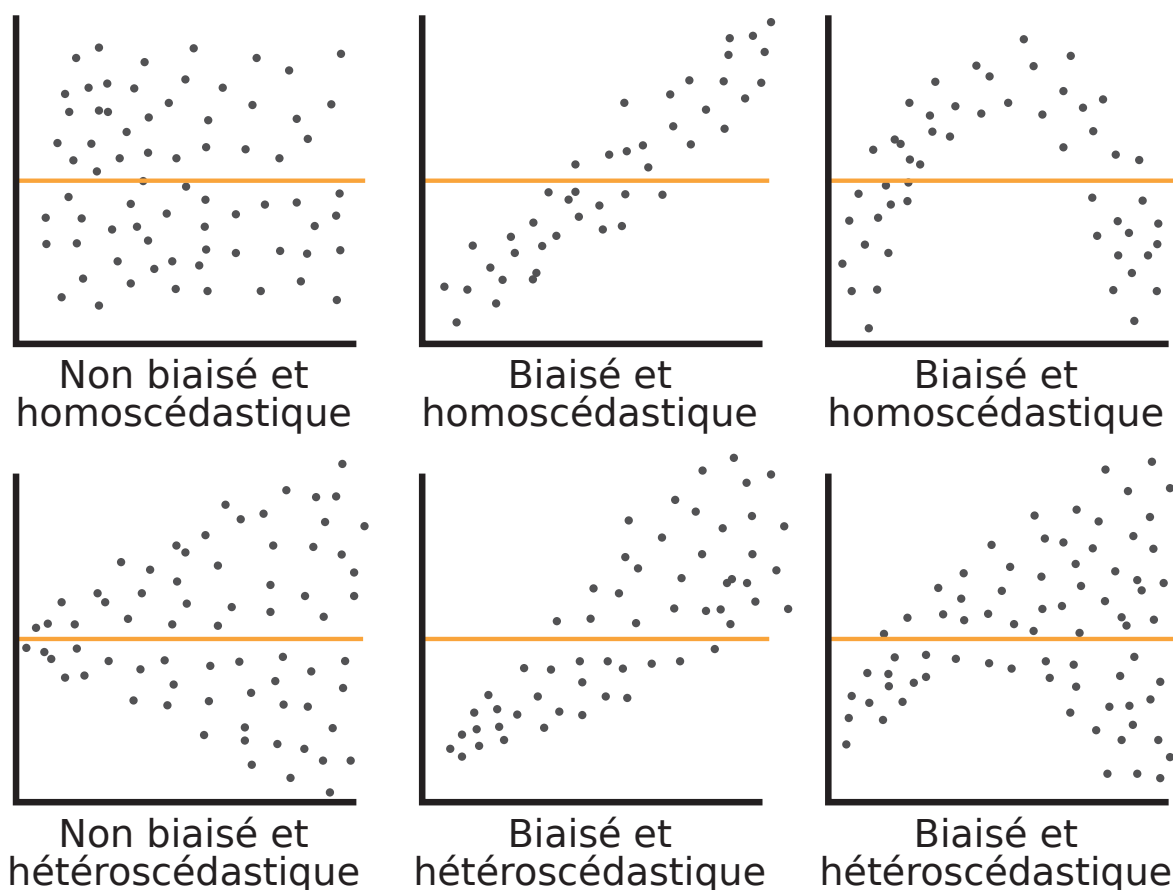


FIGURE 3.2 – Cas idéaux de distribution des résidus. Modifié d’après source inconnue, repris de : <https://danieljhocking.wordpress.com/2011/07/18/model-validation-interpreting-residual-plots/>

— k : le nombre de paramètres à estimer

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

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

La température a été choisie comme base de départ à la construction des modèles de RE et PPB, car (i) c’est le facteur de contrôle le plus souvent invoqué dans la littérature et (ii) les corrélations avec les flux étaient les plus fortes (cf ACP, annexe D).

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

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

Il ne semble pas émerger de consensus dans la littérature quant aux facteurs contrôlant les émissions de CH_4 . Différents facteurs sont utilisés comme la température (Alm *et al.*, 1999; Bubier *et al.*, 1995), le niveau de la nappe (Bubier *et al.*, 1993) ou encore la végétation (Bortoluzzi *et al.*, 2006). Ces facteurs peuvent être utilisés seuls ou conjointement.

Évaluation

Après la phase de calibration, les facteurs de contrôle utilisés dans les modèles ont été évalués à l'aide de données indépendantes acquises en 2014, dans le cadre d'un suivi expérimental mis en place sur la tourbière de La Guette pour le projet CARBIODIV (cf annexe E). Les méthodes de mesures des flux de CO_2 et de CH_4 sont strictement identiques (ainsi que les opérateurs) 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, seules les placettes de contrôles, (n'ayant donc subi 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. Le terme d'évaluation est ici 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 représentativité spatiale (répartition des embases sur le site).

Interpolation

Enfin les variables environnementales ont été interpolés à une fréquence horaire identique à celle de la station météo présente sur le site : 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 à l'année, sauf quand précisé.

Le détail des équations utilisées et de la qualité des différents modèles est présenté dans la partie résultats.

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

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

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

Avec :

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

3.2.5 Variabilité spatiale des flux et du bilan de carbone

La variabilité spatiale des flux a été caractérisée en utilisant deux approches. La première consiste à calibrer par placette les modèles sélectionnés lors de la modélisation à l'échelle de l'écosystème. Cette opération permet ainsi de calculer des flux par placette. L'inconvénient de cette méthode est le faible nombre de points utilisés pour chaque calibration, ce qui peut conduire à une erreur importante sur l'estimation des paramètres voire à la non convergence des modèles. La seconde approche permet de pallier en partie ce problème en calibrant les modèles à partir de groupes de placettes. Ces ensembles ont été faits en regroupant les placettes ayant la composition végétale la plus proche. Ce choix se justifie par le fait que la végétation joue un rôle important sur les flux de carbone (photosynthèse, transport). La température, plus facile à mesurer, et le niveau de la nappe, qui n'a que peu varié, semblaient des choix moins pertinents. Le partitionnement a été fait par classification hiérarchique ascendante. C'est une méthode déterministe qui consiste, à partir de l'ensemble des individus (ici nos différentes placettes de mesure), à les regrouper en classes de plus en plus grandes. Les points sont regroupés par similarité, les deux points les plus proches sont fusionnés, puis les deux suivants et ce jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule classe. Cette classification est généralement représentée par un dendrogramme. Elle a été appliquée sur les recouvre-

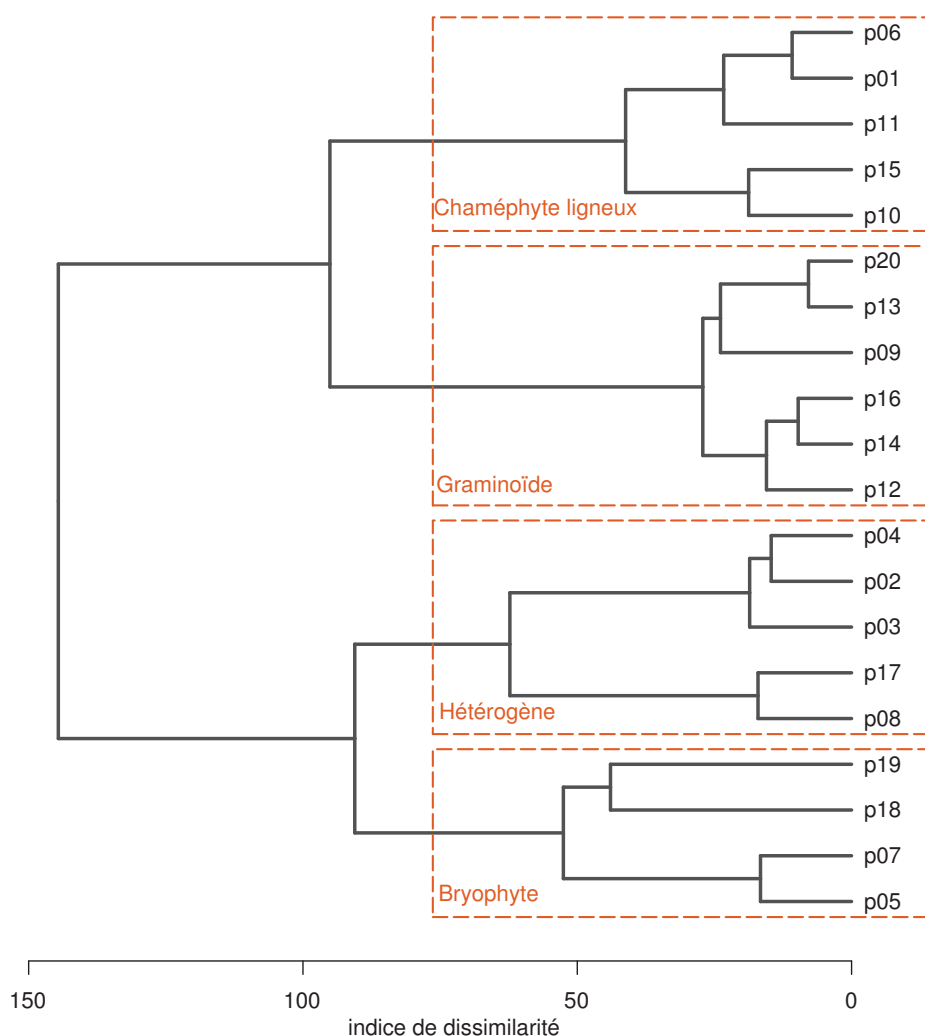


FIGURE 3.3 – Partitionnement des placettes en fonction de leur similarité en termes de composition végétale (pourcentage des strates muscinales, herbacées et arbustives). L’algorithme Lance-Williams est utilisé avec une matrice de distance euclidienne.

ments végétaux mesurés et permet de distinguer quatre groupes (Figure 3.3). Le nom de ces groupes (Chaméphyte ligneux, Graminoïde, Hétérogène et Bryophytes) reflète la végétation majoritaire.

3.2.6 Estimation de l’erreur associée aux flux et aux bilans

Pour chaque flux, l’erreur sur le bilan annuel est calculé en multipliant ce flux par l’erreur quadratique normalisée, calculée lors de la calibration. Pour les bilans, l’erreur associée est calculée comme la somme des erreurs associées aux flux composant le bilan. Chacune de ces erreurs est pondérée en fonction de leur importance relative par rapport

à la somme des flux en valeur absolue ([Waddington et Roulet, 2000](#)).

$$E_{(bilan)} = (\chi_{PPB} \times NRMSE_{PPB}) + (\chi_{RE} \times NRMSE_{RE}) + (\chi_{F_{CH_4}} \times NRMSE_{F_{CH_4}}) \quad (3.3)$$

Avec :

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

Ces erreurs ne sont qu'une part de l'erreur totale qui devrait être associée à ces flux. Elle ne considère pas les erreurs aléatoires et systématiques liées aux mesures, qui sont supposées négligeables par rapport à l'erreur provenant de l'estimation des paramètres des équations et de la variabilité spatiale des flux.

3.3 Résultats

3.3.1 Cinétique des variables environnementales et des flux de GES

Variables environnementales

L'évolution du niveau de la nappe d'eau mesuré manuellement dans les 20 placettes est marquée par un étiage d'une vingtaine de centimètres en moyenne en 2013 et l'absence d'un étiage net en 2014 (Figure 3.4). Le niveau de la nappe moyen ne descend pas en dessous de -10 cm avec $-9,2 \pm 7,6$ et $-7,1 \pm 4,8$ cm respectivement pour 2013 et 2014. Ces observations sont cohérentes avec les mesures acquises automatiquement et à plus haute fréquence (Figure 2.5) et confirment l'étiage particulièrement important

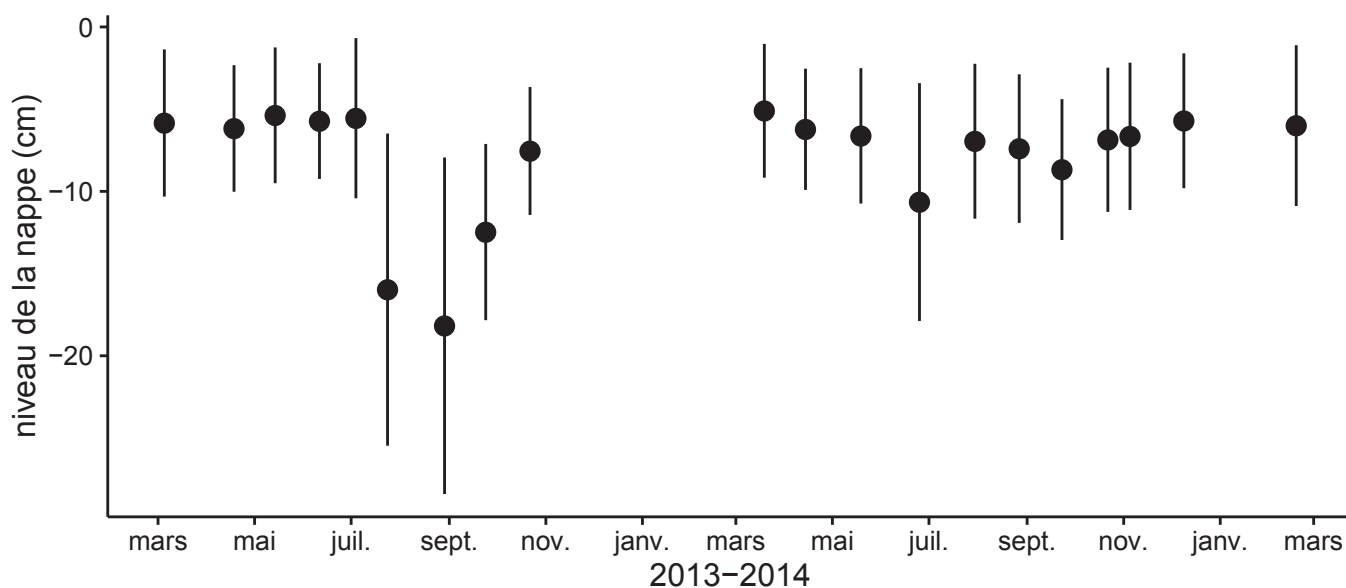


FIGURE 3.4 – Variabilité temporelle du niveau moyen de la nappe mesuré dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Les valeurs correspondent à la distance entre le niveau de nappe et la surface du sol (en cm).

de ces deux années par rapport aux précédentes.

L'évolution saisonnière de la végétation sur la tourbière de La Guette est visible (Figure 3.5). Cette variabilité est majoritairement contrôlée par la strate herbacée qui hiverne à la fin de la saison de végétation, perdant ses parties aériennes, à l'inverse des chaméphytes ligneux et des bryophytes. La saison de végétation, pour les herbacées, a commencé un peu plus tôt en 2014 (Figure 3.5) avec une végétation qui commence à croître en avril tandis qu'il faut attendre la campagne de mai en 2013. L'indice de végétation est également légèrement plus important en 2014.

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

La conductivité moyenne mesurée dans l'eau des piézomètres des 20 placettes sur le site varie entre 35 et 55 $\mu\text{S m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 3.7-A). En moyenne les valeurs de pH mesurées dans les placettes sont comprises entre 4 et 5 (Figure 3.7-B). Ces valeurs

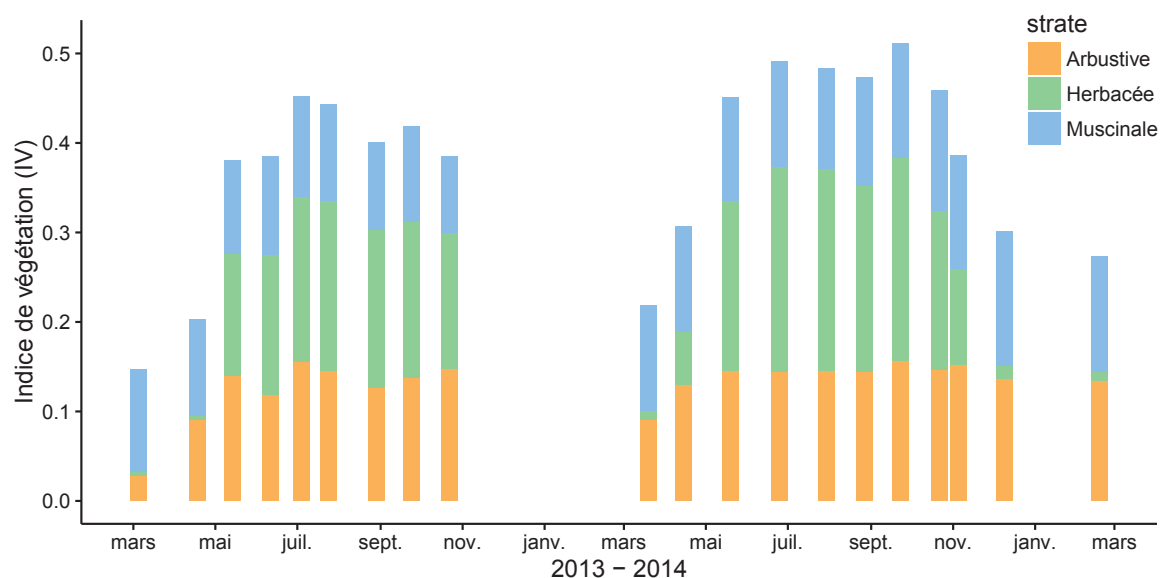


FIGURE 3.5 – Variabilité de la valeur et de la composition (proportion des différentes strates végétales) de l'indice de végétation (IV) au cours du temps entre mars 2013 et février 2015, Évolution de la végétation à travers l'indice de végétation et des strates qui le composent

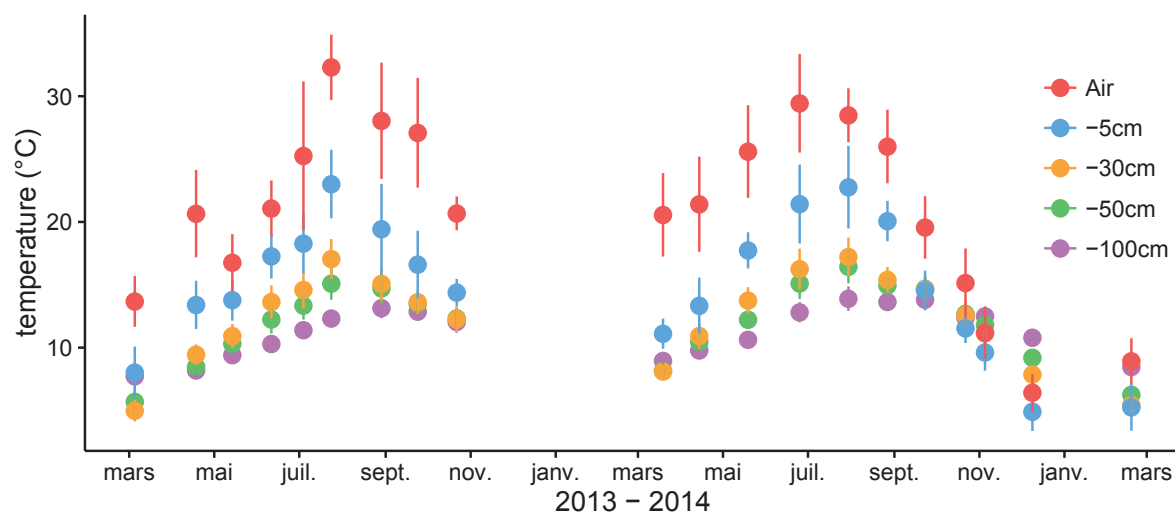


FIGURE 3.6 – Variabilité temporelle des moyennes des températures de l'air et du sol à −5, −30, −50 et −100 cm mesurées dans les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015

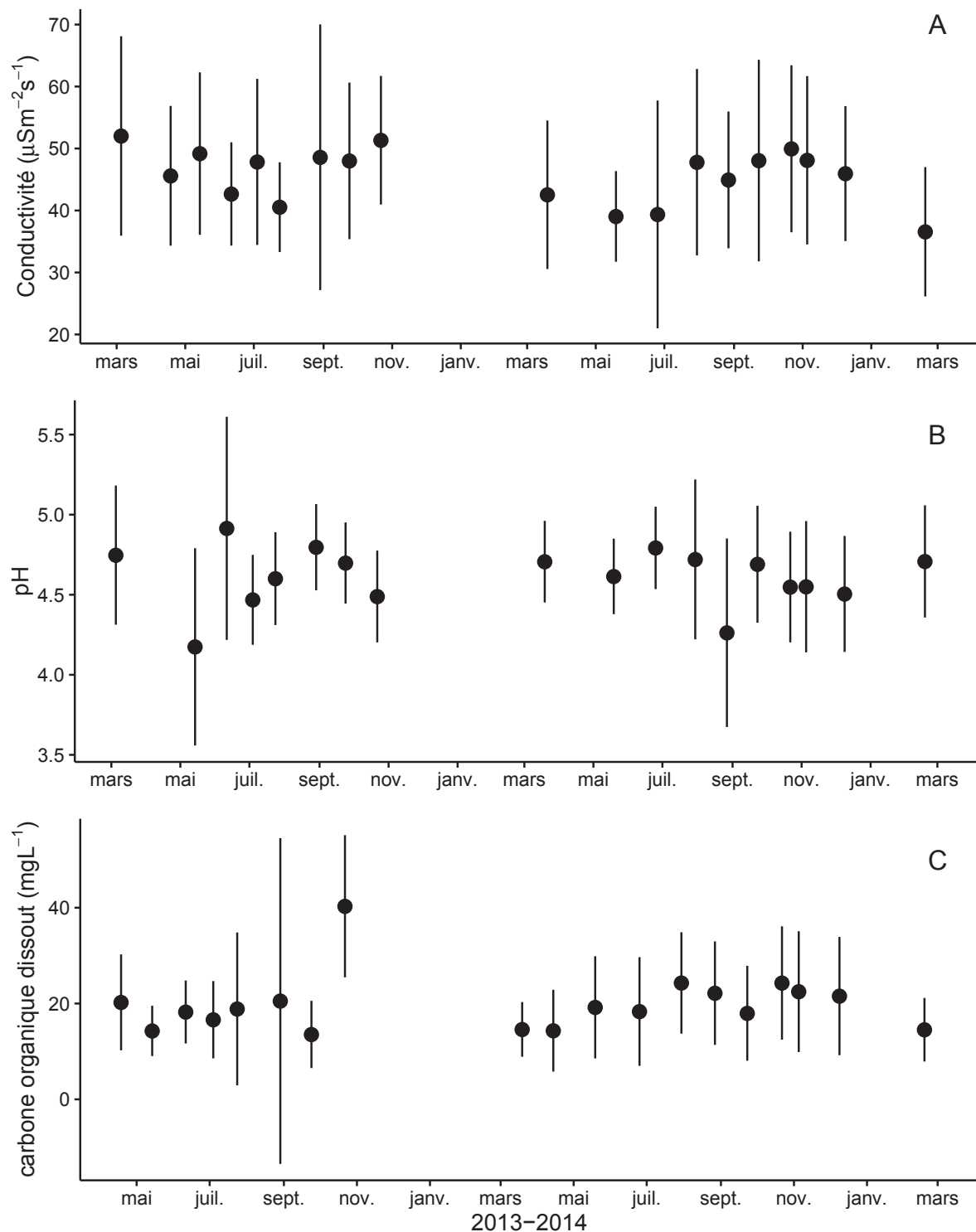


FIGURE 3.7 – Variabilité temporelle des moyennes de la conductivité (A), du pH (B) et du carbone organique dissout (C) mesurés dans l'eau des piézomètres entre mars 2013 et février 2015.

sont cohérentes avec la classification en *poor-fen* du site. Les concentrations en carbone organique dissout des eaux prélevées dans les piézomètres sont comprises en moyenne entre 10 et 30 mg L⁻¹ à l'exception d'un point en octobre 2013 (Figure 3.7-C).

Flux de carbone

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

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 3.8-A). En 2014 la PPB maximale est atteinte fin juin ($13,16 \pm 4,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit environ un mois plus tôt que l'année précédente. Pendant la deuxième partie de l'été et l'automne les valeurs décroissent jusqu'à être proches 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.

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

En 2013 les valeurs de l'**ENE** (bilan des flux de CO₂ entrant et sortant, les valeurs négatives correspondent à une source de carbone et les valeurs positives à un puits) montrent un maximum en juin, atteignant $5,19 \pm 4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ puis elles diminuent jusqu'à la fin de l'année (Figure 3.8-C). Cependant, cette baisse est moins uniforme que celle des deux flux précédents, avec notamment une augmentation de

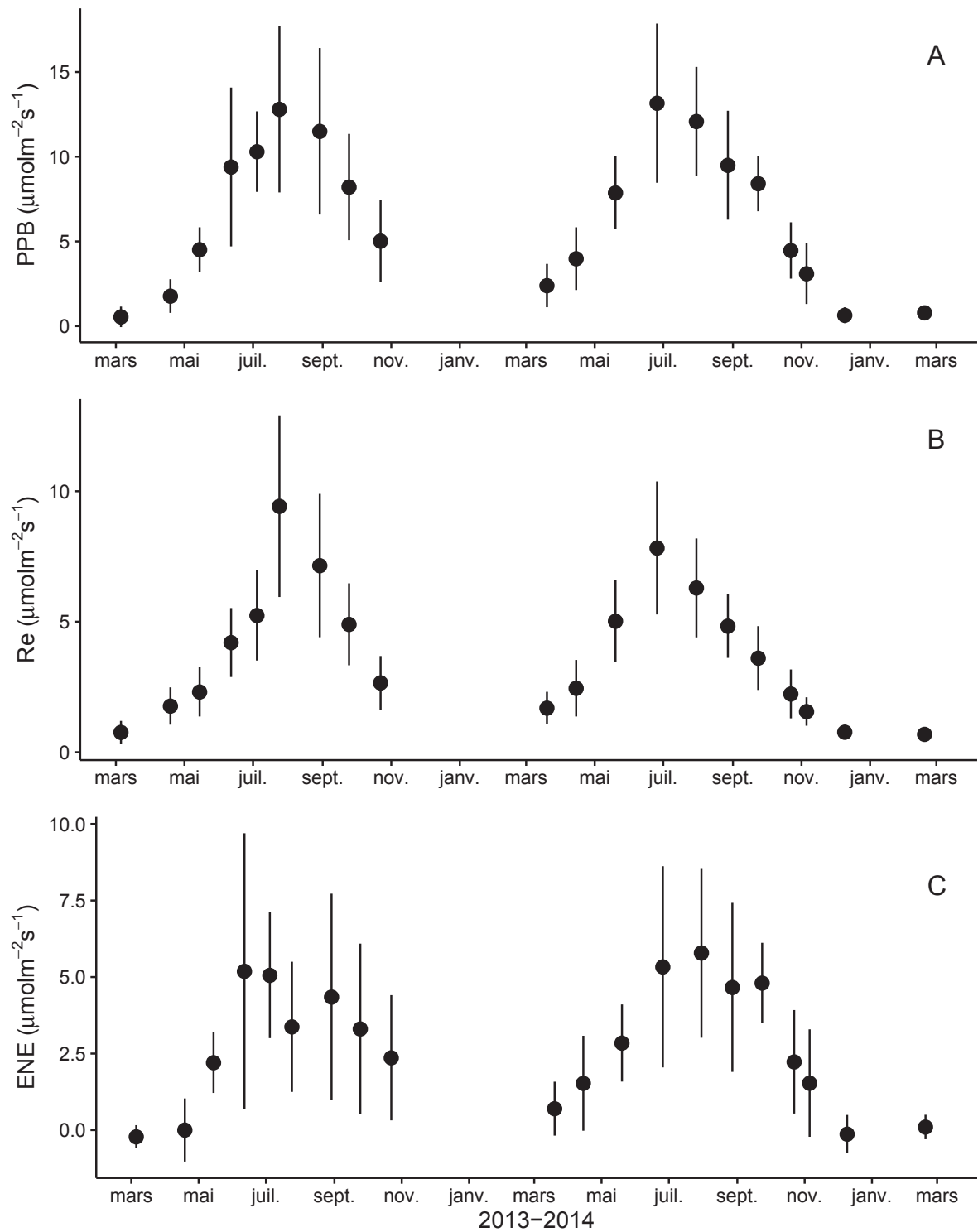


FIGURE 3.8 – Variabilité temporelle des flux de CO₂ moyen mesurés sur les 20 placettes entre mars 2013 et février 2015. Avec la PPB (A), la RE (B) et l'ENE (C) ; les barres d'erreur représentent l'écart type.

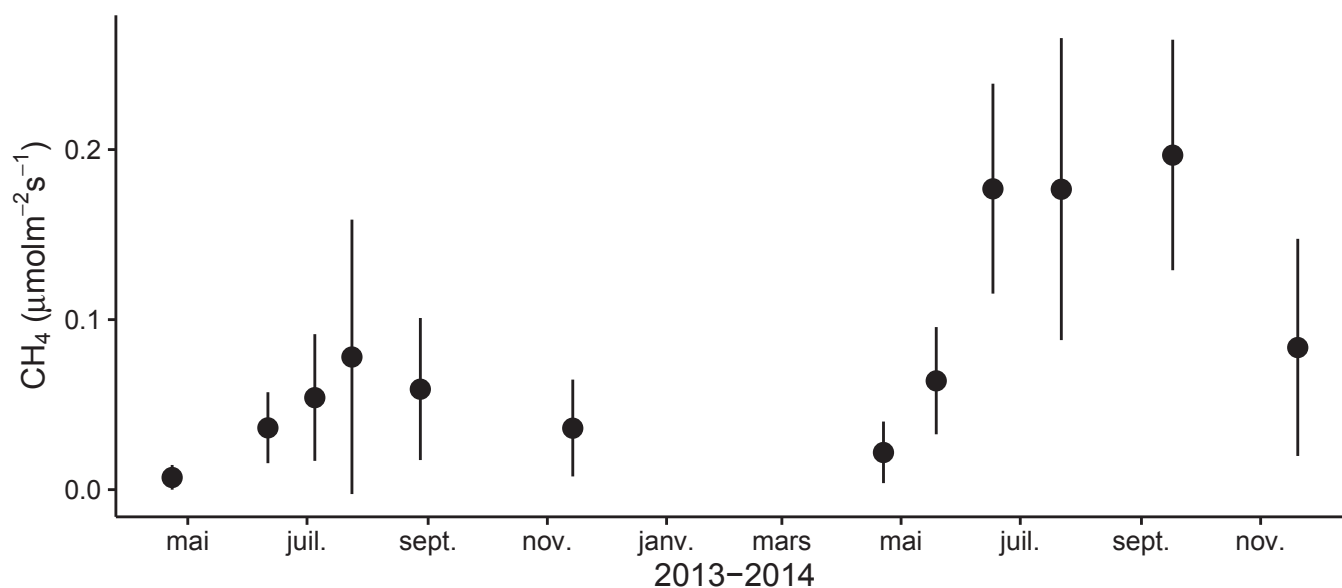


FIGURE 3.9 – Évolution des flux de CH_4 moyens sur cinq placettes entre mars 2013 et février 2015. Les barres d'erreur représentent l'écart type.

l'ENE entre juillet et août 2013. En 2014, l'ENE maximum est atteinte en juillet avec $5,79 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les valeurs moyennes annuelles de l'ENE sont très proches et sont de $2,85 \pm 3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2013 et $2,93 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour 2014. À noter également que pour l'ensemble des flux, l'écart type augmente avec les valeurs mesurées.

Les flux de CH_4 , comme ceux du CO_2 , montrent une variabilité saisonnière importante, même si les flux de CH_4 mesurés sont un ordre de grandeur en dessous de ceux mesurés pour le CO_2 (Figure 3.9). À l'inverse de ce dernier, les flux de CH_4 mesurés en 2013 sont nettement inférieurs à ceux mesurés en 2014 avec une moyenne de $0,04 \pm 0,03$ et de $0,10 \pm 0,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement. Les valeurs moyennes maximales atteignent $0,078$ en 2013 et $0,196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en 2014.

Relations entre flux gazeux et variables environnementales

Comme précisé précédemment, le niveau de la nappe d'eau a très peu varié pendant les deux années de mesures, hormis un faible étiage d'août à octobre 2013. De ce fait aucune relation claire n'est identifiable entre les flux et le niveau de la nappe que ce soit pour le CO_2 (PPB et RE) ou le CH_4 (Figure 3.10–B,E et H, coefficient de corrélation : $r=0,5$, $r=0,4$, et $r=-0,3$ respectivement). La relation entre les flux de carbone (PPB

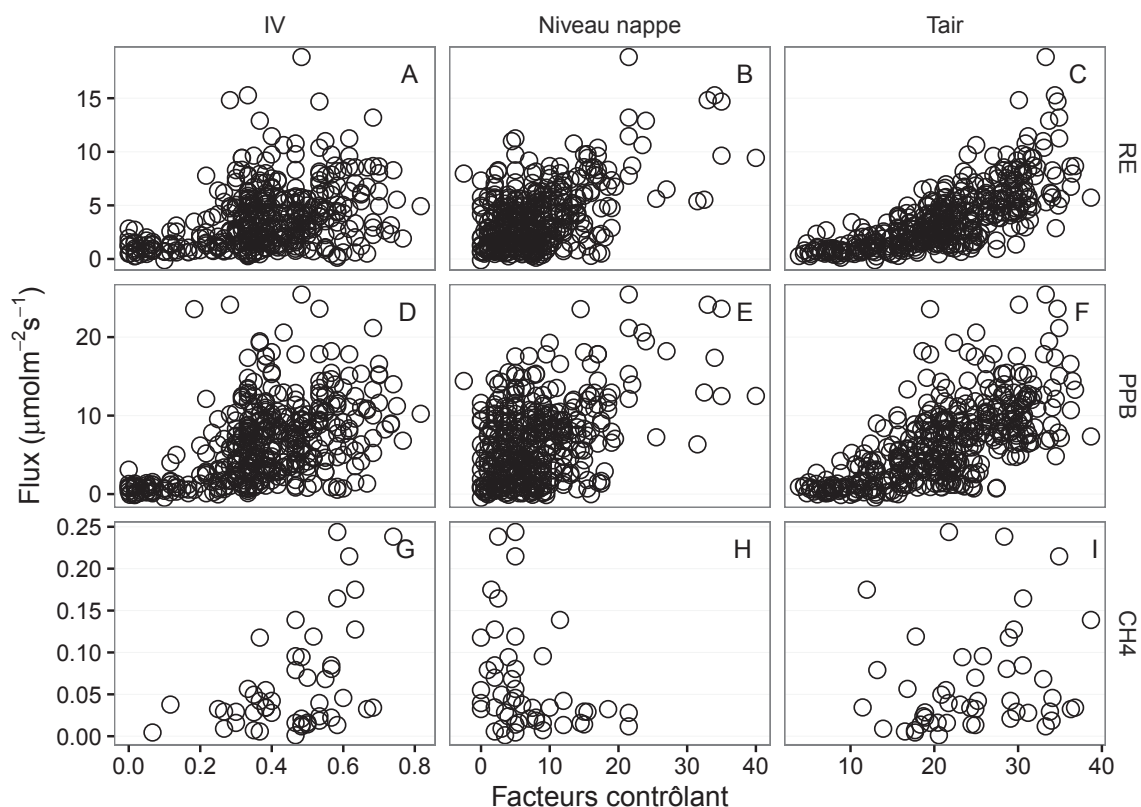


FIGURE 3.10 – Relations entre les flux de gaz (exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et une sélection de variables environnementales : l'indice de végétation à droite (IV, sans unité), le niveau de la nappe d'eau au milieu (cm) et la température de l'air (Tair en $^{\circ}\text{C}$)

et Re) et la température de l'air est de type exponentielle (Figure 3.10–C et F, $r=0,7$ pour les deux). Une tendance similaire est visible entre les flux de PPB et l'indice de végétation (IV), et dans une moindre mesure pour RE et CH_4 (Figure 3.10–A,D et G, $r=0,4$, $r=0,5$ et $r=0,5$ respectivement). Pour le CH_4 , aucune tendance n'est visible avec la température ($r=0,2$) ou le niveau de la nappe, même si pour ce dernier il semble y avoir un maximum d'émission entre 0 et -10 cm. Les flux de CH_4 montrent une tendance exponentielle avec l'indice de végétation.

L'ensemble de ces observations sont cohérentes avec les résultats des ACP (Annexe E).

3.3.2 Estimation des flux de GES

Production primaire brute

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

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

Avec :

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

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

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

L'utilisation de l'équation de June seule, avec la température de l'air comme variable explicative de la PPB_{sat}, permet d'expliquer 66 % des variations observées avec une NRMSE de 32 % (Figure 3.11-a) et un AIC de 95 (Tableau 3.2). Les résidus de ce modèle se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-b). Corrélés avec l'indice de végétation IV, ils présentent une tendance linéaire croissante (Figure 3.11-c). On observe la même tendance avec le recouvrement de la strate herbacée avec une dispersion des points plus importante (Figure 3.11-d). Par contre aucune

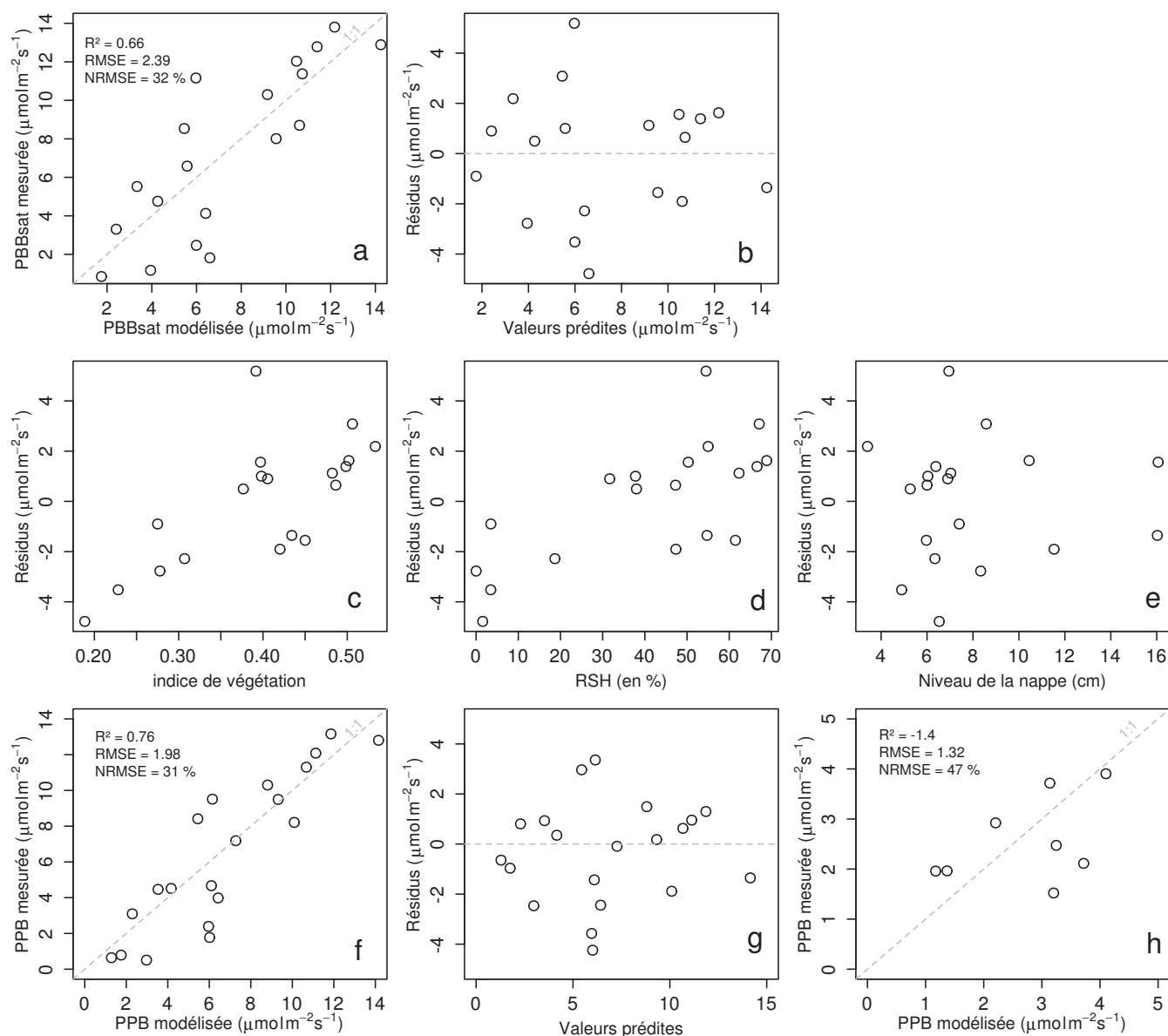


FIGURE 3.11 – Résultats de la calibration de la PPB. En haut la PPBs_{sat} (équation 3.4 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate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

relation n'est visible avec le niveau de la nappe d'eau (Figure 3.11-e). Le pourcentage de recouvrement des sphaignes (non présenté) ne montre également aucune tendance avec les résidus de cette équation. La PPB calculée à partir des équations 3.4 et 3.5 a une NRMSE de 31 %, du même ordre de grandeur que celle de PPBs_{sat} (Figure 3.11-f) et les résidus se répartissent de façon relativement homogène et non biaisée (Figure 3.11-g). Cependant l'évaluation du modèle sur les données de tests a une NRMSE plus forte qui atteint 47 % (Figure 3.11-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 3.2). Afin de prendre en compte la tendance linéaire entre les résidus et l'indice de végétation (IV) nous avons adapté le modèle, à la manière de Bortoluzzi *et al.* (2006), pour y intégrer une fonction linéaire de la végétation :

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

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

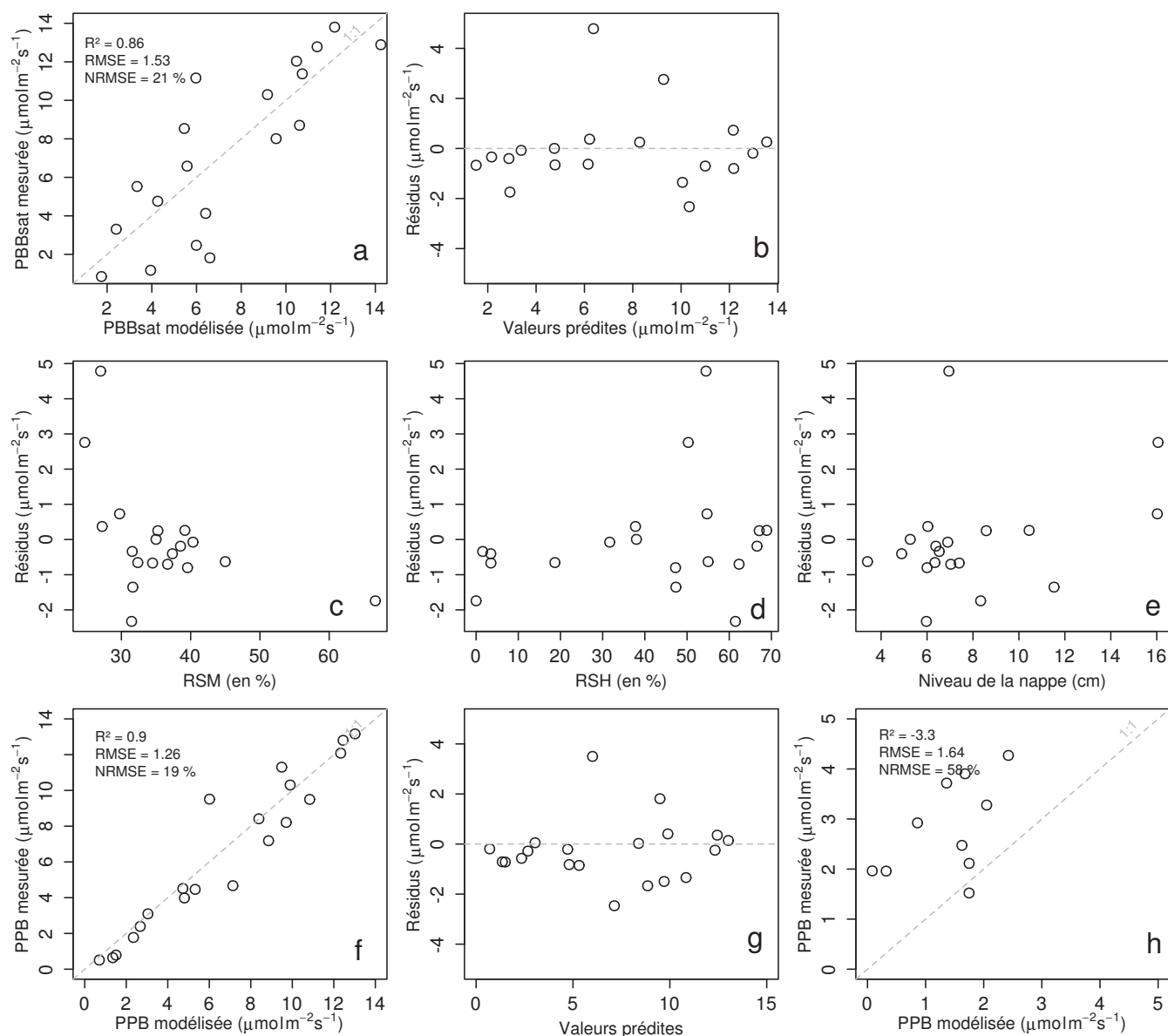


FIGURE 3.12 – Résultats de la calibration de la PPB en prenant en compte la végétation. En haut la PPBSat (équation 3.6 avec la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b). Au milieu les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de végétation, le pourcentage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

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

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

Cette évaluation montre également une tendance importante à sous-estimer les valeurs mesurées. Néanmoins ce modèle, intégrant la végétation, permet de diminuer de façon importante l'erreur associée à l'estimation des paramètres de l'équation.

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

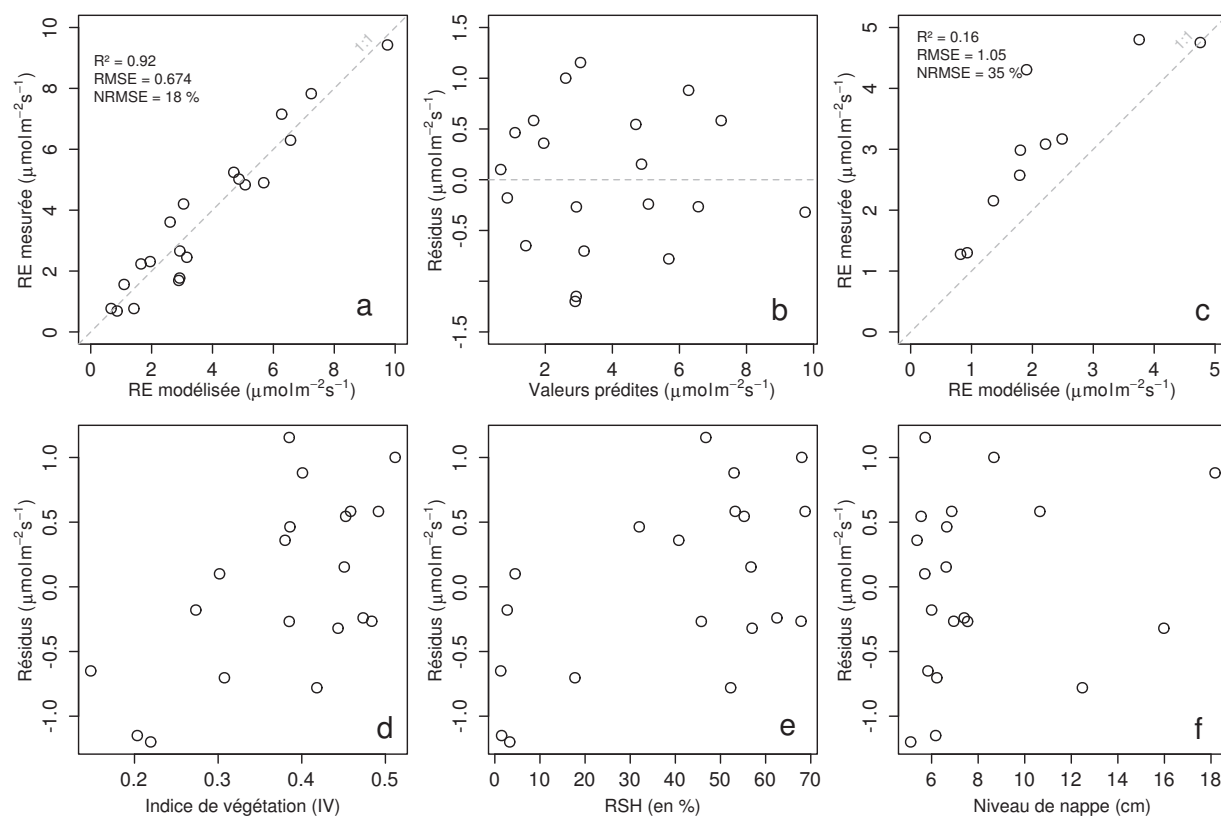


FIGURE 3.13 – Calibration de la RE utilisant l'équation 3.7. En haut la représentativité du modèle et la distribution des résidus (graphes a et b), ainsi que son évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c, annexe E). En bas les tendances entre les résidus de cette équation et l'indice de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

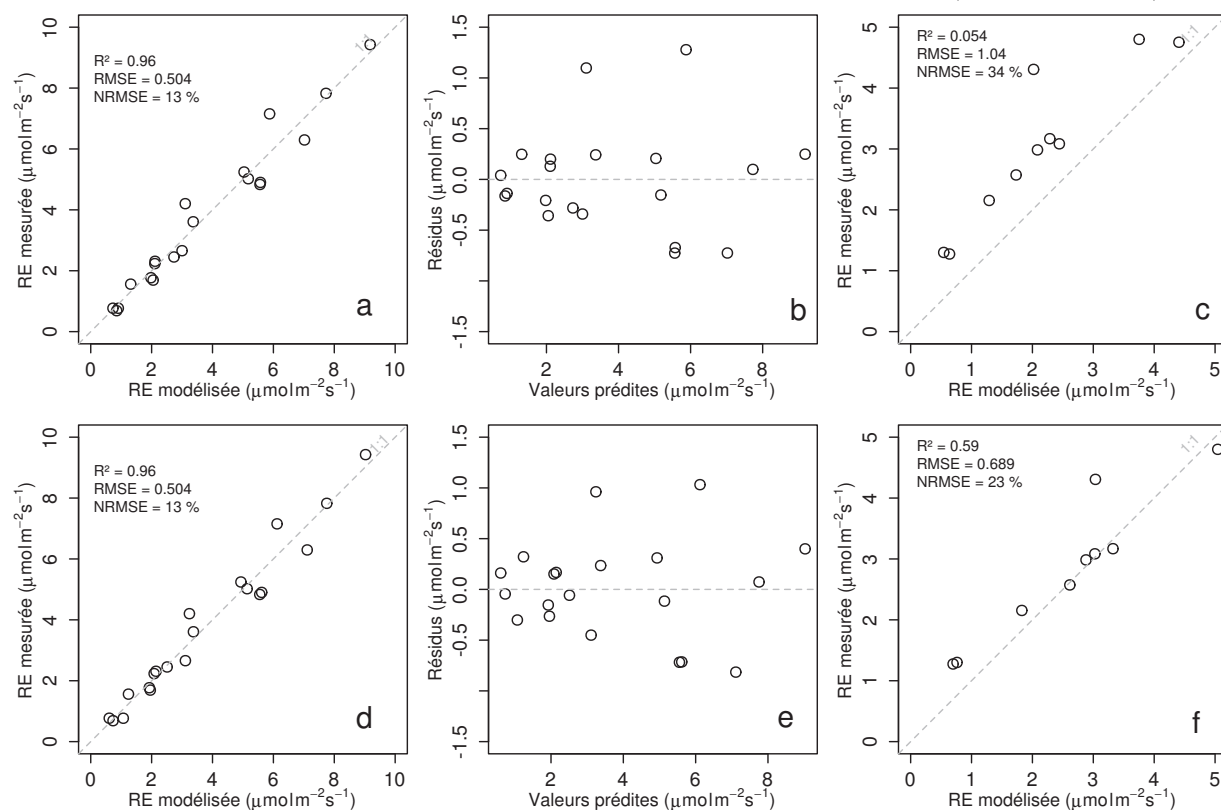


FIGURE 3.14 – Calibration de la RE prenant en compte la végétation en utilisant l'équation 3.8, en haut, et l'équation 3.9 en bas. Avec la représentativité des modèles et la distribution de leurs résidus (graphes a et b pour le premier et d et e pour le second), ainsi que leur évaluation sur un jeu de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

Respiration de l'écosystème

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

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

La température de l'air utilisée dans un modèle exponentiel permet d'expliquer 90 % des variations de la respiration de l'écosystème avec une NRMSE de 18 % (Figure 3.13–a) et un AIC de 47. Les résidus de cette équation sont répartis de façon non-biaisée (Figure 3.13–b). L'évaluation de ce modèle montre une NRMSE de 35 % avec une tendance à sous-estimer les valeurs mesurées (Figure 3.13–c). Une légère tendance, est visible entre les résidus et l'indice de végétation ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée (Figure 3.13–d,e) mais pas avec le niveau de la nappe (Figure 3.13–f). Très souvent utilisée, la température à -5 cm donne des résultats proches mais moins bons notamment avec une hétéroscédasticité des résidus (Annexe F, figure F.6). On adapte l'équation 3.7 pour intégrer le signal de végétation de deux façon, avec l'IV :

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

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

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

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

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

Flux de CH_4

Les relations entre les variables environnementales mesurées et les flux de CH_4 sont moins claires que celles concernant le CO_2 . La corrélation la plus importante est liée à la végétation (Figure 3.10). Les flux de CH_4 ne montrent pas de tendance à augmenter de façon exponentielle avec la température de l'air. Cependant cette relation se renforce d'autant plus que l'on utilise des températures mesurées à forte profondeur (Figure 3.15). Souvent utilisées, les températures proches du niveau de nappe ont des R^2 inférieurs à 0,50. Au delà, les R^2 sont supérieurs à 0,50, mais l'ensemble des placettes n'est plus représenté, certaines placettes n'ayant pas une épaisseur de tourbe supérieure ou égale à 30 cm. Le CH_4 ne montre pas de relation particulière avec le niveau de la nappe. Les relations entre les flux de CH_4 et la végétation étant les plus significatives, elles ont été modélisées avec l'équation suivante :

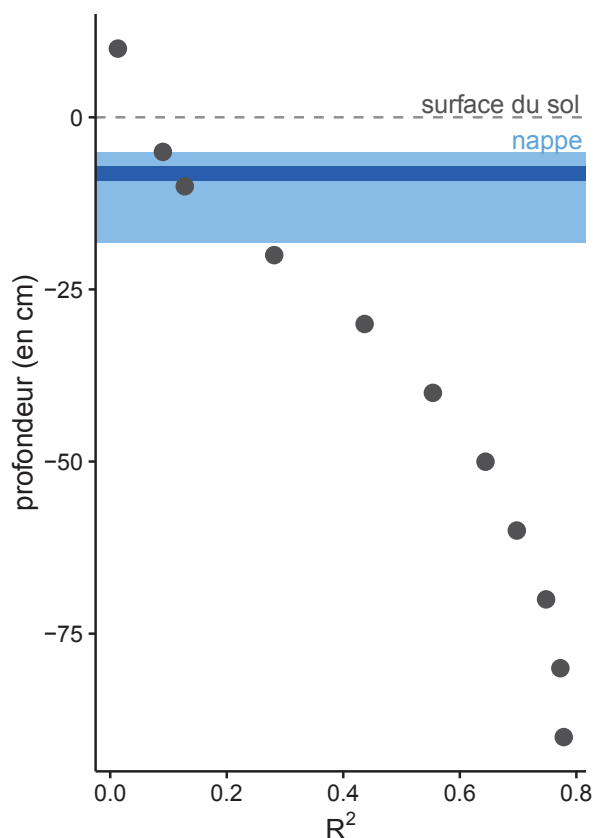


FIGURE 3.15 – Évolution du R^2 de l'équation $F_{\text{CH}_4} = a \times \exp(b \times \text{Température})$ avec la profondeur. La ligne de tirets gris représente la surface du sol. La zone bleu clair représente la gamme des niveaux moyens relevés sur le site et la zone bleu foncé le niveau moyen pour l'année 2013 et 2014.

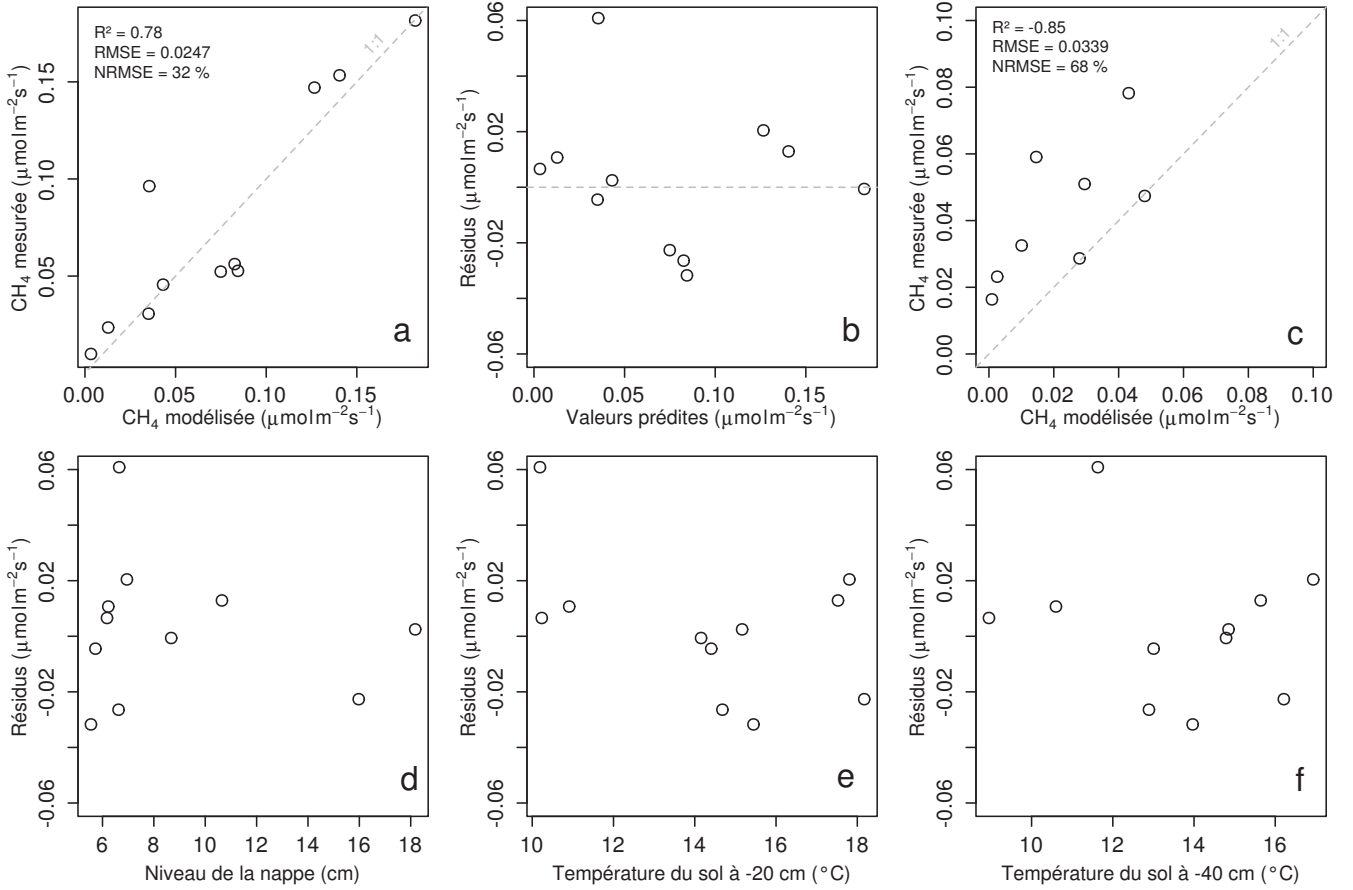


FIGURE 3.16 – Calibration des flux de CH_4 avec la végétation en utilisant l'équation 3.10. Avec la représentativité des modèles et la distribution des résidus de l'équation (graphes a et b), l'évaluation sur un jeu de données indépendant (graphe c) et les tendances des résidus de l'équation avec le niveau de la nappe la température du sol à -20 et -40 cm (graphe d, e et f).

$$F_{\text{CH}_4} = a * \exp(b * IV) \quad (3.10)$$

Avec les données acquises, l'indice de végétation est le meilleur prédicteur (Figure 3.16), car il explique 78 % de la variabilité des flux CH_4 avec une NRMSE de 32 % (Figure 3.16–a). Aucune tendance ne semble se dégager entre les résidus de cette équation et les variables mesurées (Figure 3.16–d,e,f).

L'évaluation de cette équation montre une tendance à sous-estimer les flux de CH_4 et une NRMSE qui double par rapport à la phase de calibration en atteignant 68 % (Figure 3.16–c). Les détails de l'estimation des paramètres de l'équation 3.10 sont visibles dans le tableau 3.2 sous le nom FCH4.

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

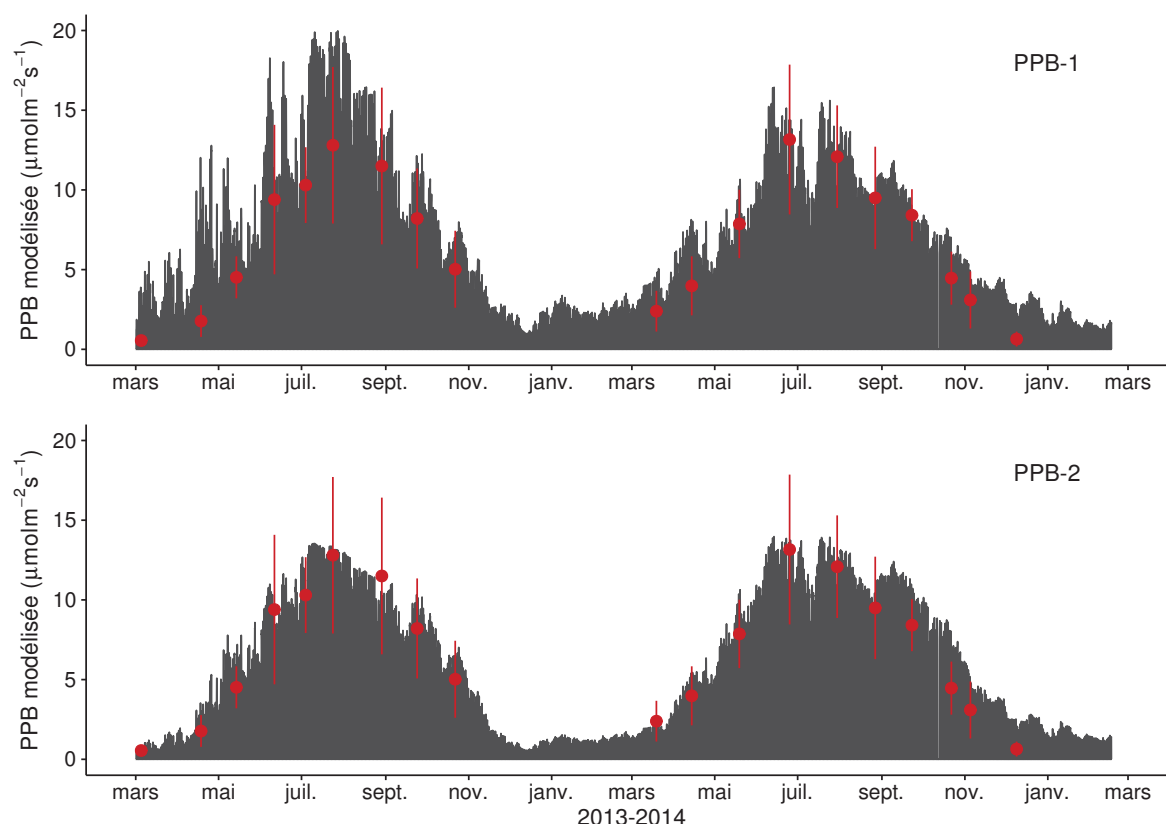


FIGURE 3.17 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de PPB-1 (en haut) et PPB-2 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type

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

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

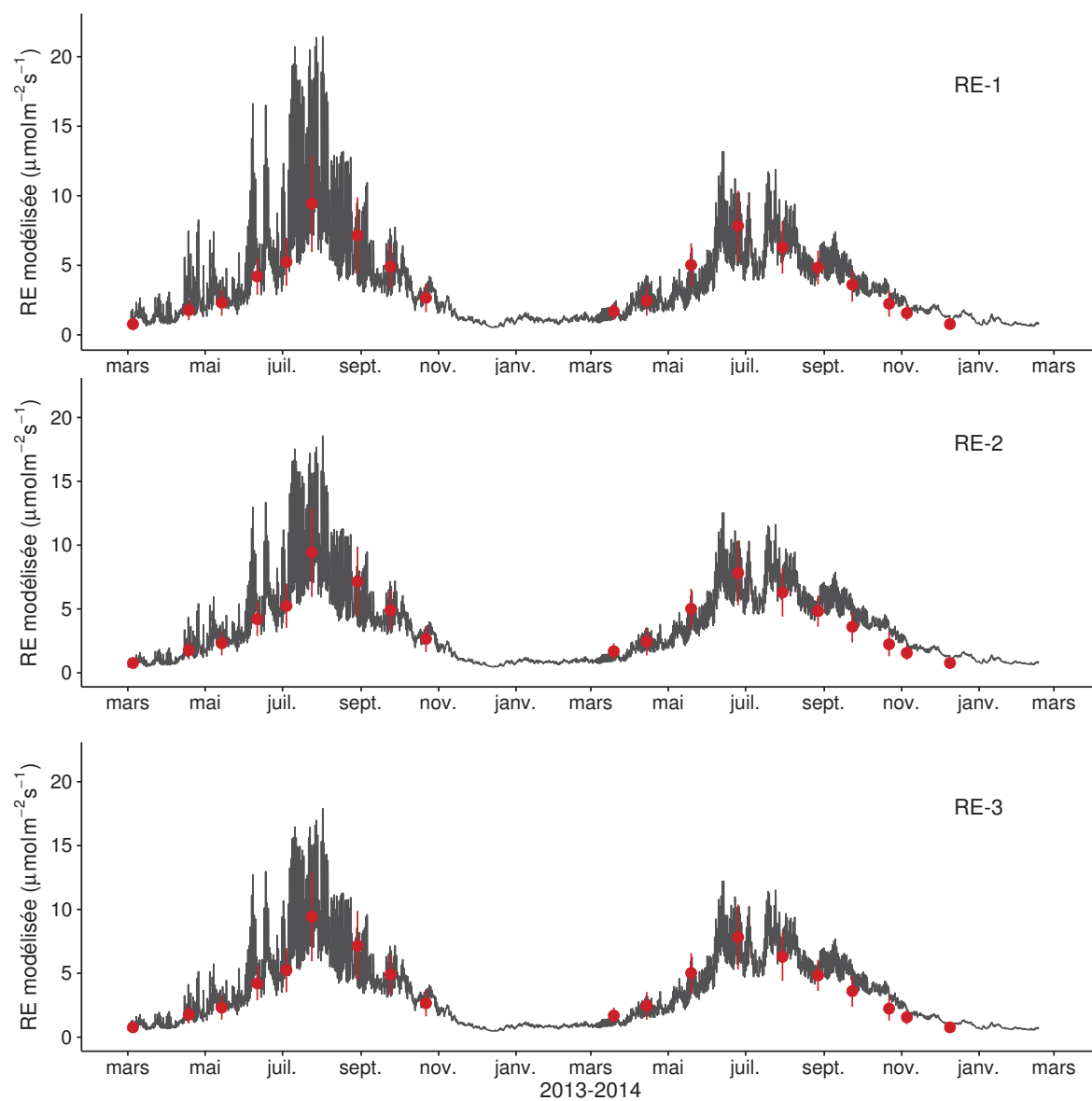


FIGURE 3.18 – Flux de CO₂ interpolé à l'heure à partir de RE-1 (en haut), RE-2 (au milieu) et RE-3 (en bas). Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type

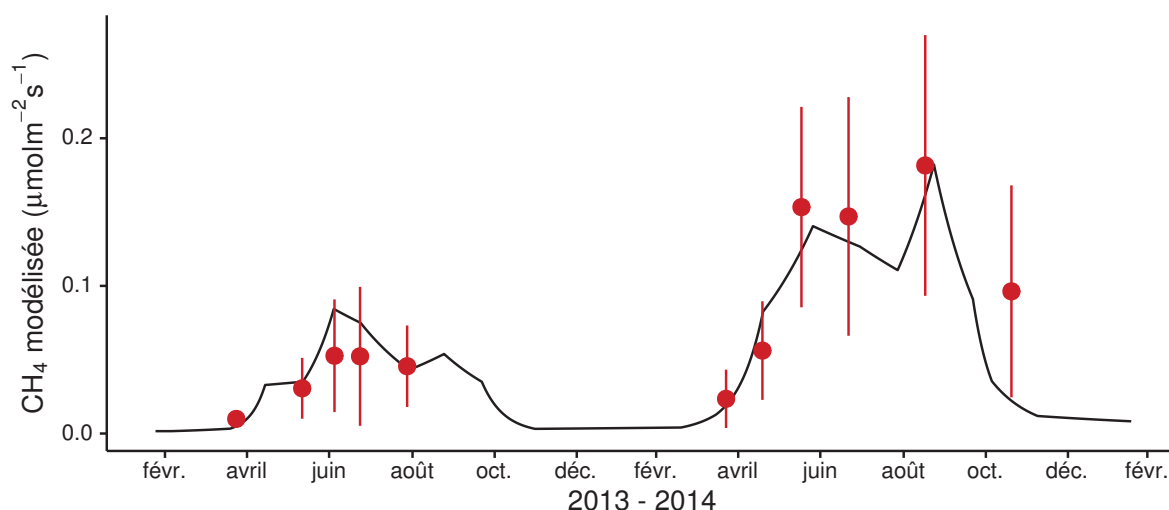


FIGURE 3.19 – Flux de CH₄ interpolé à partir de FCH4. Les points rouges représentent les moyennes des mesures mensuelles et leur écart type

Tableau 3.3 – Cumul annuel des flux par année et moyen sur les deux années, en gC m⁻² an⁻¹, en fonction des modèles utilisés. Les équations correspondent à celles détaillée dans le texte. L'incertitude associée à chaque flux est estimé à partir de la NRMSE.

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

Les flux de CH₄ interpolés (Figure 3.19) suivent également une cyclicité saisonnière. Dans l'ensemble l'estimation du CH₄ semble rendre compte de la différence de flux mesuré en 2013 et en 2014.

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

Les flux interpolés à une fréquence horaire puis sommés par année sont présentés dans le tableau 3.3 pour les différents modèles utilisés. Sur les deux années, selon le modèle utilisé, le flux total entrant via la PPB est estimé à 1070 et 1290 gC m⁻² an⁻¹ pour PPB-2 et PPB-1 respectivement. On observe une différence entre les deux modèles : celui utilisant uniquement la température de l'air (PPB-1) présente un stockage plus

Tableau 3.4 – Bilan de carbone annuel, en $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, en fonction des modèles utilisés. Les valeurs entre parenthèses représentent l'erreur associée au bilan (son calcul est décrit dans la partie 3.2.6)

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

important en 2013 qu'en 2014, tandis que le modèle prenant en compte la végétation (PPB-2) stocke moins de carbone en 2013 qu'en 2014. L'intégration de la végétation minimise également l'incertitude de l'estimation, la divisant approximativement par deux.

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

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

Les bilans issus des différentes combinaisons de modèles (à l'exception de RE-2, non présenté car très proche de RE-3) varient de $-245 \pm 44 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à $0 \pm 3 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ stocké dans la tourbière (Tableau 3.4). L'intégration de la végétation dans la modélisation de PPB fait baisser les bilans de carbone dans le négatif (système source) au-delà de $-200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, avec une différence entre les bilans de $220 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ environ.

Carbone organique dissout

La quantité de COD sortant de la tourbière est estimée à $8 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2013 et $16 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en 2014 (Tableau 3.3). Les concentrations moyennes en COD mesurées

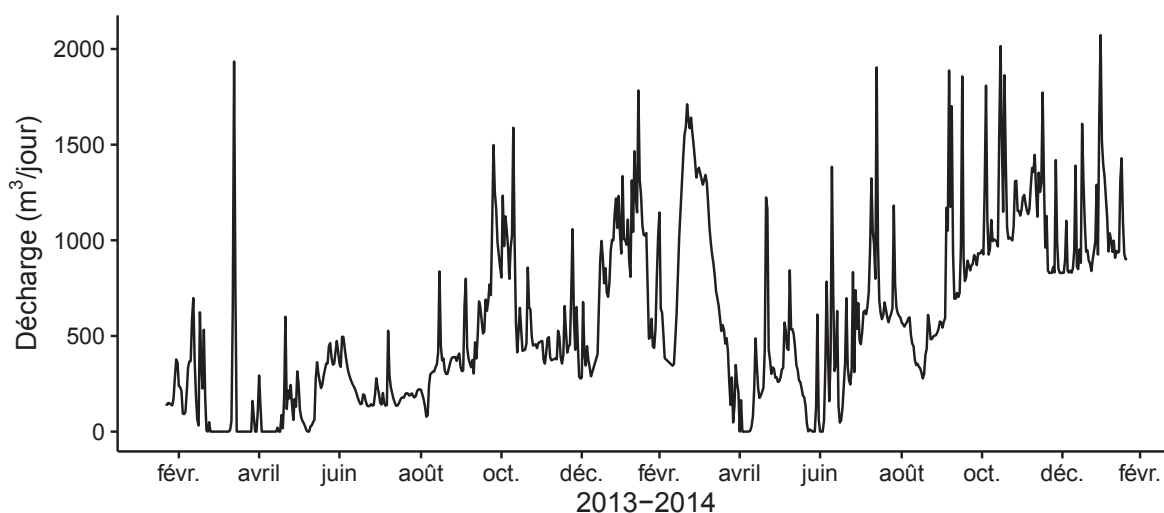


FIGURE 3.20 – Quantité d’eau quittant le bassin versant de la tourbière, modifié d’après [Binet et al. \(2013\)](#).

à l’exutoire sont très proches pour les deux années $18,6$ et $18,3 \text{ mg l}^{-1}$ respectivement. Par contre la quantité d’eau sortant de l’écosystème est plus importante en 2014 avec un export aux alentours de 1000 m^3 par jour entre octobre 2014 et février 2015 (Figure 3.20).

Représentativité locale du bilan de CO_2

Il est possible d’avoir une indication sur la représentativité locale des modèles calibrés à l’échelle de l’écosystème en recalculant les flux mesurés sur chaque placette à l’aide des modèles en question et en recalculant une RMSE (Figure 3.21).

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

Pour la PPB et si l’on excepte la placette n°5, les estimations à l’échelle de l’écosystème permettent de représenter les placettes avec une NRMSE comprise entre 20 et 90 % pour PPB-1 et entre 30 et 100 % pour PPB-2. PPB-1 et PPB-2 ont une distribution des valeurs de NRMSE relativement similaire.

La NRMSE de RE-1 est comprise entre 20 et 100 %, celle de RE-3 entre 20 et 80 %. La majorité des placettes ont une NRMSE d’environ 55 % pour RE-1 et d’environ 40 % pour RE-3 (Figure 3.21). Le modèle RE-3 a des valeurs plus faibles et une distribution plus homogène de la NRMSE que RE-1, avec davantage de placettes en dessous de

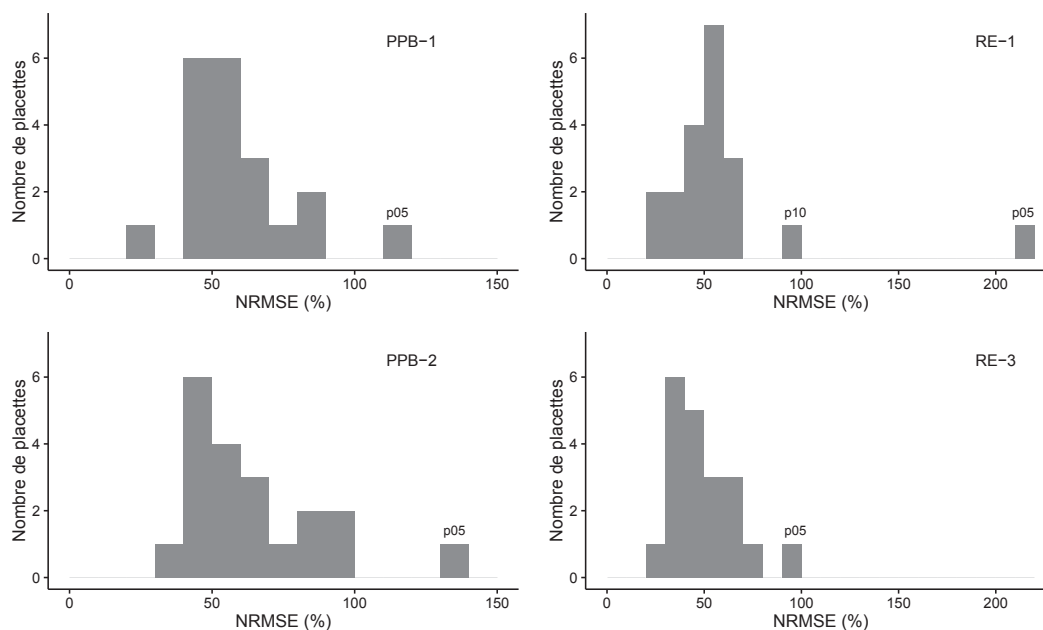


FIGURE 3.21 – Distribution des valeurs de la NRMSE recalculée par placette à partir des modèles calibrés à l'échelle de l'écosystème

50 % (12 contre 8).

3.3.4 Variabilité spatiale du bilan de CO₂

Calibration par groupe de placettes

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

Les flux, calculés pour chaque groupe à partir des mêmes équations que celles utilisées

à l'échelle de l'écosystème entier, ont des NRMSE plus importantes : de 41 à 66 % pour RE-1 et RE-3 et de 39 à 65 % pour PPB-1 et PPB-2 (Tableau 3.5).

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

Concernant la PPB, les estimations des modèles calibrés par groupes sont inférieures à celles calculées à l'échelle de l'écosystème. Ces relations sont à relativiser en considération des fortes incertitudes (Tableau 3.5, annexe G). Ainsi les estimations par groupes de PPB-1 ont des valeurs comprises entre 886 ± 501 et $1065 \pm 465 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, contre $1290 \pm 400 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et les estimation de PPB-2 varient de 808 ± 387 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, par rapport à $1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ à l'échelle de l'écosystème. Seules la PPB du groupe Graminoïde estimée avec PPB-2 est supérieure aux estimations faites pour l'ensemble des placettes. À l'inverse de la RE, l'intégration de la végétation augmente, de 1056 ± 682 à $1277 \pm 642 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, le flux du groupe Graminoïde. En revanche, comme pour la RE, le groupe Bryophytes est celui dont les flux sont les plus faibles (886 ± 501 et $808 \pm 387 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour PPB-1 et PPB-2).

Pour la PPB, les estimations de PPB-1 sont systématiquement inférieures à celles réalisées à l'échelle de l'écosystème. Pour PPB-2 seul le groupe Graminoïde à une estimation supérieure. Les différences entre PPB-1 et PPB-2 sont plus importantes que celles observées pour RE, même si la plus grande différence (221) est observée pour le même groupe, le groupe Graminoïde. Le groupe Hétérogène a cependant une

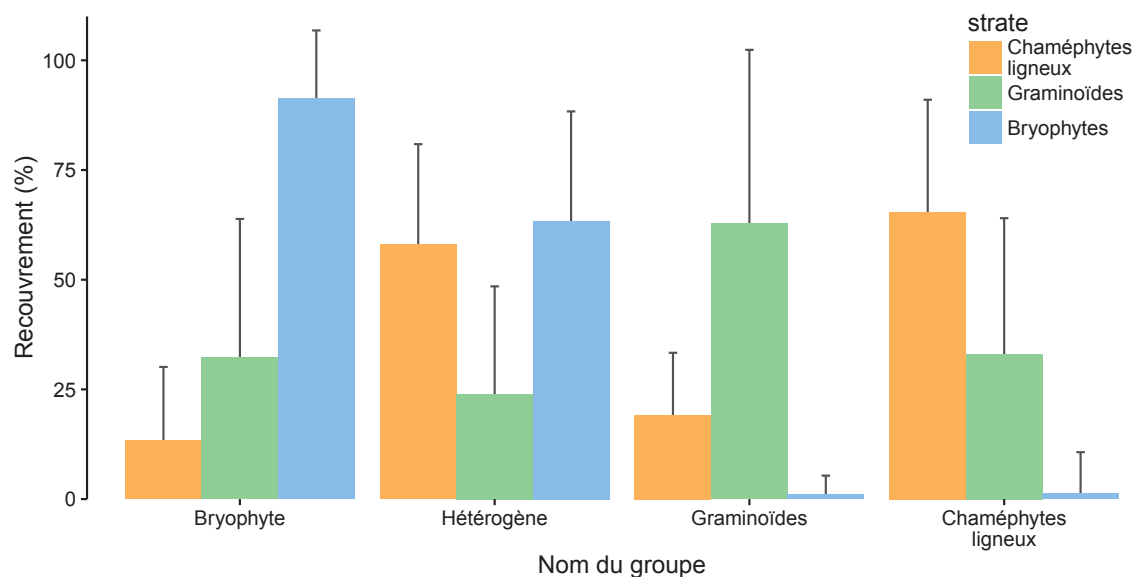


FIGURE 3.22 – Recouvrement végétal moyen par strate (en %) des 4 groupes, les groupes sont nommés en fonction de la végétation majoritaire. Les barres d'erreur représentent l'écart type.

différence du même ordre de grandeur (189), tandis que pour les deux autres groupes cette différence est plus faible (78 et 58 respectivement pour les groupes Bryophytes et Chaméphyte ligneux).

En termes de bilan de CO_2 , les groupes Chaméphyte ligneux et Bryophytes sont ceux qui sont le moins impactés par le choix des modèles (Tableau 3.6). Quand la végétation n'est pas prise en compte pour l'estimation de la RE (modèle RE-1), le groupe Bryophytes est celui dont le bilan est le moins négatif. Quand la végétation est prise en compte (modèle RE-3) c'est le groupe Graminoïde qui perd le moins de carbone (PPB-1, RE-3) voire qui en stocke (PPB-2, RE-3). Les groupes Hétérogène et Chaméphyte ligneux ont des valeurs de bilan généralement proches quand la végétation n'est pas prise en compte dans l'estimation de la PPB.

Calibration par placette

Les modèles RE-1, RE-3 ont pu être calibré pour l'ensemble des 20 placettes et le modèle PPB-2 pour 17 d'entre elles. Le modèle RE-2, proche de RE-3 n'a pas été calibré. Quant au modèle PPB-1, la calibration par placette ne convergeant pas pour la moitié d'entre elles, il n'a pas été pris en compte par la suite. Il faut noter que la dispersion importante de points rend l'estimation des paramètres limitée en termes de

Tableau 3.5 – Cumul des flux de CO_2 en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ interpolés par groupe de végétation avec les modèles RE-1 et RE-3 pour la respiration et les modèles PPB-1 et PPB-2 pour la photosynthèse. (Le modèle RE-2, très proche de RE-3 n'a pas été inclus)

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

Tableau 3.6 – Bilan de CO_2 par groupe de végétation (en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$) avec différentes combinaisons de modèles.

Modèles	Bryophytes	Hétérogène	Graminoïde	Chaméphyte ligneux
PPB-1, RE-1	-90 ± 55	-300 ± 140	-397 ± 225	-341 ± 178
PPB-1, RE-3	-138 ± 67	-328 ± 153	-59 ± 31	-378 ± 193
PPB-2, RE-1	-168 ± 97	-489 ± 221	-175 ± 89	-284 ± 140
PPB-2, RE-3	-216 ± 97	-517 ± 233	$+162 \pm 74$	-321 ± 155

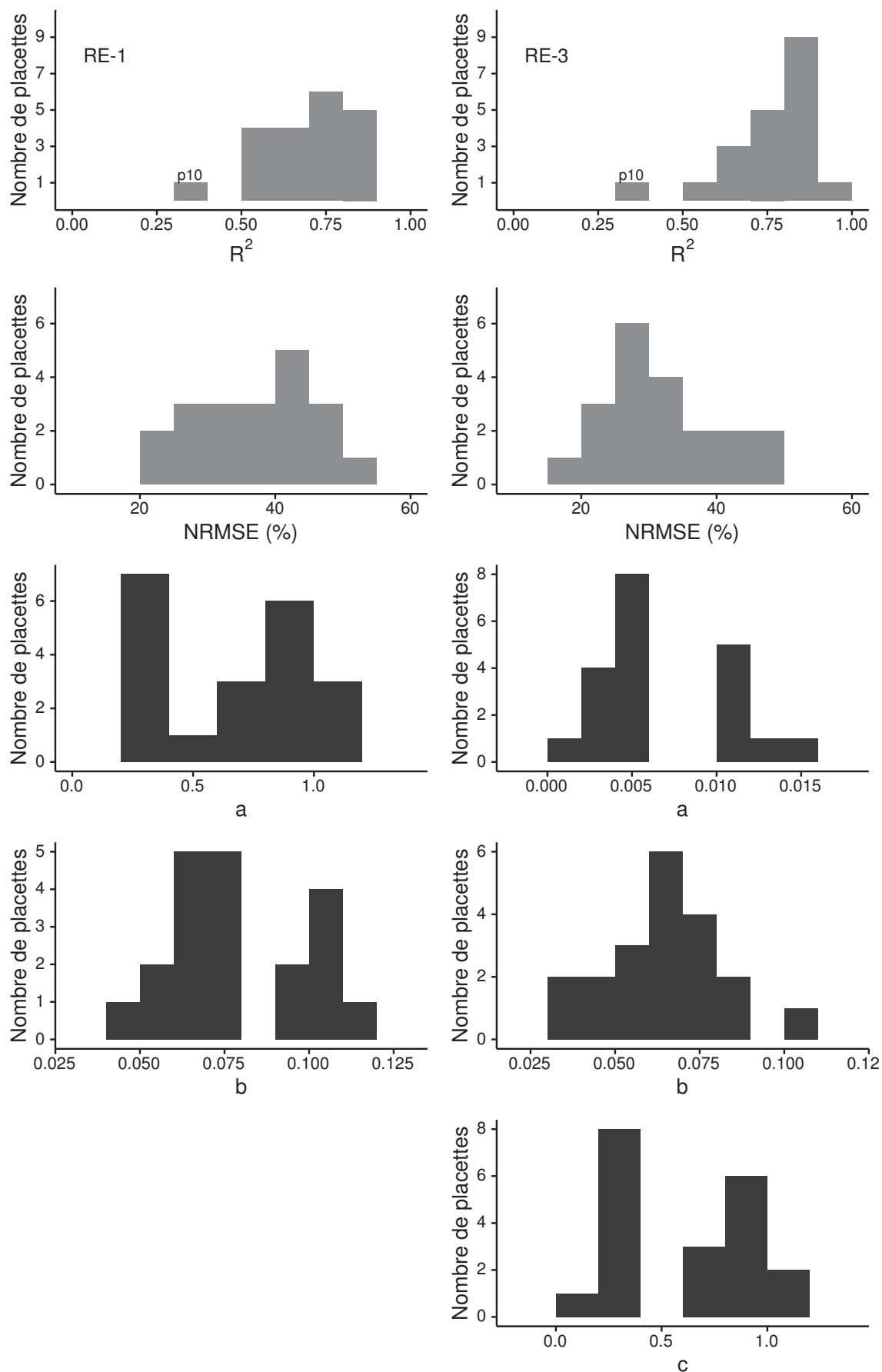


FIGURE 3.23 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) des modèles RE-1 (à gauche) et RE-3 (à droite) calibrés par placette (N=20). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

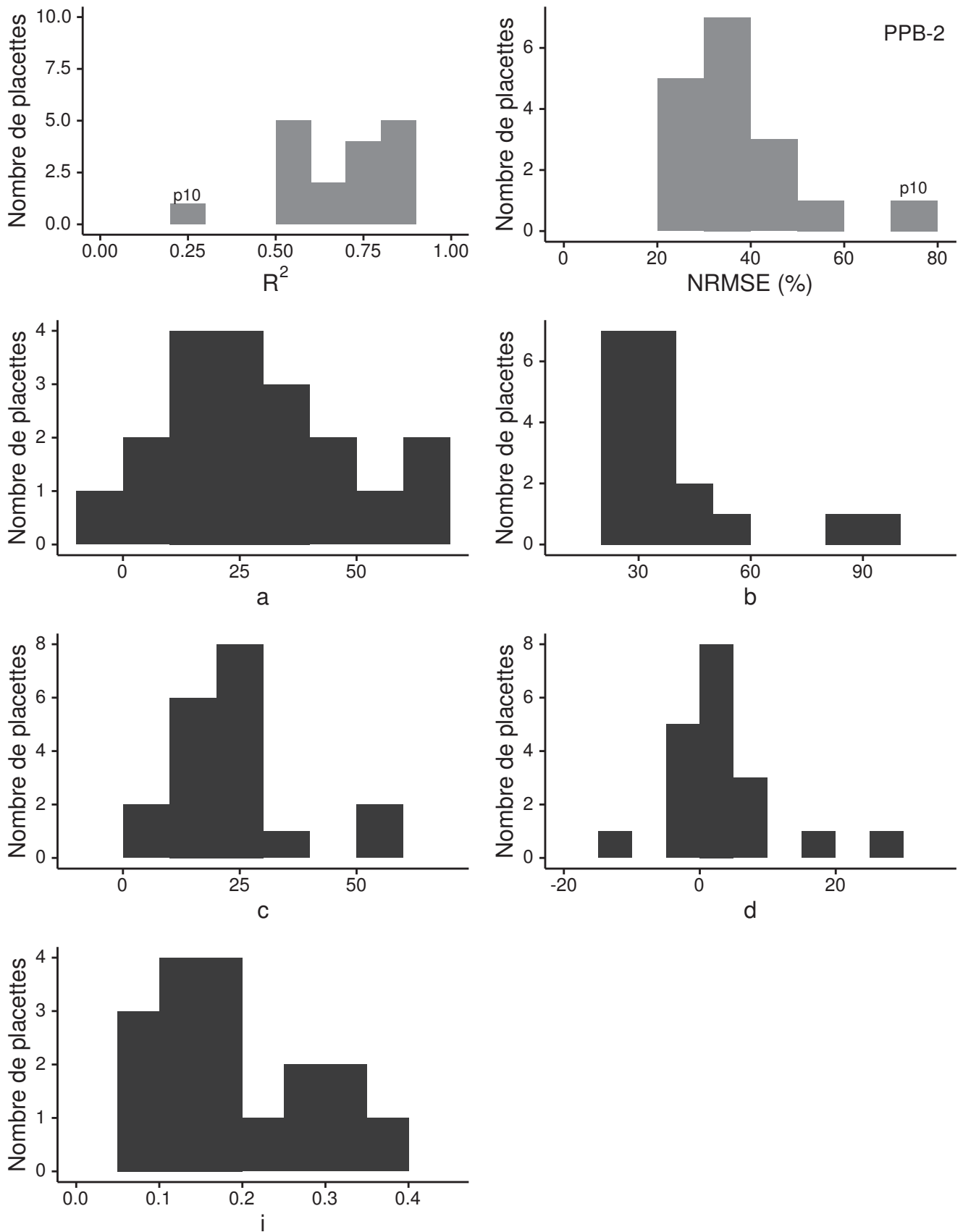


FIGURE 3.24 – Distribution de la NRMSE, du R^2 (en gris) et des paramètres (en noir) du modèle PPB-2 calibré par placette (N=17). Les lettres sous les graphes correspondent aux paramètres des équations utilisées.

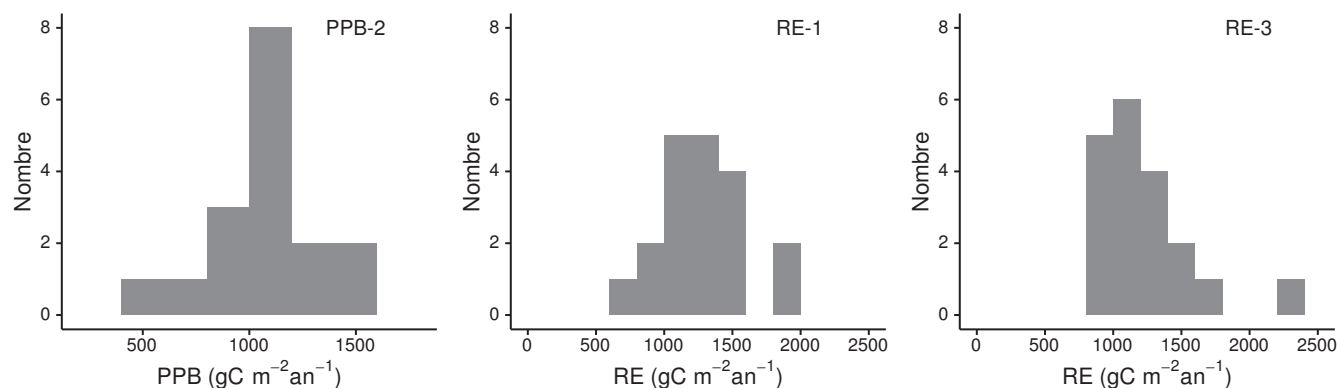


FIGURE 3.25 – Distribution des flux estimés par placette en gC m⁻² an⁻¹ pour le modèle PPB-2 (à gauche), RE-1 (au milieu) et RE-3 (à droite)

significativité. Par ailleurs que ce soit pour la PPB ou la RE, la placette n°10 semble avoir un comportement particulier.

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

Toujours à l'exception de la placette n°10, pour les modèles RE-1 et RE-3 on constate une distribution des R^2 au dessus de 0,5, avec 11 placettes au dessus de 0,7 pour RE-1 et 15 pour RE-3. Les valeurs de leurs NRMSE sont généralement plus élevées que celles obtenues à l'échelle de l'écosystème : entre 20 et 55 % pour RE-1 (contre 18 % à l'échelle de l'écosystème) et entre 15 et 50 % pour RE-3 (contre 13 %, Figure 3.13–a, 3.14–d et 3.23). Les paramètres varient dans des gammes similaires pour RE-1 et RE-3 entre 0 et 1,1 pour a (RE-1) et $a+c$ (RE-3) et entre 0,04 et 0,11 pour le paramètre b .

Sur les deux années, les quantités de carbone assimilées par la PPB (modèle PPB-2) varient entre 507 et 1409 gC m⁻² an⁻¹, avec une majorité des placettes autour de 1100 gC m⁻² an⁻¹ et une moyenne de 1052 ± 238 gC m⁻² an⁻¹. Pour la RE, la distribution des flux du modèle RE-1 s'échelonne entre 633 et 1832 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 1275 ± 314 gC m⁻² an⁻¹ et entre 828 et 2371 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de

$1218 \pm 363 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour le modèle RE-3.

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

3.4 Discussion

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

3.4.1 Modèles à l'échelle de l'écosystème

PPB

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

Lors de l'évaluation et malgré une végétation similaire, l'augmentation de la NRMSE du modèle PPB-2, intégrant l'IV, est supérieure et dépasse (en valeur absolue) celle du

modèle PPB-1. L'apport de l'IV dans l'estimation de la PPB n'est donc pas pertinent pour le jeu de données indépendant utilisé. Par ailleurs, l'intégration de l'IV à un effet beaucoup plus important en 2013 (l'estimation du flux diminue de $365 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), qu'en 2014 (diminution de $74 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$).

Les différences observées selon la façon d'estimer la PPB peuvent paraître importante, néanmoins elles sont du même ordre de grandeur que celles rencontrées par [Worrall *et al.* \(2009\)](#) qui comparent différentes approches pour modéliser des flux de gaz.

L'intégration de la végétation aux modèles d'estimation de la PPB est rarement réalisée ([Bortoluzzi *et al.*, 2006](#); [Görres *et al.*, 2014](#)), probablement à cause de la difficulté à prendre en compte ce signal. La diversité des espèces végétales rend difficile la mise en place de protocole de suivi non-destructif généralisable à un grand nombre d'espèces.

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

RE

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

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

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

F_{CH_4}

La calibration des flux de CH_4 conduit à une erreur du même ordre de grandeur que celle obtenue pour PPB-1 (Figure 3.16). L'évaluation du modèle fait doubler la NRMSE et montre sa limite : son utilisation est nécessairement restreinte à cette étude particulière.

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

Représentativité à l'échelle globale

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

Une première hypothèse permettant d'expliquer cet écart, est la différence entre les températures moyennes sur les sites : -4,3 °C et 1,2 °C pour [Trudeau *et al.* \(2014\)](#) et [Peichl *et al.* \(2014\)](#) respectivement. Ces températures sont bien plus faibles pour ces

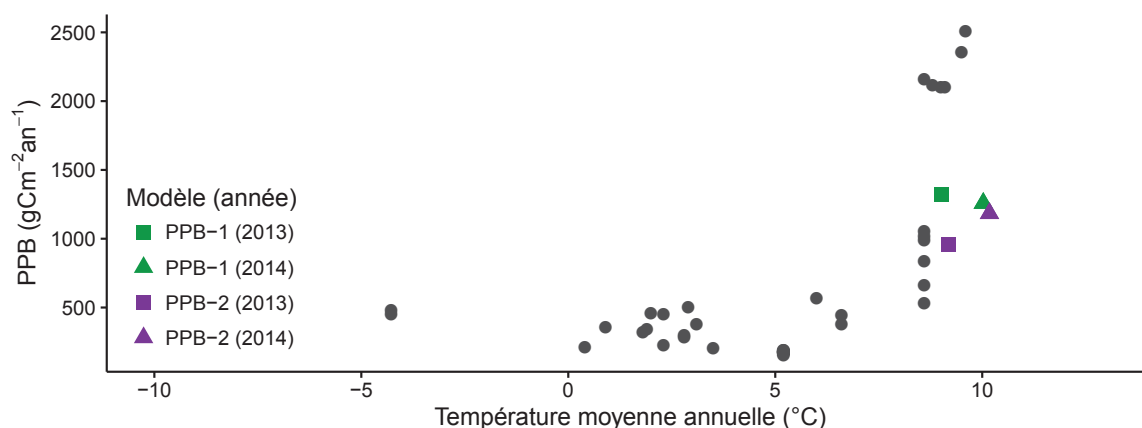


FIGURE 3.26 – Relation entre la production primaire brute (PPB) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour la tourbière de La Guette. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

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

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

Les observations sur l'intensité des flux de la PPB sont également valables pour

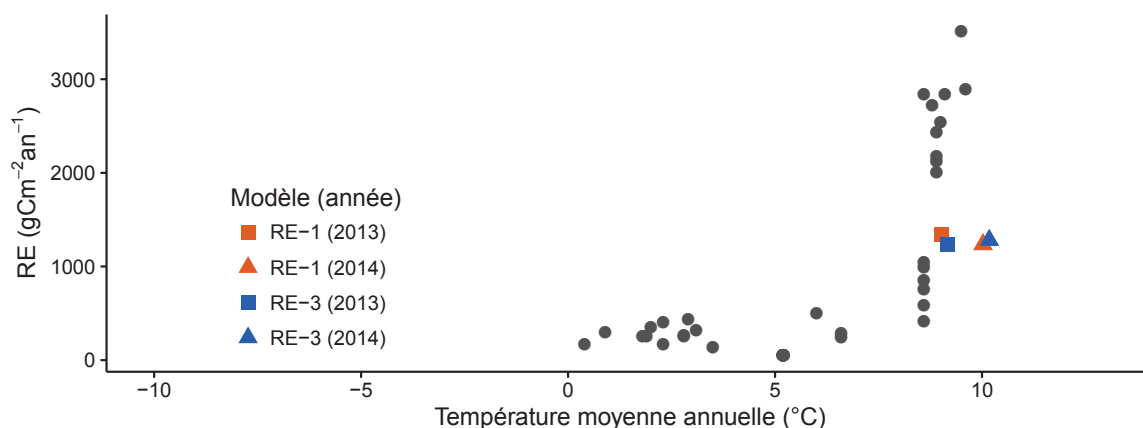


FIGURE 3.27 – Relation entre la respiration de l'écosystème (RE) et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}\text{C}$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées.

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

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

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

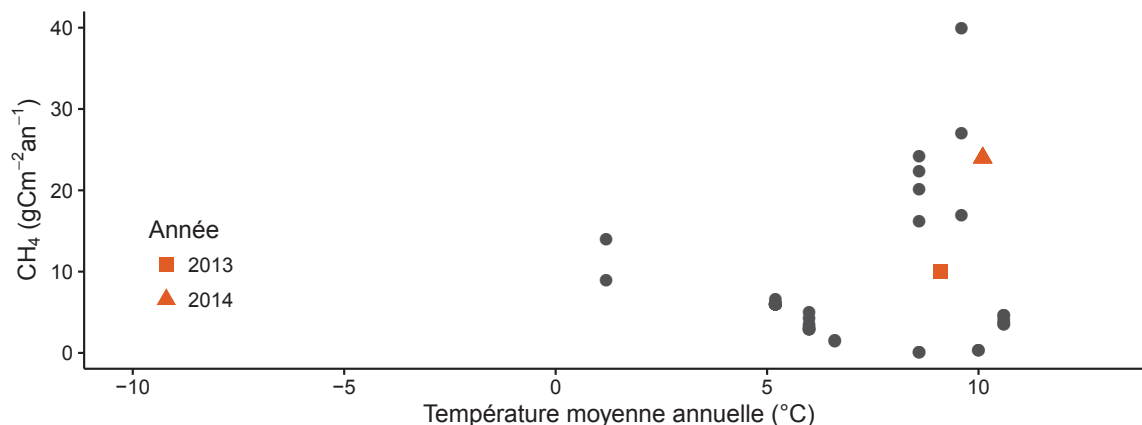


FIGURE 3.28 – Relation entre les flux de CH_4 et la température moyenne annuelle (en $^{\circ}\text{C}$) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux (en rouge).

Représentativité locale des flux de CO_2

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

Pour la PPB (et toujours en excluant la placette n°5) la différence entre les deux modèles est moins forte (Figure 3.21). La majorité des placettes ayant une NRMSE d'environ 50 % pour les deux modèles. Pour chacun d'entre eux il y a autant de placettes ayant une NRMSE inférieure à 50 % (7) que de placettes ayant une NRMSE supérieure (13). Il ne semble pas y avoir de différences significatives dans la représentativité locale des modèles PPB-1 et PPB-2.

F_{CH_4}

Comparés aux flux de CO_2 , les flux de CH_4 mesurés sur la tourbière de La Guette sont faibles : deux ordres de grandeur inférieurs. Ces flux sont dans la gamme des valeurs présentes dans la littérature, de 1 à $40 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 3.28, (Nilsson *et al.*, 2001)). Pour 2013 les valeurs mesurées sont proches de celles mesurées par Nilsson *et al.* (2008) (entre 9 et $14 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). L'absence d'étiage en 2014 expliquerait le double-

ment des flux en minimisant la zone aérobie et les possibilités d'oxydation du CH_4 (Lai, 2009). Les faibles variations du niveau de nappe sont probablement à l'origine de l'absence de relation entre ce dernier et les flux de CH_4 . Ces observations corroborent les observations faites par Trudeau *et al.* (2012) et (à développer, de ref ds trudeau2012)

Le COD

Les flux de COD estimés sur la tourbière de La Guette est très faible comparée aux flux de CO_2 . Par ailleurs, ils sont du même ordre de grandeur que les flux de CH_4 . Les quantités de COD exportées par la tourbière sont dans la gamme de celles présentes dans la littérature. Elles sont plus faibles que celles estimées par Worrall *et al.* (2009) (entre 10 et $86 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), mais plus importantes que celles estimées par Carroll et Crill (1997) dans une tourbière de bas-marais d'Amérique du nord ($3,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou celles rapportées par Waddington et Roulet (2000) ($<6 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans une tourbière de haut-marais suédoise.

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

Incertitudes et limitations du bilan

Les incertitudes les plus fortes du bilan sont sur les flux de CH_4 avec une NRMSE de 32 % lors de la calibration et de 68 % lors de la validation. Cette différence importante montre que l'estimation des flux de CH_4 à l'aide de l'indice de végétation a permis l'estimation de sa contribution au bilan de carbone de l'écosystème pour les années 2013 et 2014, mais que son utilisation dans d'autres conditions (année sèche, température

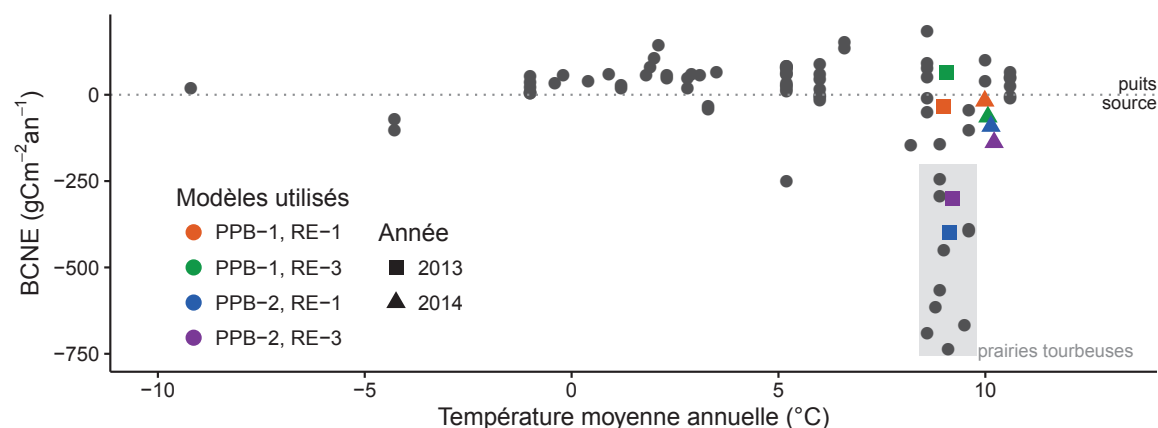


FIGURE 3.29 – Relation entre le bilan de carbone net de l'écosystème (BCNE) et la température moyenne annuelle (en °C) dans la littérature (points gris) et pour ces travaux. Les couleurs correspondent aux différentes combinaisons de modèles utilisées et la ligne de tirets sépare les écosystèmes stockant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

moyenne annuelle significativement différente) est limitée. L'importance faible du CH_4 dans le bilan de carbone de la tourbière rend ces incertitudes moins critiques que celles faites sur l'estimation de la PPB. Les incertitudes importantes sur la PPB, sont mises en évidence par les fortes variations des flux interpolés selon l'équation utilisée. Elles sont la source des variations observées en termes de bilan. À l'inverse la RE est bien contrainte. Sur les 2 années la différence entre les différentes équations utilisées ne dépassent pas $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

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

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

Puits ou source ?

En considérant les estimations qui semblent les plus pertinentes pour la PPB (PPB-2) et pour la RE (RE-3), on peut dire que la tourbière de La Guette est une

source de carbone. Ainsi elle émet, en moyenne sur les deux années, environ 220 ± 33 gC m⁻² an⁻¹ (Tableau 3.4). Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles mesurées dans des prairies tourbeuses (Figure 3.29). La tourbière est également une source de carbone plus importante en 2013 (-301 ± 47 gC m⁻² an⁻¹) qu'en 2014 (-138 ± 20 gC m⁻² an⁻¹). La légère baisse du niveau de la nappe d'eau en 2013 ne se traduit pas par une RE plus importante et cette différence est principalement liée à une hausse de la PPB. Cette hausse de la PPB est peut être liée à l'histoire du site : les années précédant les mesures sont sèches et ont pu amoindrir le potentiel de photosynthèse de l'écosystème, notamment de ses plantes pérennes (bryophytes et chaméphytes ligneux). Ce potentiel en cours de rétablissement pendant le suivi serait donc plus fort en 2014. Elles se rapprochent de celles mesurées dans des tourbières de bas-marais d'Amérique du nord : -145 gC m⁻² an⁻¹ (Carroll et Crill, 1997) ou celles mesurées dans une autre tourbière de bas-marais en Allemagne (-142 à -565 gC m⁻² an⁻¹) mais utilisée comme prairie permanente (Beyer *et al.*, 2015).

Importance relative des flux

D'une manière générale, les bilans sont principalement fonction de l'intensité des flux de CO₂. Le CH₄ et le COD ont une place marginale en termes de quantité de carbone. Malgré tout il faut noter que le méthane a un potentiel de réchauffement global équivalent à 86 fois celui du CO₂ à l'horizon de 20 ans (Myhre *et al.*, 2013). Cette caractéristique lui confère une importance élevée vis-à-vis du réchauffement malgré les faibles quantités de carbone émises. Ces observations sont cohérentes avec d'autres études comme Bortoluzzi *et al.* (2006); Worrall *et al.* (2009). Cependant si les quantités de C émises sous forme de CH₄ sont faibles dans le bilan de carbone de la tourbière de La Guette, il faut considérer le fait que seul le flux diffusif de CH₄ a pu être mesuré et estimé (c'est également le cas pour les études citées précédemment). Les émissions de CH₄ par ébullition sont exclues du bilan. Rarement estimé, ce flux peut représenter 17 à 66 % d'une émission (Gogo *et al.*, 2011; Christensen *et al.*, 2003), et être potentiellement très fort : plus de 35 gC m⁻² par événement (Glaser et Chanton, 2009).

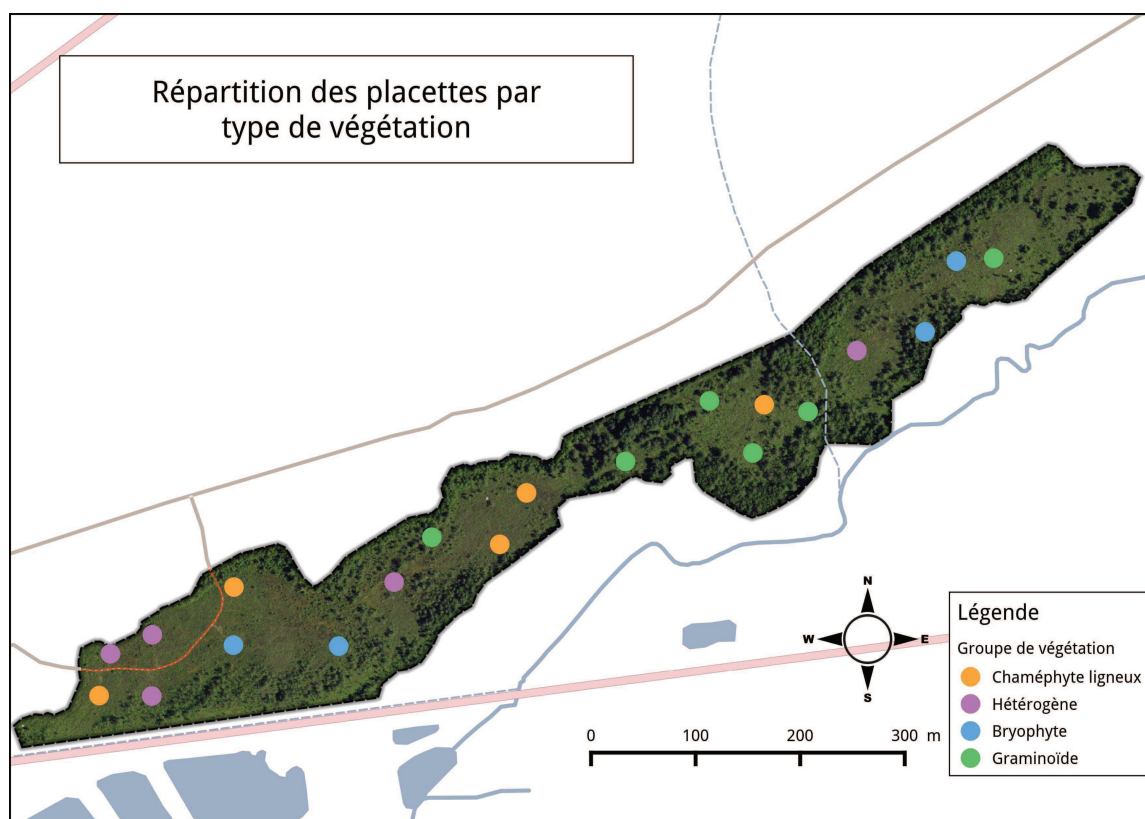


FIGURE 3.30 – Distribution des groupes de végétation sur la tourbière de La Guette.

La présence de végétaux vasculaires qui en transportant le CH_4 dans l'atmosphère diminuent la concentration en CH_4 dans le sol tendraient cependant à diminuer ce phénomène (Chanton, 2005).

3.4.4 Variabilité spatiale sur la tourbière de La Guette

Distribution des groupes de végétation

Si quelques placettes proches géographiquement ont des recouvrements végétaux voisins (les placettes p18 et p19; p02, p03 et p04; p12, p14 et p16) les autres ne présentent pas un tel lien (Figure 3.30). Par ailleurs, au sein d'une même classe peuvent être rassemblées des placettes très éloignées spatialement, les placettes p01 et p15 par exemple ou les placettes p02 et p17 ou p09 et p20. Ceci montre une variabilité spatiale importante du recouvrement végétal mais également que cette variabilité ne semble pas répartie géographiquement, selon un gradient quelconque.

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

L'estimation des flux par groupe de végétation montre que lorsque la strate muscinale est la plus importante, l'intensité des flux est plus faible. Cette observation est valable pour la PPB et est cohérente avec la littérature qui rapporte une productivité plus faible des sphaignes (notamment par rapport aux herbacées) (Rydin et Jeglum, 2013c; Beyer *et al.*, 2015). La RE du groupe Bryophytes est également plus faible que celle des autres groupes. Dans ce cas le niveau élevé de la nappe et la proportion plus faible de plantes vasculaires, qui permettent l'aération du milieu et la stimulation de la RE par la libération d'exsudats racinaires, peut expliquer la faible intensité du flux.

Les groupes Hétérogène et Chaméphyte ligneux sont proches et sont des sources de carbone importantes quelle que soit la combinaison de modèles. La RE de ces groupes est plutôt élevée ($> 1200 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), et est couplée à une PPB plutôt faible (située entre celle du groupe Bryophytes et celle du groupe Graminoïde). Le point commun de ces deux groupes est la proportion de la strate arbustive qui dépasse 50 %. Ceci est cohérent avec la croissance limitée de la strate arbustive (par rapport à la strate herbacée) au cours de la saison de végétation (donc PPB plus faible) (Rydin et Jeglum, 2013c). La Re plus forte peut elle s'expliquer par la présence des racines.

Le groupe Graminoïde est le plus particulier, son comportement varie de façon importante en fonction des modèles. C'est le seul groupe dont une des estimations du bilan de CO₂ est positive (fonction puits). Cette observation est contraire à ce que l'on attend. En effet notre hypothèse de départ relie un envahissement par une végétation vasculaire à une augmentation de la RE, causée par une meilleure aération du milieu, et donc à un bilan qui tendrait davantage à être une source de carbone. Cette augmentation de la RE n'est pas visible, le groupe Graminoïde est même celui pour lequel la RE est la plus faible. Pour expliquer cette observation on peut faire l'hypothèse que le potentiel de photosynthèse des plantes pérennes, notamment des sphaignes, n'ait pas encore retrouvé son maximum après avoir été affaibli pendant les années sèches précédant les mesures. Cette hypothèse est cohérente avec une photosynthèse forte de la Molinie telle qu'on peut l'observer (Tableau 3.5). La PPB de la strate herbacée

(principalement la Molinie) n'est pas ou peu limitée que ce soit par l'histoire du site.

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

Quantification de la variabilité spatiale

La distribution des flux calculés par placette permet, de faire une première estimation quantifiée de la variabilité spatiale. La variabilité spatiale mesurée sur le site de La Guette est relativement importante comparée aux moyennes observées dans différents sites (Figure 3.31–A). La variabilité spatiale de la RE, similaire en 2013 et 2014, l'est davantage encore (Figure 3.31–B). La variabilité spatiale du bilan, dépasse les moyennes relevées dans la littérature (Figure 3.31–C).

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

3.5 Conclusions

Le bilan de carbone établi pour la tourbière de La Guette montre qu'elle fonctionne comme une source de carbone, et qu'elle émet environ $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ dans l'atmosphère. Ce bilan est principalement déterminé par les flux de CO_2 qui sont importants, le CH_4 et le COD ayant des flux d'une magnitude moindre. La calibration des modèles par groupe de placette a montré que les placette d'herbacée étaient les plus proches d'un fonctionnement en puits de carbone de par l'importance de leur

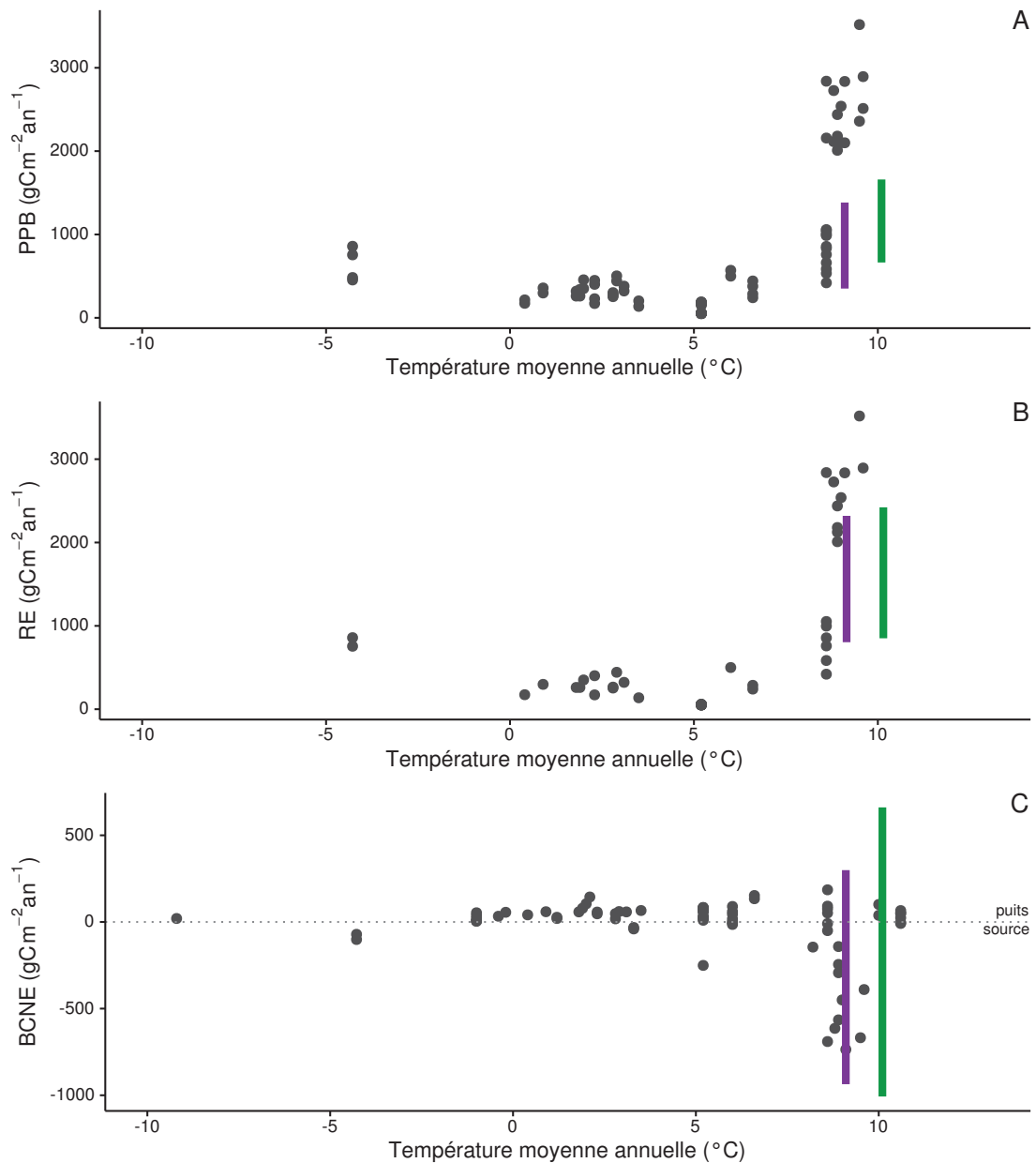


FIGURE 3.31 – Variabilité spatiale, par placette, des flux issus des modèles PPB-2 et RE-3, comparée aux valeurs relevées dans la littérature (points gris). Les barres violettes représentent les gammes mesurées en 2013 et les barres vertes celles mesurées en 2014. Le tableau de l’annexe A recense les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

photosynthèse. Ce constat suggère l’importance de l’histoire du site et de l’effet des années précédentes, plus sèches, sur l’écosystème. L’étude de la variabilité spatiale malgré ses limites montre l’importance qu’elle peut avoir et la nécessité de la considérer lors de l’étude de ces écosystèmes. Enfin l’importance de l’évaluation, rarement effectuée, a également été mise en avant puisqu’elle permet de mieux connaître les limites des modèles employés.

CHAPITRE 4

EFFETS DE L'HYDROLOGIE SUR LES FLUX DE GES – APPROCHE EXPÉRIMENTALE

4.1	Introduction	112
4.2	Procédure expérimentale	114
4.2.1	Expérimentation I	117
4.2.2	Expérimentation II	118
4.3	Résultats	118
4.3.1	Expérimentation I	118
4.3.2	Expérimentation II	125
4.3.3	Comparaison des deux expérimentations	130
4.4	Discussion	134
4.4.1	Comparaison des flux de carbone à ceux mesurés sur le terrain	134
4.4.2	Effet des variations du niveau de la nappe sur les flux de gaz	135
4.4.3	Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de GES	137
4.4.4	Conclusions	137

4.1 Introduction

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

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

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

Référence	ENE	RE	PPB
Strack et Zuback, 2013			
Aurela <i>et al.</i> , 2007			NA
Peichl <i>et al.</i> , 2014			
Lund <i>et al.</i> , 2012			
Lund <i>et al.</i> , 2012			
Ballantyne <i>et al.</i> , 2014			

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

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

n'est pas aisément généralisable.

Lors d'expérimentations consistant à manipuler le niveau de la nappe d'eau, la vitesse et/ou la manière de simuler une remontée du niveau de l'eau peut également influencer la réponse des flux de GES. [Strack et Price \(2009\)](#) ont ainsi observé en suivant les flux de CO_2 sur des mésocosmes de tourbe, qu'une réhumectation graduelle alimentée par le bas de la colonne de sol conduisait à une baisse de la RE, alors qu'une hausse rapide par le haut de la colonne (simulant un événement pluvieux) conduisait à un pic de RE. Une observation similaire d'augmentation importante de la RE après réhumectation a également été observée par [McNeil et Waddington \(2003\)](#).

Au cours des deux années de suivi des flux de CO_2 et de CH_4 dans la tourbière de La Guette (2013 et 2014), le niveau de la nappe d'eau est resté relativement élevé et a très faiblement varié en comparaison avec les années précédentes bien plus sèches (Figure 2.5). En conséquence, l'effet des variations de nappe d'eau sur les flux de GES n'a pu être investigué. L'effet de cycles de dessiccation/réhumectation sur les émissions de CO_2 et de CH_4 est cependant certain et on peut faire l'hypothèse qu'une baisse du niveau de la nappe entraînerait une augmentation des flux de RE, et possiblement une diminution des flux de CH_4 . On peut également attendre un pic d'émission de la RE au moment de la réhumectation.

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

4.2 Procédure expérimentale

L'étude des cycles de dessiccation/réhumectation est effectuée sur des mésocosmes cylindriques (30 cm de diamètre et de profondeur) dont la végétation est composée exclusivement de sphaignes. Ces derniers ont été prélevés dans la tourbière de La Guette et installés en extérieur, dans des trous creusés dans le sol. Au contraire d'échantillons



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

4.2. Procédure expérimentale

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

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

en chambre climatique, cette méthode a l'inconvénient de ne pas permettre un contrôle total des variables expérimentales comme les apports d'eau ou la température. Cependant, elle permet de maintenir les échantillons dans des conditions plus proches de celles présentes in-situ et notamment le rayonnement solaire, dont la luminosité est inatteignable en chambre climatique. Deux expérimentations ont été réalisées, la première (expérimentation I) durant l'été 2013 avec un seul cycle long. Cette expérimentation a été effectuée dans le cadre des stages de Master de Zi Yin de l'Université de Fudan en Chine, qui s'est occupée d'une grande partie de l'acquisition de données de CO_2 et des variables environnementales et de Paul Gaudry de l'Université d'Orléans qui s'est occupé de faire les mesures de CH_4 . La seconde (expérimentation II) a été réalisée pendant l'été 2014 avec trois cycles, plus courts et a été effectuée dans le cadre des stages de Master de Tianyi Ji, de l'Université de Fudan en Chine qui s'est occupé de l'acquisition des données CO_2 , et de Sarah Williams qui a réalisé les mesures de CH_4 .

Pour les deux expérimentations, les flux de CO_2 et de CH_4 ont donc été suivis ainsi que la température de l'air, du sol (à -5 cm), le niveau de nappe d'eau, et la teneur en eau du sol pendant les différentes phases de dessiccation et de réhumectation.

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

Les placettes subissant les cycles de dessiccation seront nommées groupe « Dessiccation » et les placettes ne subissant pas les cycles, groupe « Contrôle ». Pour le CO_2 et le CH_4 , l'analyse a été faite sur les flux moyennés sur une journée, les flux ayant été généralement mesurés deux fois par jour.

4.2.1 Expérimentation I

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

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

4.2.2 Expérimentation II

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

4.3 Résultats

4.3.1 Expérimentation I

Dynamique hydrologique

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

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

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

La réponse hydrologique au cycle de dessiccation/réhumectation est différente selon qu'on l'observe à travers le niveau de la nappe ou la teneur en eau du sol (Figure 4.4). Pendant la dessiccation du groupe « Contrôle » le niveau de nappe reste, dans un premier temps, constant jusqu'à la campagne n°8 puis il diminue. Pendant la phase de réhumectation, ce même groupe suit un « chemin » identique, le niveau de nappe commence par augmenter avec une variation limitée de la teneur en eau du sol jusqu'à la campagne n°18, puis par la suite, la teneur en eau du sol augmente tandis que le niveau de nappe reste plus constant voire diminue. Pour le groupe « Dessiccation », on observe une diminution conjointe du niveau de nappe et de la teneur en eau lors de la phase de dessiccation. Cette relation n'est cependant pas strictement linéaire avec une

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

Les flux de CH₄

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

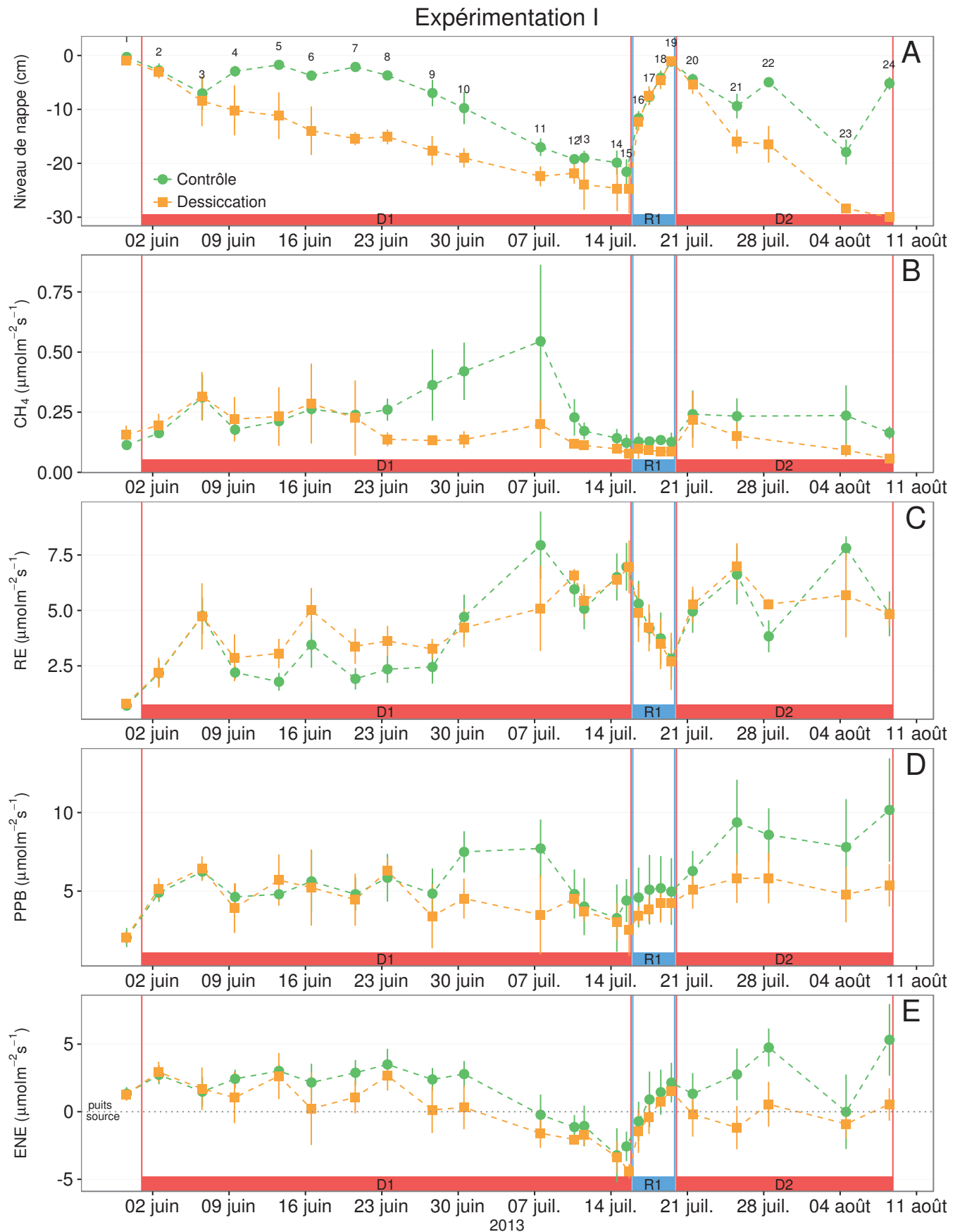


FIGURE 4.2 – Expérimentation I : Évolution de la moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH₄, RE, PPB, ENE en μmol m⁻² s⁻¹, B, C, D, E de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase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

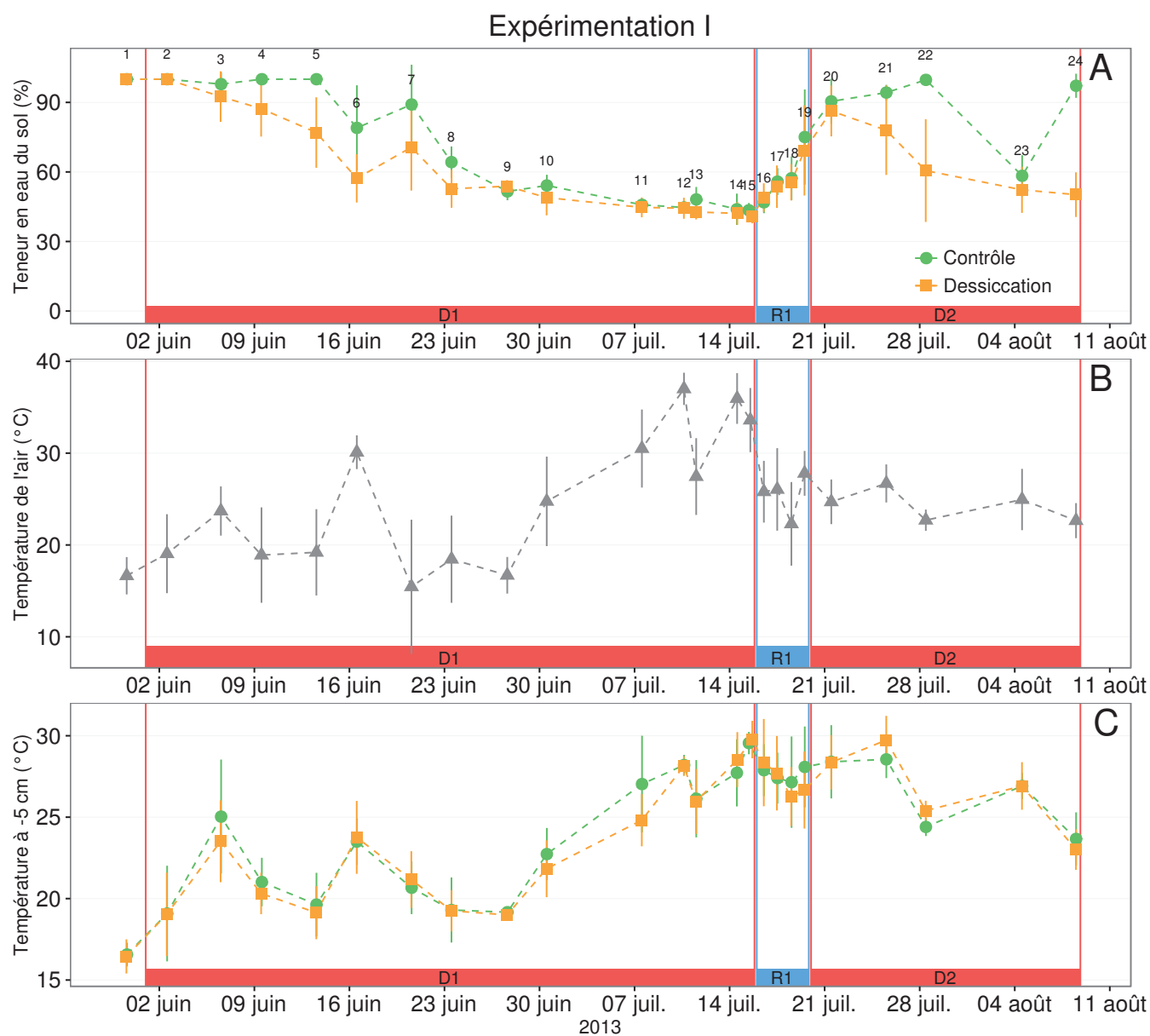


FIGURE 4.3 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et de la température du sol à -5 cm (C) de juin à août 2013, dans les placettes « Contrôle » et « Dessiccation ». Les phases de dessiccation (D) sont représentées en rouge et la phase de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

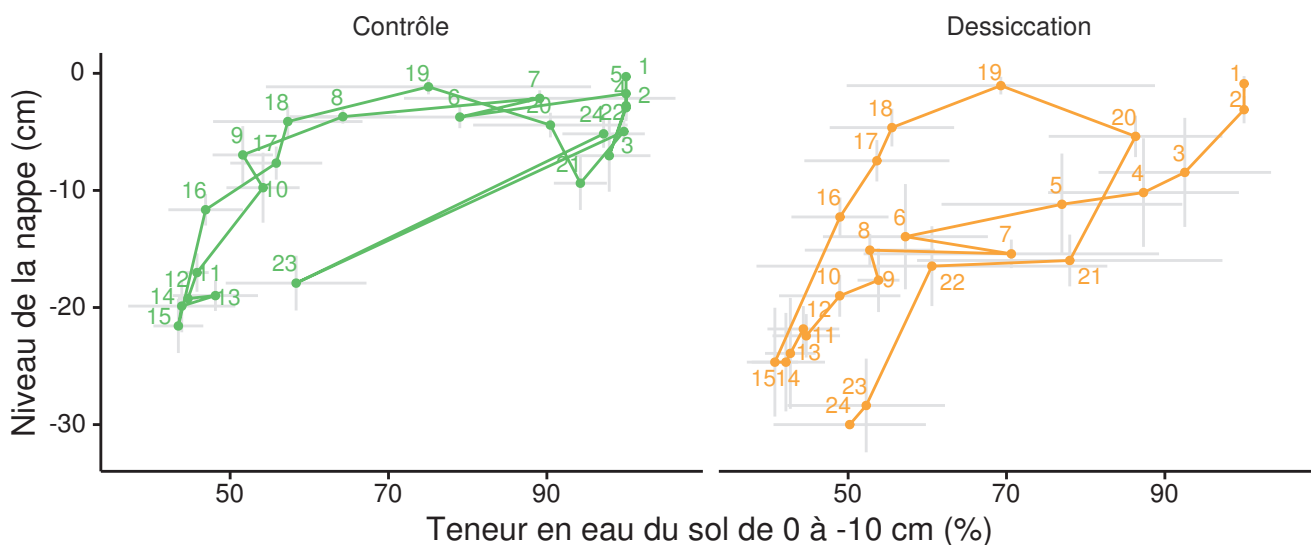


FIGURE 4.4 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation I. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.

La RE

Pendant la phase de dessiccation, les flux de la RE tendent à augmenter quel que soit le groupe de placettes considéré (Figure 4.2-C). Ces valeurs inférieures à $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ début juin, atteignent environ $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les deux groupes mi-juillet, avant la réhumectation. La RE du groupe « Dessiccation » est supérieure à celle du groupe « Contrôle » pendant une grande partie du mois de juin. Cependant la RE du groupe « Dessiccation » augmente régulièrement pendant l'ensemble de cette phase jusqu'à $3,26 \pm 0,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tandis que les valeurs du groupe « Contrôle » restent, dans un premier temps, stables jusque fin juin ($2,45 \pm 0,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). À partir de début juillet, les valeurs de RE du groupe « Contrôle » augmentent jusqu'à dépasser les valeurs du groupe « Dessiccation ». La RE de ce groupe atteint un maximum à $7,93 \pm 1,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ le 8 juillet avant de retrouver des valeurs proches de celles observées dans le groupe « Dessiccation ». Cette augmentation brusque correspond temporellement à celle observée, pour le même groupe, dans les flux de CH_4 . Lors de la phase de réhumectation, les flux de RE diminuent de façon très similaire pour les deux groupes pour atteindre $2,75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lors de la campagne n°19. Ce minimum reste cependant plus élevé que les valeurs mesurées initialement ($0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Après

la phase de réhumectation, les flux des deux groupes restent relativement proches et augmentent à mesure que le niveau de la nappe diminue à nouveau (Figure 4.2-A).

La PPB

Pour les deux groupes, les flux de PPB restent stables pendant la phase de dessiccation (Figure 4.2-D) : entre 5 et 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5,29 \pm 0,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de moyenne pour les deux groupes) jusqu'au 24 juin. Ensuite, comme pour le CH_4 et la RE, les valeurs de la PPB du groupe « Contrôle » augmentent et s'écartent de celles mesurées dans le groupe « Dessiccation ». À la fin de cette phase de dessiccation, les flux redeviennent identiques entre les traitements et atteignent un minimum proche de 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pendant la phase de réhumectation, la PPB augmente légèrement pour les deux groupes. La PPB dans le groupe de contrôle a des valeurs supérieures à celles du groupe « Dessiccation ». Pendant la deuxième phase de dessiccation, la PPB augmente pour les deux groupes, avec un maximum de $5,83 \pm 1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Dessiccation » et de $10,17 \pm 3,30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Contrôle ».

L'ENE

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

la réhumectation puis se stabilise autour de 0.

Météorologie

Pendant la première phase de dessiccation (mois de juin), les températures de l'air restent plus ou moins stables autour d'une valeur de 26 °C jusqu'à la campagne n°9, puis elles augmentent jusqu'à la fin de la phase de dessiccation où elles atteignent 42 °C (Figure 4.2–B). Les températures de l'air diminuent pendant la réhumectation puis restent stables avec des valeurs proches de 22 °C. Les températures du sol à –5 cm de profondeur suivent les mêmes tendances que la température de l'air, à l'exception d'une baisse moins prononcée suite à la réhumectation (Figure 4.2–C).

Synthèse des résultats de l'expérimentation I

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

4.3.2 Expérimentation II

Cette expérimentation est basée sur le suivi de trois phases de dessiccation chacune suivie d'une phase de réhumectation.

Dynamique hydrologique

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

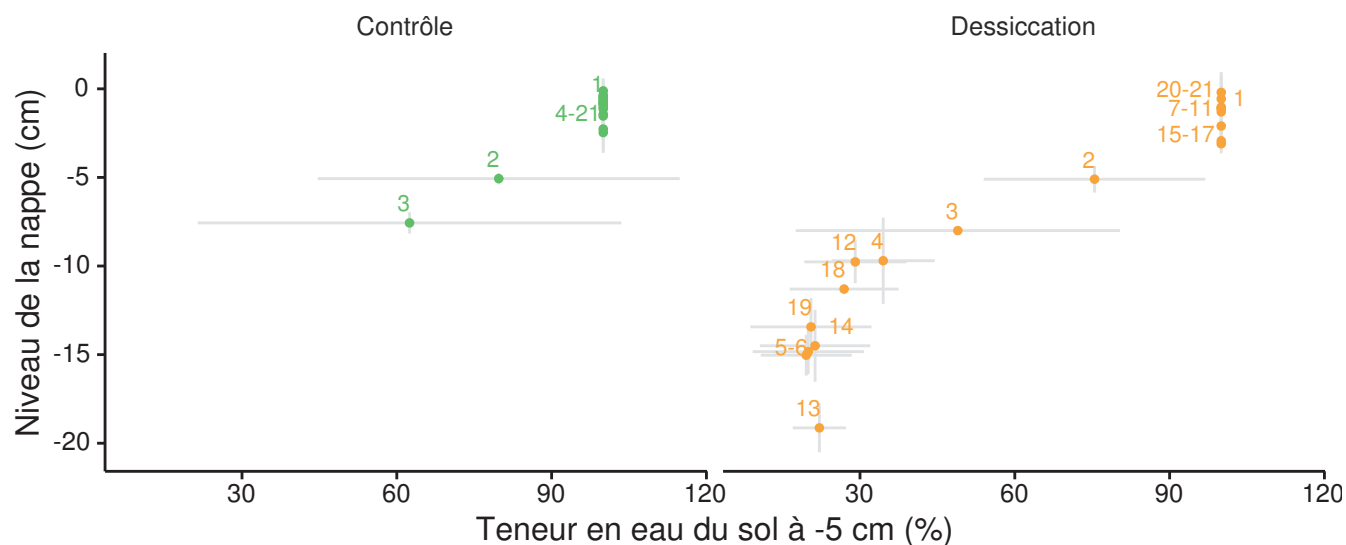


FIGURE 4.5 – Relation entre les niveaux de nappe et la teneur en eau du sol lors de l'expérimentation II. Les numéros correspondent à l'ordre des campagnes de mesures et les lignes grises aux déviations standards.

niveau de nappe constant et élevé, supérieur à -5 cm la plupart du temps. Ce dernier n'a baissé dans les « Contrôle », avec la teneur en eau du sol, que lors des campagnes 2 et 3 où il atteint son point le plus bas à -8 cm. Les niveaux de nappe minimum des différents cycles sont -15 , -19 et -13 cm respectivement pour D1, D2 et D3.

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

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

Les flux de CH_4

Les flux moyens de CH_4 varient entre $0,07$ à $0,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 4.6–B). Dans l'ensemble, les flux du groupe « Contrôle », à l'exception de la première me-

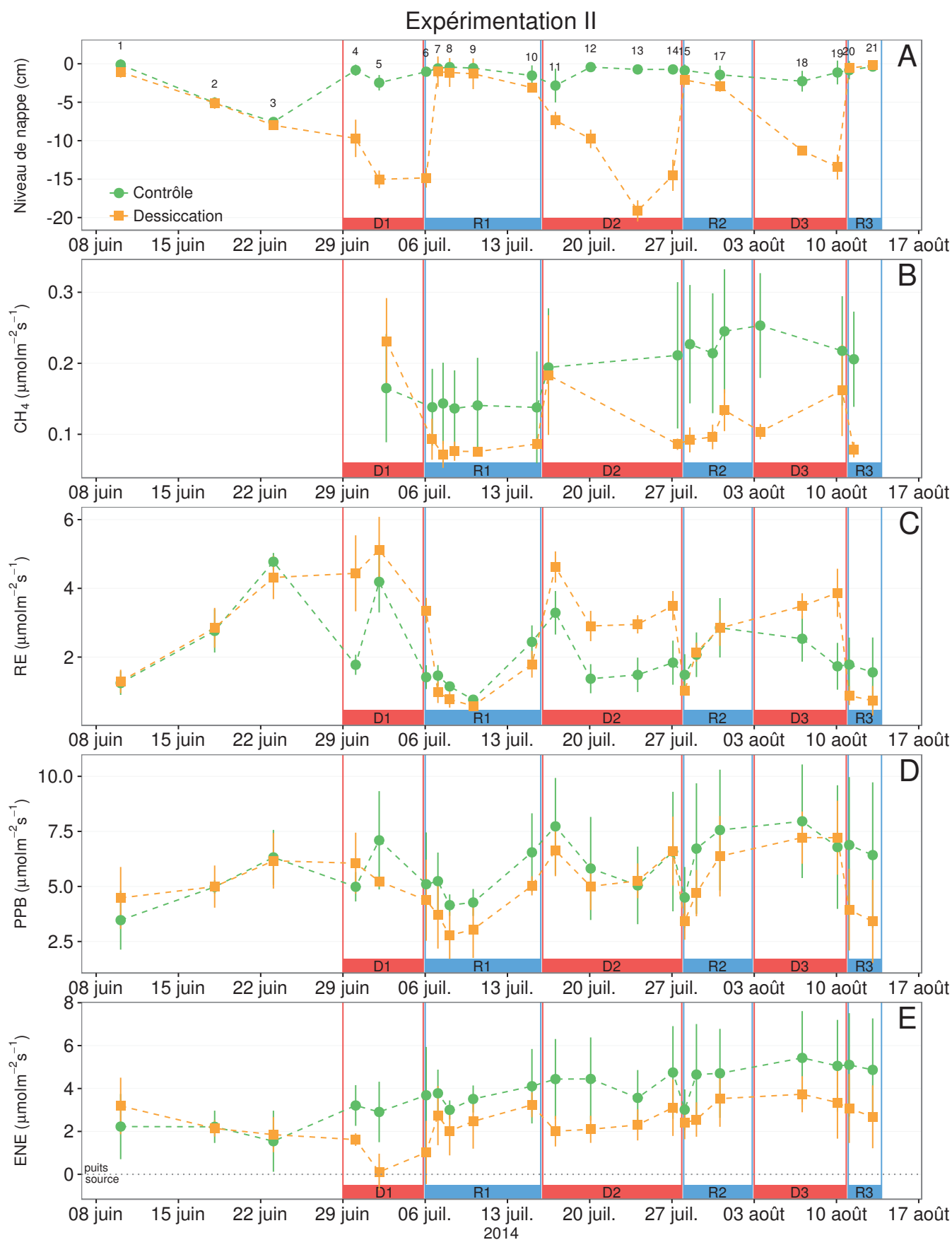


FIGURE 4.6 – Expérimentation II : Moyenne journalière du niveau de nappe en cm (A), et des flux, CH_4 , RE, PPB, ENE en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, B, C, D, E. Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu. Les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

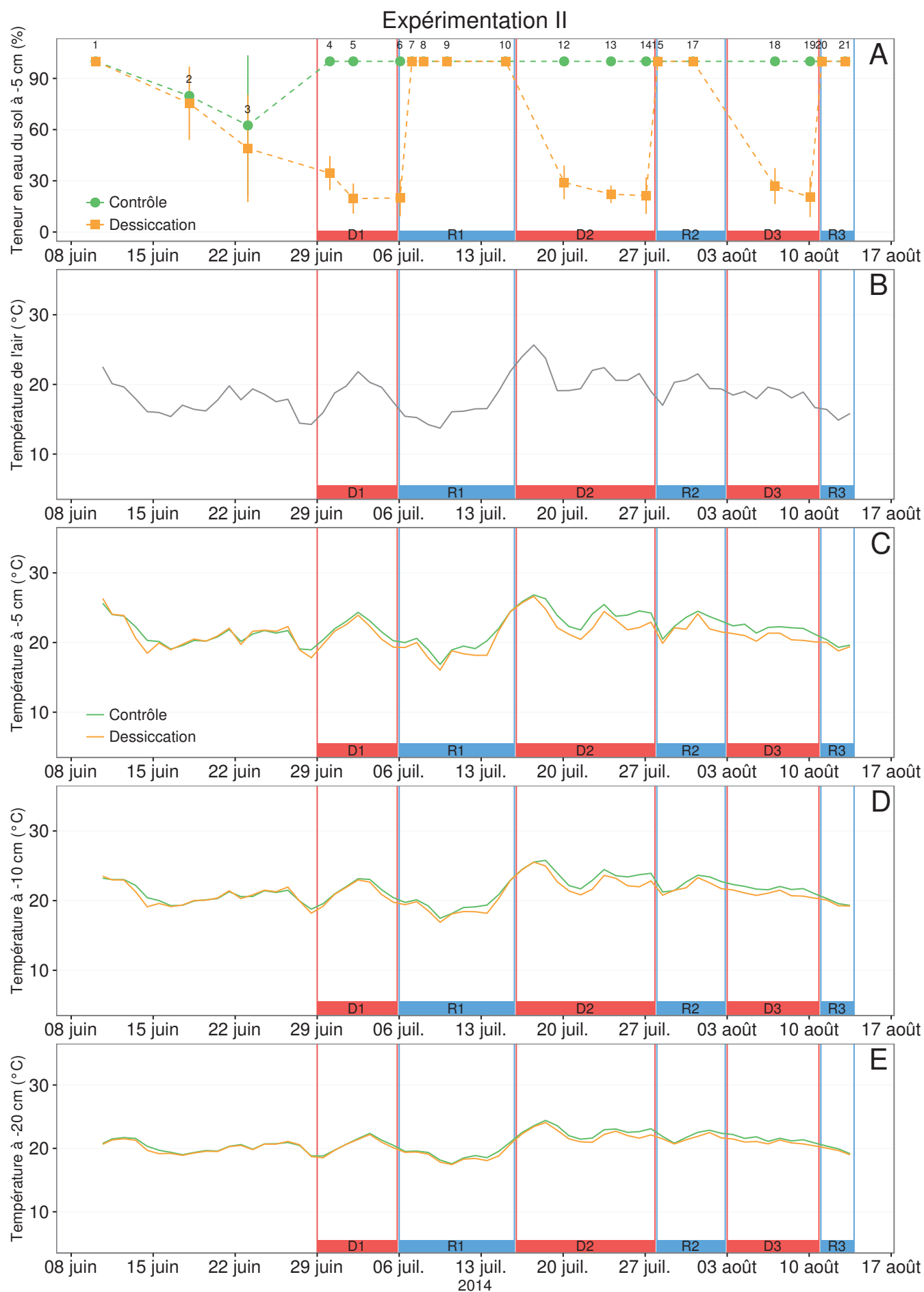


FIGURE 4.7 – Expérimentation II : Évolution de la teneur en eau du sol à -5 cm (A), de la température de l'air (B), et des températures du sol à -5 , -10 , -20 cm (C, D, E). Les cadres et bandes colorées correspondent aux phases de dessiccation (D) en rouge et aux phases de réhumectation (R) en bleu.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

sure, sont supérieurs aux flux du groupe « Dessiccation » : moyennes globales de $0,20 \pm 0,06$ et $0,11 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivement). Les émissions du groupe « Contrôle » tendent à augmenter sur la période de mesure. Une tendance similaire, est également visible pour le groupe « Dessiccation ». Concernant les cycles de dessiccation/réhumectation, il est difficile de dégager des comportements communs entre eux. Le passage de la phase R1 à D2 semble provoquer une émission importante de CH_4 (Figure 4.6-B). Cette émission se maintient pour le groupe « Contrôle » et ne dure pas pour le groupe « Dessiccation ». Pour le groupe « Dessiccation » il semble également y avoir un pic de CH_4 à la fin de la phase D3. La relation entre le CH_4 et le niveau de nappe n'est pas plus visible en rassemblant l'ensemble des données (Figure 4.8-B).

La RE

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

La PPB

Sur l'ensemble de la période de mesure, la PPB est comprise entre $2,78$ et $7,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figure 4.6-D). Avant le début des traitements, les flux des deux groupes

sont similaires. À partir de la première phase de dessiccation, la PPB du groupe « Contrôle » est supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». Pour les deux groupes, la PPB est plus importante lors des phases de dessiccation comparée aux phase de réhumectation, avec des moyennes respectives de $6,35 \pm 2,19$ contre $5,80 \pm 2,20$ pour le groupe « Contrôle » et de $5,95 \pm 1,46$ contre $4,05 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le groupe « Dessiccation ».

L'ENE

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

Météorologie

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

4.3.3 Comparaison des deux expérimentations

Pour le CH_4 , que ce soit pour l'expérimentation I ou II, aucune tendance ne semble se dégager vis à vis du niveau de la nappe (Figure 4.8–A et B). Une relation inverse est observée, pour les deux expérimentations, entre la RE et le niveau de la nappe

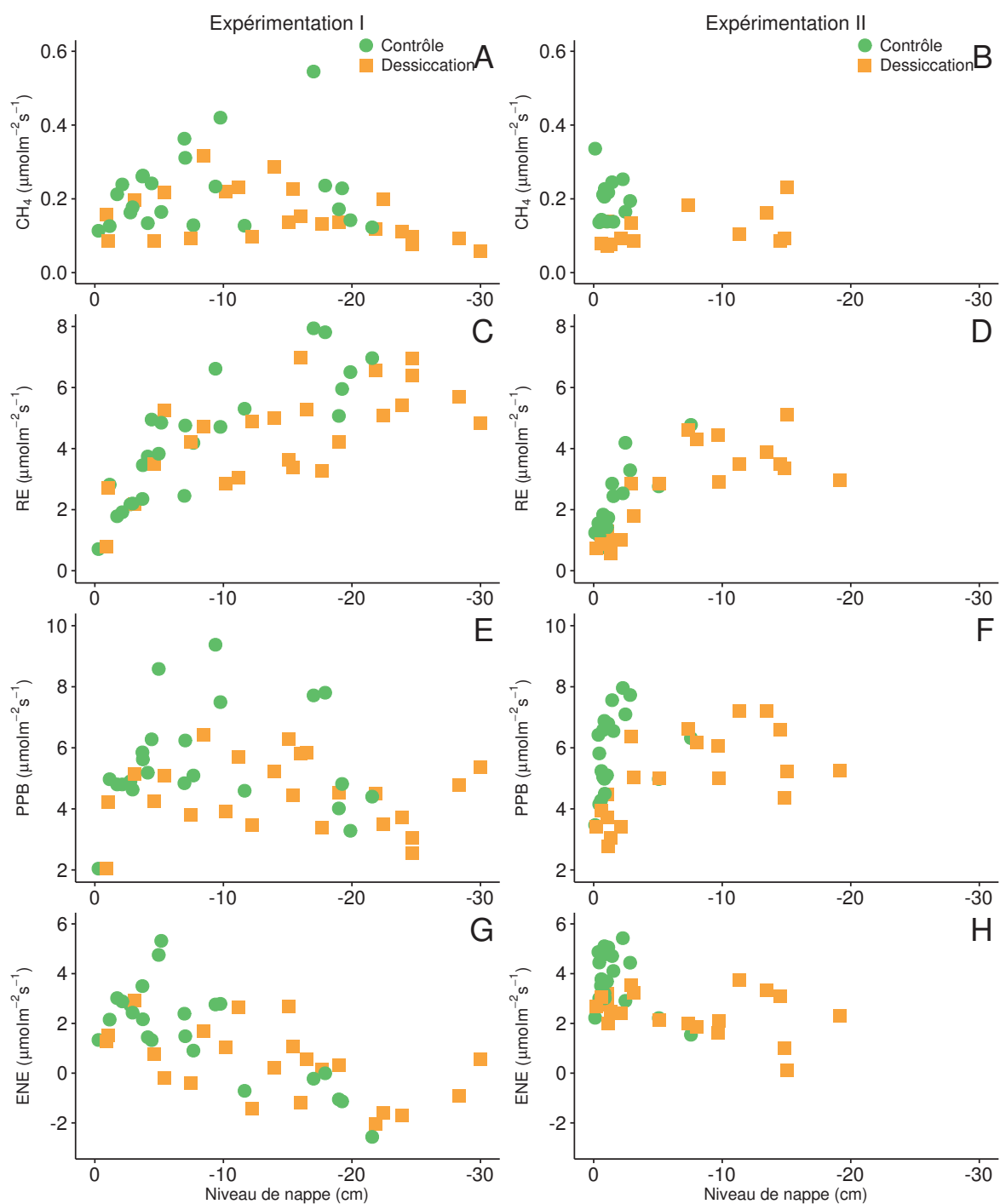


FIGURE 4.8 – Relations entre les flux de GES, CH₄ (A et B), la RE (C et D), la PPB (E et F) et l'ENE (G et H), et le niveau de la nappe.

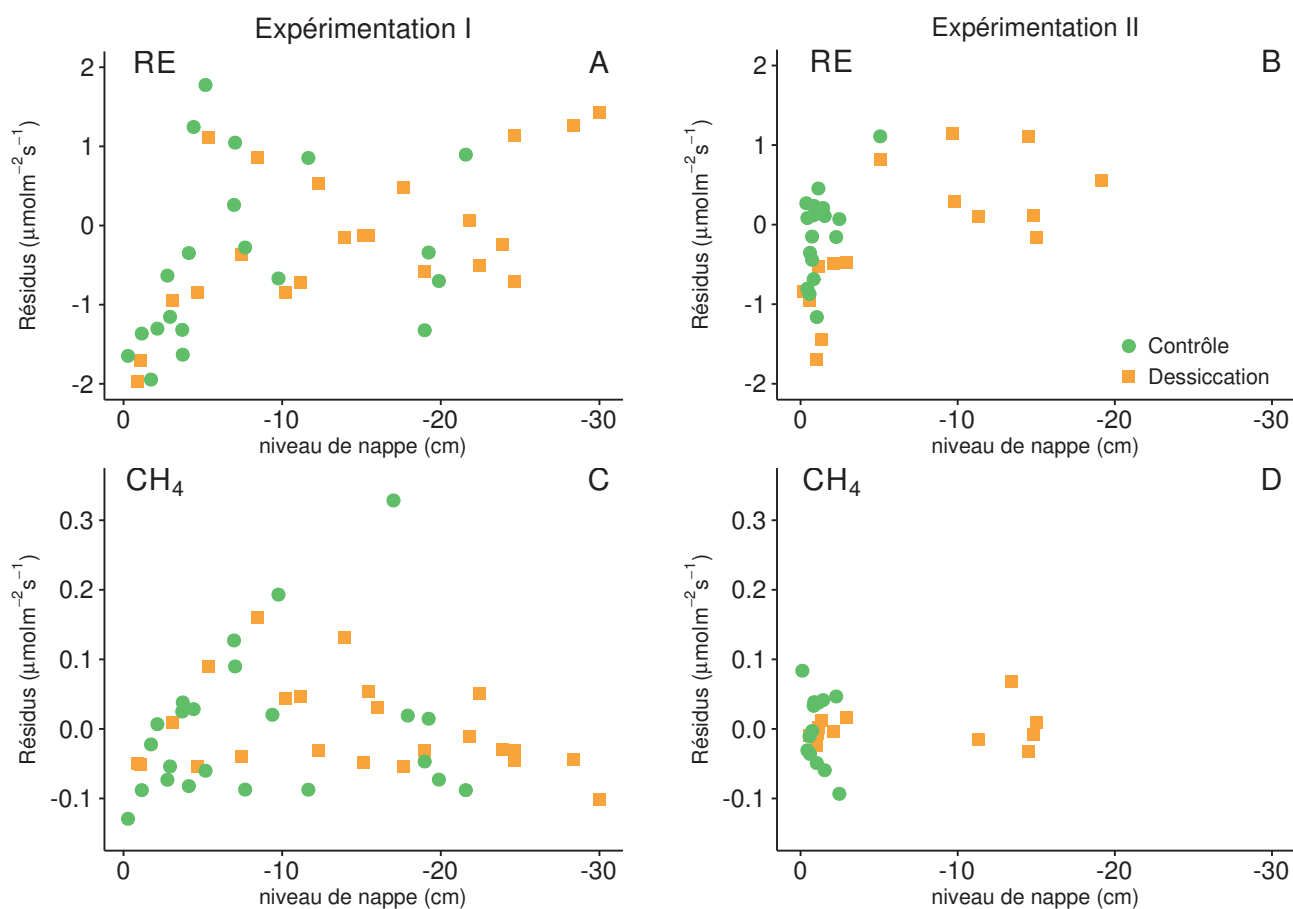


FIGURE 4.9 – Relation entre les résidus d'équation du type $Flux = a * \exp(b * Température)$ reliant les flux de RE (A et B) et de CH_4 (C et D) au niveau de la nappe. La température de l'air est utilisée pour la RE des deux expérimentations (A et B), la température de la tourbe à -10 cm est utilisée pour l'expérimentation I et celle de la tourbe à -5 cm pour l'expérimentation II.

(Figure 4.8–C et D). La PPB ne montre aucune tendance quelle que soit l'expérimentation. Aux niveaux de nappe supérieurs à -20 cm de profondeur, correspondent des valeurs de PPB parmi les plus basses (Figure 4.8–E). Pour les deux expérimentations, une relation est visible entre le niveau de la nappe et l'ENE qui diminue lorsque le niveau de nappe augmente (Figure 4.8–G et H, expérimentation I : $R^2=0,52$; $p\text{-value} < 0,001$ et expérimentation II : $R^2=0,26$; $p\text{-value} < 0,001$). Afin de séparer les effets de la température et ceux du niveau de la nappe, les résidus des équations reliant les flux à la température ont été calculés pour le CH_4 et la RE, qui semble contrôler en grande majorité les flux de CO_2 (Figure 4.9). La relation entre les résidus de la RE et le niveau de la nappe est moins claire une fois l'effet de la température retiré (Figure 4.9, comparée à la Figure 4.8–C). Malgré tout, on peut observer une tendance à la hausse des résidus entre 0 et -18 cm pour les deux groupes de l'expérimentation I, puis une cassure, et à nouveau une tendance à la hausse pour le groupe « Dessiccation ». Une tendance à augmenter des résidus de la RE quand le niveau de nappe diminue est également visible pour le groupe « Dessiccation » de l'expérimentation II (Figure 4.9–B). Cette hausse semble cependant s'amortir rapidement au delà de -10 cm. Pour le CH_4 , aucune tendance entre les résidus de l'équation et le niveau de la nappe n'est visible pour l'expérimentation II (Figure 4.9–D). Pour l'expérimentation I, il est difficile d'observer une tendance claire même s'il semble y avoir un maximum des résidus liés au CH_4 autour de -10 cm (Figure 4.9–C).

4.4 Discussion

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

CH₄

Les flux moyens de CH₄ mesurés dans les mésocosmes des deux expérimentations sont parmi les valeurs hautes mesurées dans la tourbière de La Guette : certaines mesures dépassant le maximum de $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que nous avons mesuré *in-situ* en 2014. Ces valeurs sont également dans la tranche haute des valeurs mesurées dans d'autres tourbières. [Blodau \(2002\)](#), dans un article de synthèse sur le cycle du carbone de plusieurs tourbières de l'hémisphère nord, montre que les flux de CH₄ varient généralement entre $0,004$ et $0,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les valeurs mesurées restent cependant cohérentes avec celles observées par [Lai et al. \(2014\)](#) dans une tourbière canadienne ($0-0,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou par [Gogo et al. \(2011\)](#) dans la tourbière de La Guette avec des flux compris entre $0,03$ et $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et mesurés en 2009.

CO₂

Pour le CO₂, les flux sont généralement dans la gamme des valeurs mesurées dans la tourbière de La Guette. Pour l'expérimentation I, l'ENE moyen est plus faible que celui mesuré sur le terrain l'année 2013 : $0,81$ contre $2,85 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En revanche, pour l'expérimentation II, l'ENE moyen est de $2,71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ce qui est proche de celui mesuré sur le terrain : $2,93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Comme pour la RE, les flux de PPB sont du même ordre de grandeur que ceux mesurés sur le terrain, mais dans la gamme basse : les maximas moyens mesurés dans les mésocosmes sont d'environ $7,5$ pour des valeurs de $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesurées dans la tourbière. Ces valeurs restent cohérentes avec la littérature (e.g. [Bortoluzzi et al., 2006](#)).

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

CH₄

Les flux de CH₄ sont plus élevés pendant les phases de dessiccation que lors des phases de réhumectation. Cette observation va à l'encontre de l'hypothèse qui stipule qu'une baisse du niveau de la nappe fait baisser les flux de CH₄, en augmentant la zone propice à son oxydation et en diminuant la zone propice à sa production (Aerts et Ludwig, 1997; Pelletier *et al.*, 2007; Turetsky *et al.*, 2008). Kettunen *et al.* (1996), dans une étude *in-situ*, rapportent eux aussi une relation inverse entre les flux de CH₄ et le niveau de la nappe. Ils expliquent cette observation par le fait qu'une baisse du niveau de la nappe peut permettre une libération du méthane accumulé dans une porosité précédemment scellée par la saturation en eau. Des observations similaires sont rapportées par Bellisario *et al.* (1999), sur une tourbière où le niveau de la nappe d'eau varie entre -1 et -13 cm, et par Treat *et al.* (2007) où le niveau de nappe varie entre -9 et -30 cm. Ces derniers expliquent également l'augmentation des flux de CH₄, suite à une baisse du niveau de la nappe, par une diminution de la pression de l'eau qui libère du CH₄ auparavant bloqué dans une porosité isolée de l'atmosphère. Le point commun de ces travaux est un niveau de nappe relativement élevé, majoritairement supérieur à -30 cm. Un niveau de nappe élevé semble influencer les émissions de CH₄ plus par son action sur le transport de ce gaz que sur le rapport production/oxydation du CH₄. Autrement dit, dans cette gamme de variation du niveau de la nappe d'eau (0, -20 cm), les variations de flux de CH₄ observées seraient davantage liées à des effets de pression de l'eau, ouvrant ou fermant une partie de la porosité du sol et permettant ou empêchant le transport de CH₄.

Cette hypothèse permet d'expliquer, pour l'expérimentation II, le pic de CH₄ observé lors du passage de R1 à D2 (Groupe « Dessiccation », Figure 4.2). La baisse d'émission de CH₄ observée entre D3 et R3 s'expliquerait alors par un blocage du transport lié à la réhumectation.

Le fait que les groupes « Dessiccation », quelle que soit la phase et l'expérimentation, aient des flux de CH_4 plus faibles que les groupes « Contrôle » peut s'expliquer par le fait que les micro-organismes méthanogènes soient peu perturbés par les dessiccations dans les groupes « Contrôle » par rapport aux groupes « Dessiccation ». Ceci est en cohérence avec les études montrant un effet positif de la présence d'eau sur les flux de CH_4 . La production de CH_4 des groupes « Contrôle » est donc plus forte que celles des groupes « Dessiccation ». De plus, après le premier abaissement du niveau de la nappe, une partie de la communauté des méthanogènes est probablement non active ou a migré dans le bas de la colonne de tourbe. La production des groupes « Dessiccation » est donc localisée plus bas que celle des groupes « Contrôle ».

Ceci semble cohérent avec les observations faites pendant l'expérimentation I. En effet malgré une dessiccation du groupe « Contrôle » pendant le mois de juin (baisse de la teneur en eau du sol), ce dernier est beaucoup plus réactif que le groupe « Dessiccation » lors de l'augmentation de température qui a lieu à partir de début juillet. On peut faire l'hypothèse que les événements pluvieux subis par le groupe « Contrôle » lui ont permis de maintenir une communauté active de méthanogènes plus longtemps. Avant la réhumectation les deux groupes ont des flux de CH_4 similaires, ils semblent donc avoir atteint un niveau d'assèchement proche. L'état de leurs méthanogènes respectifs devrait également être similaire. Pendant la réhumectation les méthanogènes se réactivent, mais les flux sont bloqués par la saturation en eau, le CH_4 est émis avec un retard lorsque le niveau d'eau diminue.

Il ressort de ces deux expérimentations qu'un niveau de nappe élevé favorise, sur le long terme, les émissions de CH_4 , mais d'autres effets peuvent interférer localement et notamment le blocage ponctuel du transport de CH_4 par un niveau de nappe proche ou à la surface du sol. Le CH_4 peut ensuite être émis lorsque le niveau de la nappe d'eau diminue. Ces écarts temporels qui peuvent exister entre la production et l'émission du CH_4 rendent difficile d'établir une relation directe entre les flux de CH_4 et ses facteurs de contrôle, que ce soit la température ou le niveau de la nappe.

CO₂

Dans les deux expérimentations, une baisse du niveau de la nappe conduit à une augmentation de la RE, ce qui est en accord avec la littérature, que ce soit des expérimentations en mésocosmes [Blodau *et al.* \(2004\)](#); [Dinsmore *et al.* \(2009\)](#) ou sur le terrain [Ballantyne *et al.* \(2014\)](#).

Pour l'expérimentation I, cette augmentation de la RE conduit à une baisse de l'ENE pendant la première phase de dessiccation. Pendant la phase de réhumectation les flux de RE diminuent. Après la phase de dessiccation les flux de RE retrouvent la même intensité qu'avant la réhumectation. Dans le même temps la PPB augmente et empêche l'ENE de décroître à nouveau. La PPB du groupe « Contrôle » est supérieure à celle du groupe « Dessiccation ». La dessiccation du groupe « Dessiccation » a davantage atteint la végétation que celle du groupe « Contrôle ».

Globalement, dans les deux expérimentations, l'ENE est plus faible dans les groupes « Dessiccation » que dans les groupes « Contrôle » ce qui est en accord avec la littérature (Tableau [4.1](#))

4.4.3 Effet des cycles hydrologiques multiples sur les flux de GES

La multiplicité des cycles de l'expérimentation II semble montrer que la différence entre l'ENE observée dans les deux groupes, pendant les phases de réhumectation, tend à augmenter avec le temps. Ce qui indiquerait une baisse de la résilience de l'écosystème après les événements de dessiccation. Cependant davantage de points de mesures par cycle semble nécessaires pour établir un lien significatif entre fréquence des dessiccations et résilience du système.

4.4.4 Conclusions

Les deux expérimentations ont montré que malgré des dynamiques différentes, une baisse du niveau de la nappe d'eau conduisait à une augmentation de la RE et qu'un

niveau de nappe haut favorisait les émissions de CH_4 . Mais elles ont également mis en évidence que d'autres phénomènes interfèrent. Notamment le blocage des flux par une saturation en eau élevée peut conduire à observer des émissions qui semblent contradictoires à celles que l'on attendrait (moins d'émissions de CH_4 quand le niveau de nappe est le plus élevé). Au delà de la valeur absolue du niveau de la nappe, l'histoire et l'intensité de ses variations peut donc jouer un rôle important sur les flux de GES mesurés.

CHAPITRE 5

VARIATION JOURNALIÈRE DE LA RESPIRATION DE L'ÉCOSYSTÈME

5.1	Préambule	140
5.2	Abstract	141
5.3	Introduction	142
5.3.1	Study sites	144
5.3.2	Data acquisition	144
5.3.3	Data synchronisation	145
5.3.4	Sensitivity of ER to temperature	146
5.3.5	Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature	146
5.3.6	Physico-chemical characterisation of the peat	147
5.4	Results	148
5.4.1	Air temperature and ER variability	148
5.4.2	ER and soil temperature synchronisation	148
5.4.3	Model implementation	150
5.4.4	ER and temperature relationship	151
5.4.5	Q ₁₀ evolution	152
5.4.6	Daytime and nighttime differences	154
5.4.7	Peat characterisation	154
5.5	Discussion	158
5.5.1	ER differences between sites	158
5.5.2	Time-delay between temperature and ER	159
5.5.3	Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation	159
5.5.4	Differences between daytime and nighttime ER measurements	160
5.5.5	Q ₁₀ sensitivity to temperature depth and synchronisation	161
5.6	Conclusions	161

5.1 Préambule

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

Le premier point est lié à l'utilisation, dans la littérature, de températures mesurées à différentes profondeurs pour représenter RE. Il s'avère que la relation entre la RE et la température est fonction de la profondeur (Pavelka *et al.*, 2007; Graf *et al.*, 2008). Le choix de cette profondeur a une importance limitée à l'échelle d'une année et des mesures à faible fréquence. En revanche, il l'est davantage pour des mesures à plus haute fréquence et à une échelle journalière, du fait du temps de propagation de la chaleur dans le sol. À ces échelles la synchronisation des variations peut s'avérer pertinente.

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

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

Les temps de latence observés entre la RE et les températures aux différentes profondeurs sont plus importants que ceux observés dans des sols minéraux (Pavelka *et al.*, 2007). La synchronisation RE/température des données permet d'améliorer la représentation de la RE en utilisant les températures du sol. Dans certains cas, la RE est même légèrement mieux représentée qu'avec la température de l'air. La sensibilité à

la température est significativement différente dans deux sites (La Guette et Frasne). Elle l'est particulièrement dans celui pour lequel l'amplitude de température est la plus importante et la variabilité spatiale entre les réplicats relativement faible.

Ces résultats ont fait l'objet d'écriture d'un article actuellement soumis à la revue *Agricultural and Forest Meteorology*.

Soil temperature synchronisation improves representation of diel variability of ecosystem respiration in *Sphagnum* peatlands

D'Angelo Benoît, Sébastien Gogo, Fatima Laggoun-Défarge, Franck Le Moing, Fabrice Jégou, Christophe Guimbaud

5.2 Abstract

The temperature dependence of Ecosystem Respiration (ER) is often assessed based on the temperature of one specific layer. Air temperature or temperatures in the first ten centimetres of the soil profile are the most frequently used temperatures in models. However, previous studies showed that the relationship between ER and temperature is depth dependent, making depth selection for temperature measurements an important issue, especially at short time-scales. The present study explores one possible way to assess this relationship by synchronising the ER and temperature signals and to test if the relationship between ER and temperature differs between daytime and nighttime. To do so, ER measurements were undertaken in 2013 in four *Sphagnum*-peatlands across France using the closed chamber method. The ER fluxes were measured hourly during 72 hours in each of four replicates in each site. Synchronisation between ER and T signal were determined for each depth (from surface to 30 cm depth) by selecting the time-delay leading to the best correlation between ER and soil temperatures and

ER was then modelled. Our results showed that : (i) the delay between ER and soil temperature is greater in peat than in mineral soils ; (ii) at a daily time-scale synchronisation can improve the model representation using soil temperatures ; (iii) daytime ER sensitivity to temperature is higher than nighttime when spatial variability between replicates is low and when temperature amplitude is large.

5.3 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, 2006c). All these factors are thought to be affected by global change, with unknown consequences on the C balance (Limpens *et al.*, 2008). Among them the temperature affect ER directly

(biochemical reaction rates) and indirectly (vegetation, and particularly root growth, transport rates) (Luo et Zhou, 2006c) and is thus largely utilized to model ER. Different temperature may be used : either air (e.g., Bortoluzzi *et al.*, 2006), or soil temperature. The most commonly used soil temperatures are those at -5 cm (Ballantyne *et al.*, 2014; Görres *et al.*, 2014) and -10 cm (Kim et Verma, 1992; Zhu *et al.*, 2015). In some studies, different depths are used and the selected one depends on the goodness-of-fit (Günther *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2015). All these studies use the chamber method to measure gas fluxes and even though most studies use -5 cm soil temperature, no clear consensus exists.

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 calculated 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). Hence 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. One way to deal with the time-delays might be to synchronise ER fluxes and temperature measurements 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.

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

5.3.1 Study sites

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

5.3.2 Data acquisition

Fieldwork was conducted between July and October 2013. Four plots (replicates) with similar plant cover, were chosen at each site. For the most part the plant covers

consist of *Sphagnum* spp. Four cylindrical PVC collars (diameter : 31 cm, height : 15 cm) were inserted into the peat the day before beginning the measurements. For 72 hours, CO₂ fluxes were measured in the 4 plots once an hour in random order. These measurements were undertaken using a closed static chamber (diameter of 30.5 cm, height of 30 cm), with a GMP343 Vaisala probe. ER was measured with a transparent chamber covered by an opaque material to avoid input of photosynthetic active radiation. Inside the chamber the air was homogenized with a fan in order to minimize concentration gradients (Pumpanen *et al.*, 2004). Measurement lasted a maximum of 5 min with CO₂ concentration recorded every 5 seconds as well as the relative humidity and the temperature inside the chamber.

At each site a weather station and a data logger were set up near the plots to provide meteorological and environmental data recorded every second : air relative humidity, solar radiation, peat temperature (at -5, -10, -20 and -30 cm depth) and surface air temperature. This temperature was measured as close as possible considering the sensor and shelter size (below 15 cm). It will be referred as the 0 depth in the figures.

After the 72 hours of measurements, at each site and for each replicate, one peat core (30 cm height and 15 cm diameter) was extracted for physico-chemical characterisation. The results of these analyses are shown as supplementary materials.

5.3.3 Data synchronisation

For each ER measurement, an average of the recorded temperature during the measurement time is made for each temperature measurement depth. Then this averaging procedure was repeated, multiple times, with a 10 minutes shift between the ER and temperature data series, until a 24 hour time step was reach. Next a correlation coefficient was calculated between ER and temperature for each time step and temperature measurement depth. Finally the synchronisation was determined for each depth, by selecting the time-delay corresponding to the highest correlation coefficient. Negative correlations caused by the phase shift were discarded.

5.3.4 Sensitivity of ER to temperature

Three widely used models [Fang et Moncrieff \(2001\)](#) were implemented to study the relationship between ER and temperature : Linear regression (5.1), exponential models : Q_{10} (5.2) and Arrhenius (5.3)

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

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

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

ER was estimated using air temperature, soil temperatures at -5, -10, -20 and -30 cm depth with both non-synchronised and synchronised datasets. α and β are the fitted parameters, ER the Ecosystem Respiration, T the temperature at a given depth, R the ideal gaz constant. In the Arrhenius equation, β represent the activation energy. Calculations were implemented in R, and modelled data were adjusted to measured data using Ordinary Least Squares (OLS). The goodness-of-fit was estimated by calculating the regression coefficient (R^2) and the root mean square error normalized by the mean (NRMSE).

5.3.5 Testing difference between daytime and nighttime ER sensitivity to temperature

To test whether the relationship between ER and temperature differed during daytime and nighttime, the dataset was split into two groups which were then compared. The data between 10 am and 5 pm were considered as representative of the day and data between 11 pm and 6 am as representative of the night. Only the air temperature and the -5 cm depth peat temperature (with synchronised and non-synchronised data) were investigated as they lead the the highest R^2 and the lowest NRMSE. The data for day and night were centred (each data point was subtracted by the mean for each site

and each replicate) to account for natural differences in measurement, since : during the day both temperature and ER are higher than in the night. Using these centred data, ratios between ER and temperatures were calculated. Finally a paired Student's t test was applied on the mean of the replicate for each site and each temperature to assess the significance of the differences between day and night measurements.

5.3.6 Physico-chemical characterisation of the peat

In the laboratory, two peat cores from each site were immersed in water during 24 hours to saturate the pores. Then, the cores were soaked overnight to get rid of the water filling the effective porosity. At 5 cm steps, a piece of peat with a known volume (V , cm^3) was cut and weighed ($W1$, g). Then, the samples were dried at 50°C for 48 hours and weighed ($W2$, g). Total porosity (Φ_T , dimensionless), retention porosity (Φ_R , dimensionless), effective porosity (Φ_E , dimensionless) and bulk density (Bd , g cm^{-3}) were calculated as follows :

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

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

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

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

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

5.4 Results

5.4.1 Air temperature and ER variability

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

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

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

5.4.2 ER and soil temperature synchronisation

Figure 5.1 shows that the deeper the temperature was measured, the greater the shift with respect to ER. Taking this shift into account by synchronising soil tempera-

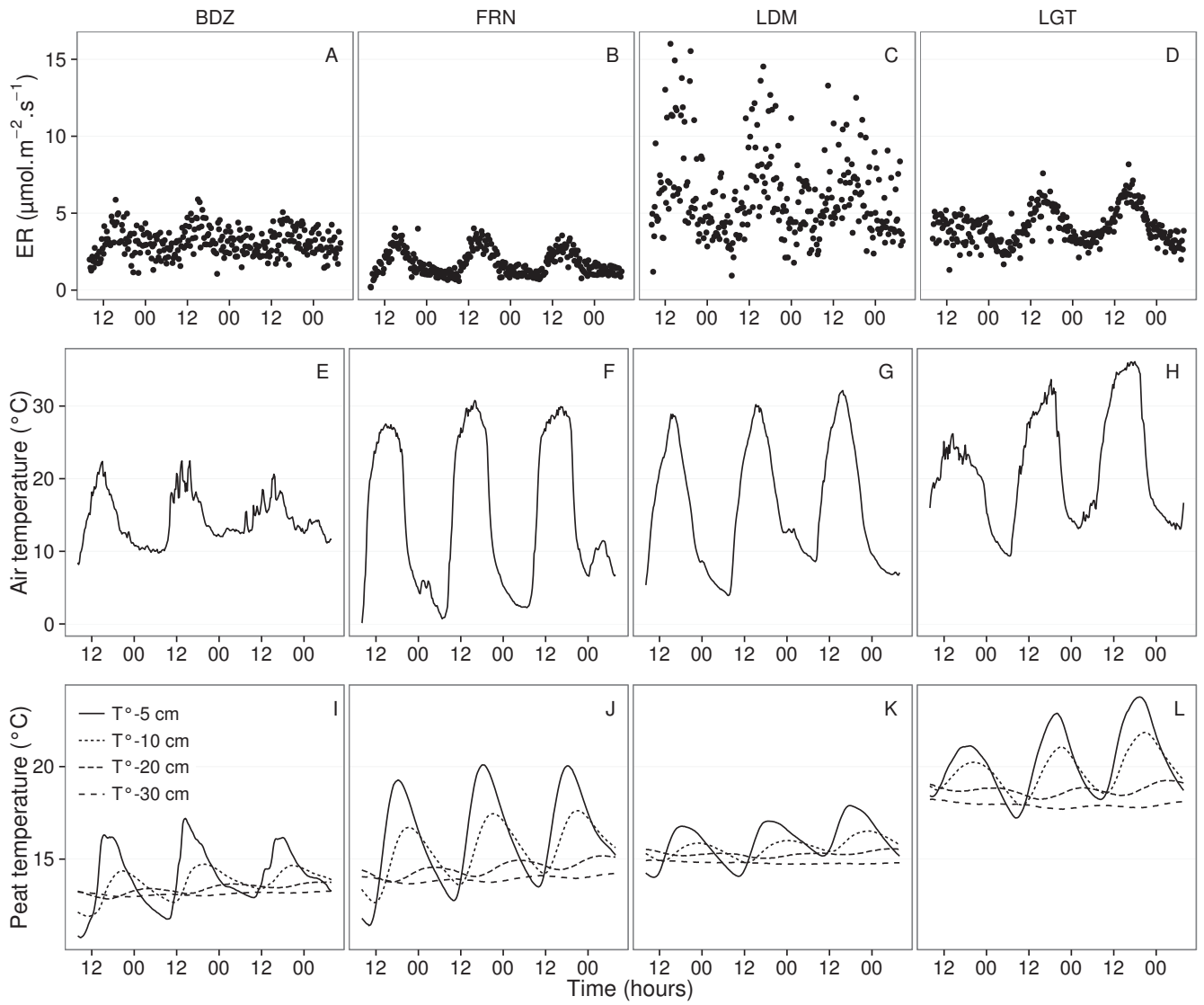


FIGURE 5.1 – Ecosystem Respiration (ER), air and peat temperature, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT). All data points from all replicates are shown.

tures with ER led to a significant positive linear correlation between the temperature 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.

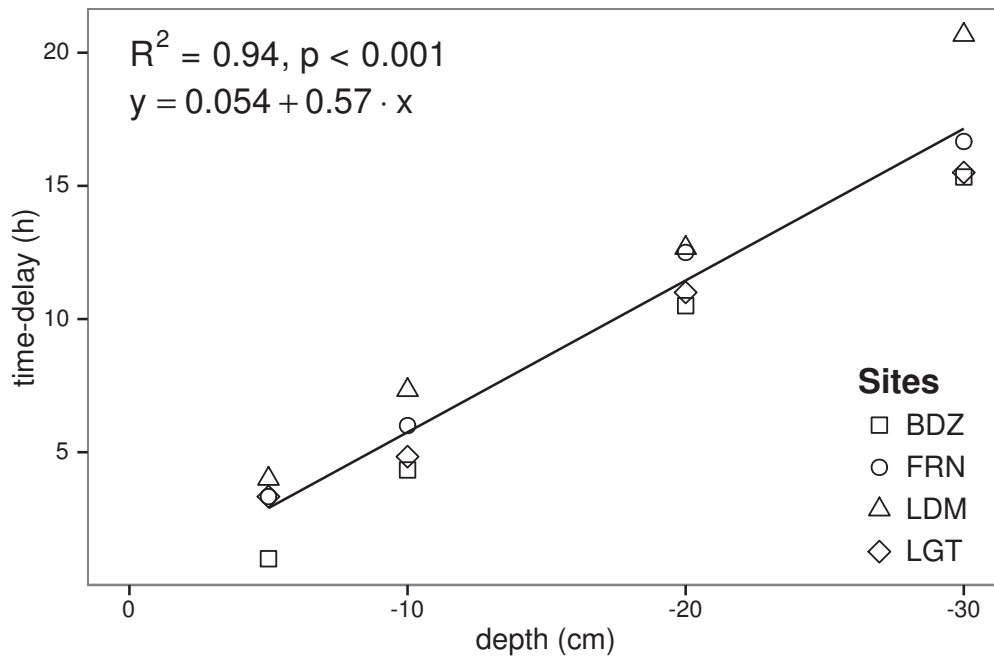


FIGURE 5.2 – Time delay between temperature at different depths and ER, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Gnette : LGT)

5.4.3 Model implementation

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

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

5.4.4 ER and temperature relationship

The relationship between air temperature and ER, using the exponential model, was better in LGT and FRN ($R^2 > 0.55$) than in LDM and LDM ($R^2 < 0.35$) (Table 5.1). Nevertheless in all sites and with both linear and exponential models, using synchro-

nised soil temperatures gave a better account of the ER variability than their non-synchronised counterparts (Figure 5.3). The goodness of fit (R^2) increased on average by 0.26 to 0.35 at -5 cm and -10 cm depth respectively. The degree of improvement 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 model 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 smaller NRMSE values for models using one soil temperature, at a daily scale on *sphagnum*-dominated peatlands.

5.4.5 Q_{10} evolution

The Q_{10} 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 Q_{10} 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

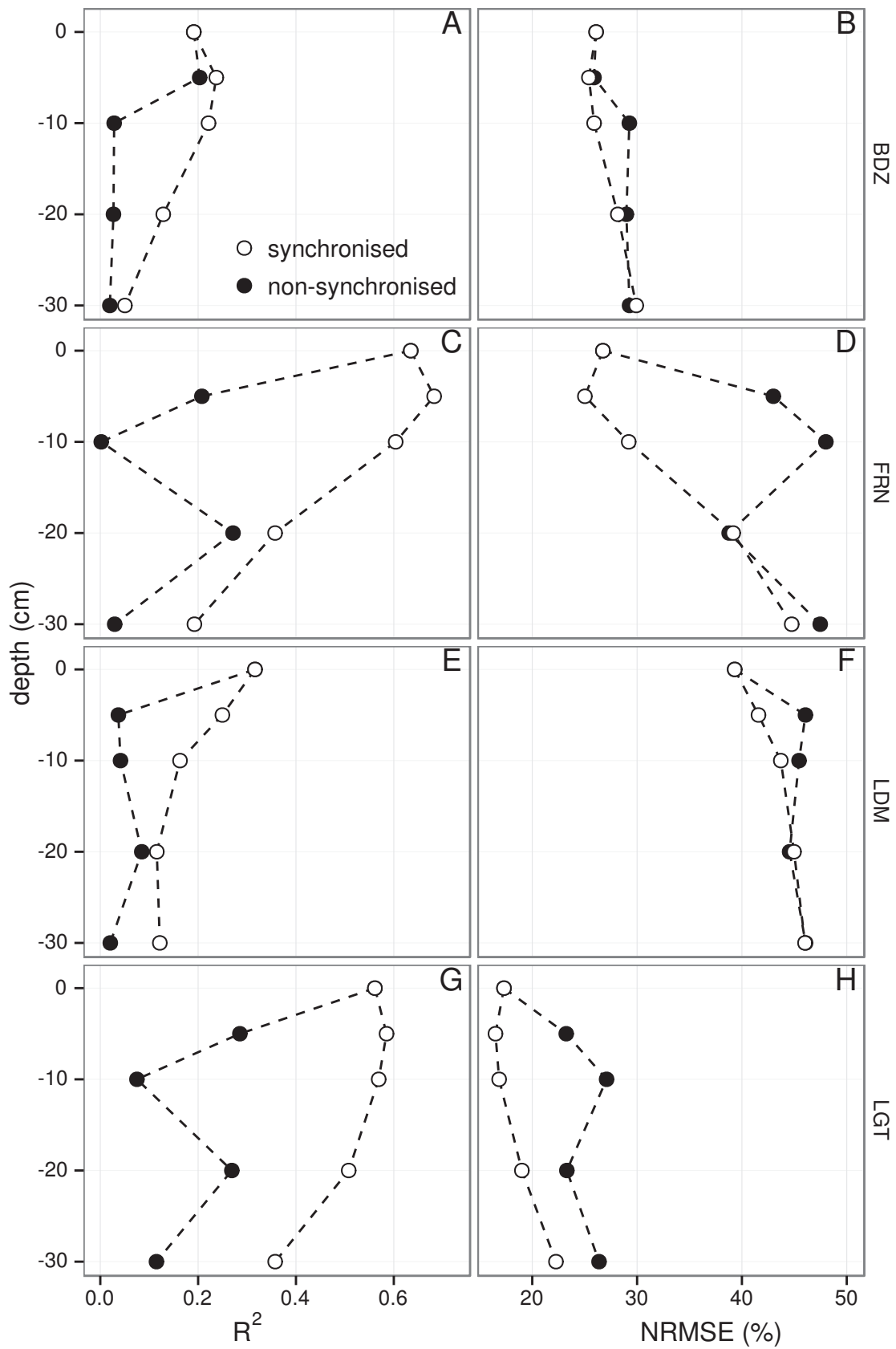


FIGURE 5.3 – Profile of R^2 and NRMSE, (RMSE, normalized by the mean), with depth, in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasné : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT) using the exponential model.

and 1.5. Beyond -10 cm depth Q_{10} values fell almost to 0, while for non-synchronised data Q_{10} values greatly increased with depth, reaching meaningless values. Q_{10} values estimated with surface temperature were very similar between sites with an average of 1.4 (Figure 5.4). It increased to about 2.5 at -5 cm depth, with both synchronised and non-synchronised data. Below this depth, Q_{10} estimated with both methods either decreased downwards (non-synchronised) or increased (synchronised data) to unrealistic values (Figure 5.4).

5.4.6 Daytime and nighttime differences

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

5.4.7 Peat characterisation

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

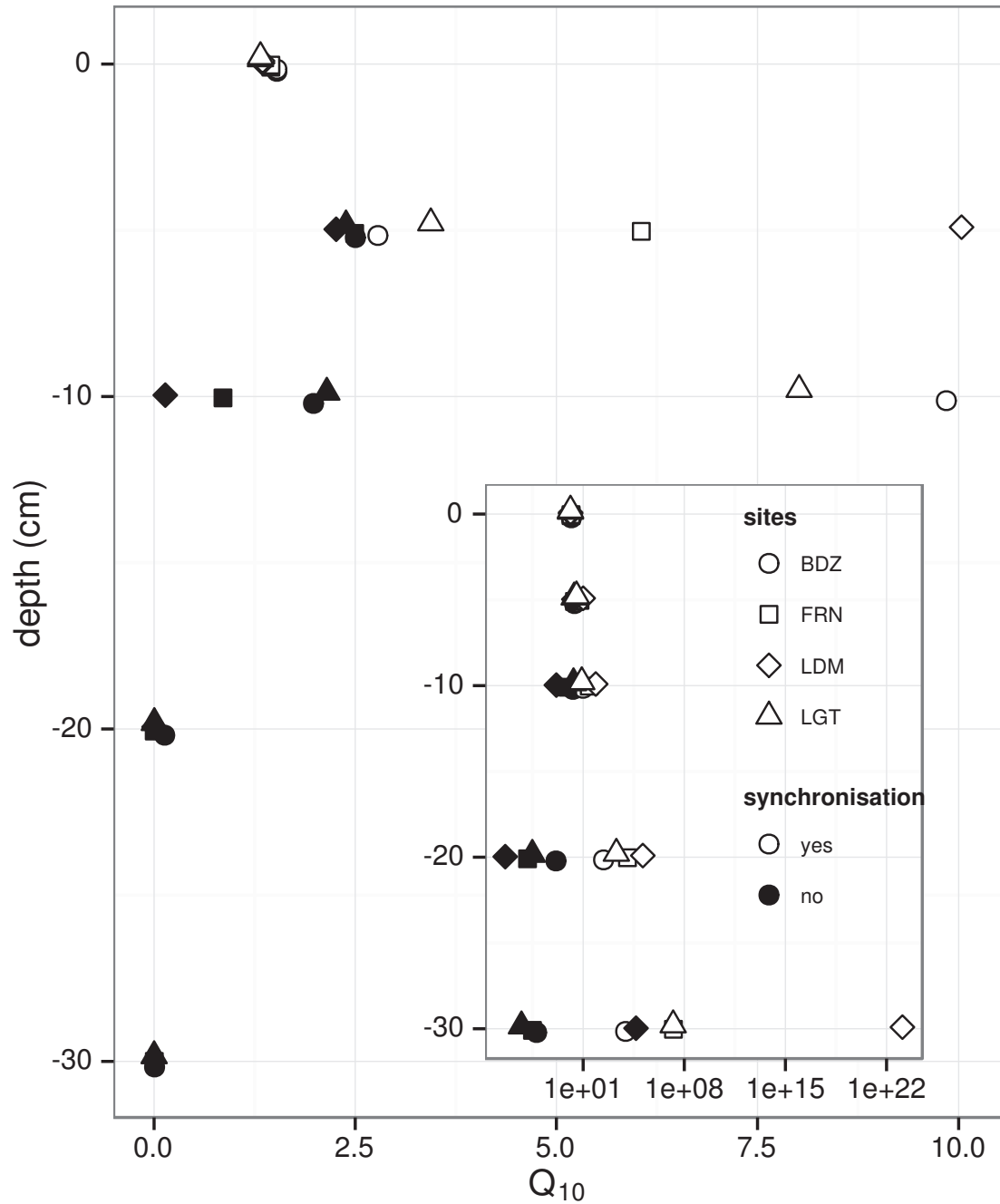


FIGURE 5.4 – Profile of Q_{10} with depth for synchronised (white) and non synchronised (black) data and exponential model in the 4 sites (Bernadouze : BDZ, Frasne : FRN, Landemarais : LDM, La Guette : LGT). The inset display the same datas but with their full range extend.

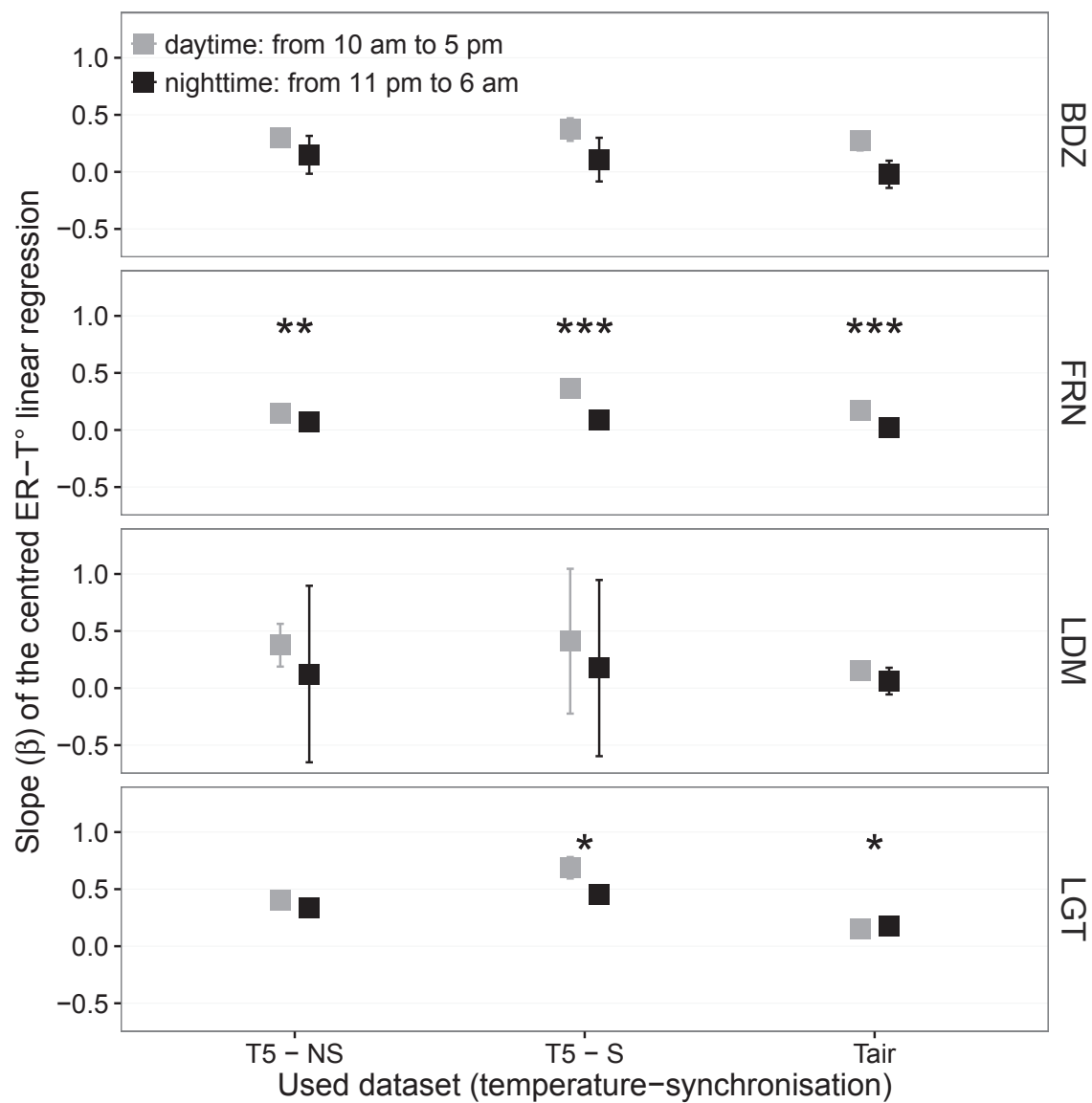


FIGURE 5.5 – Differences between daytime and nighttime measurements using 3 models : non-synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 - NS), synchronised data at -5 cm depth temperature (T5 - S), and non-synchronised data at air temperature (Tair).

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

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

5.5 Discussion

5.5.1 ER differences between sites

The ER fluxes calculated in the 4 sites were in the same order of magnitude as those of peatlands found in the literature. [Bortoluzzi *et al.* \(2006\)](#), for instance, found ER values ranging from 2 to 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ during the same period as this study, i.e. July to October 2004. In the present 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 model 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. In Frasne 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. 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.

5.5.2 Time-delay between temperature and ER

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

5.5.3 Synchronising ER and temperature improves ER sensitivity to temperature representation

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

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

5.5.4 Differences between daytime and nighttime ER measurements

The use of synchronisation might allow to see differences between daytime and nighttime measurement that might not have been evidenced otherwise. The significant differences observed between daytime and nighttime measurements in this study corroborate others in which these differences were found using chamber techniques (Juszczak *et al.*, 2012; Darenova *et al.*, 2014). The fact that some sites show significant differences (FRN and LGT) and not others (BDZ and LDM) seems to be linked to the variability between plots and temperature amplitude. When temperature amplitude was low, most of the variability originated from spatial variability between plots. This was also corroborated by a test done on LGT where we calculated the day and night differences only on the last two days when temperature amplitude was the greatest. As a result the significance increased from $p < 0.05$ to $p < 0.01$ for the synchronised model using -5 cm depth temperature and the differences observed in the model using air temperature were no longer significant any more ($p > 0.05$). These differences could be linked to the substrate production that occur during photosynthesis, and thus during daytime only, which may favour the respiration (Weedon *et al.*, 2013).

5.5.5 Q_{10} sensitivity to temperature depth and synchronisation

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

5.6 Conclusions

We showed that the time-delays between ER and soil temperatures in peat soils at different depths are significant on a daily timescale as the signals are shifted approximately 30 minutes every centimetre. At this scale the use of synchronised soil temperature, to take into account these time-delays, can improve the model representation of ER particularly in the first 10 centimetres. The synchronisation also allow to evidence differences between daytime and nighttime measurements. One of the studied sites showed highly significant differences between daytime and nighttime measurements. However it is possible that such differences exist in the other sites, depending on the environmental conditions (e.g. temperature amplitude) and the spatial variability of the physico-chemical properties of the peat (e.g. soil wetness). With high frequency measurements (automated chamber technique is increasingly used) the temperature

depth used to model ER is critical especially to assess processes that occur at a daily time scale. Thus the synchronisation can be a way to improve ER model representation allowing for instance a better discrimination between daytime and nighttime measurements. Temperature measurements at different depths are easy to conduct, robust to harsh conditions and can be powered by a small solar panel. A calibration campaign with human manipulated closed chambers could be carried out to assess ER variability at different timescales. Coupling temperature profile and punctual ER measurements and then using synchronised data in models may be a good alternative in sites where automated chambers are not easily implantable.

Acknowledgements

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

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

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

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

Synthèse générale

Le bilan de carbone

L'estimation du bilan de carbone de la tourbière de La Guette montre que l'écosystème fonctionne comme une source de carbone. Sur les deux années de suivi elle a ainsi perdu $220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ malgré un niveau de nappe d'eau proche de la surface du sol ($\approx -8 \text{ cm}$). Ce bilan est déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO_2 qui sont deux ordres de grandeur au dessus de ceux du CH_4 et du COD. Si on considère 100 atomes de carbone qui entrent sous forme de PPB dans la tourbière on a :

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

Soit 118 atomes de carbone émis sous forme de CO_2 respiré, 2 atomes sous forme de CH_4 , 1 atome sous forme de COD et un déficit de 21 atomes. Pour expliquer ce bilan négatif plusieurs causes peuvent être proposées.

1) Les températures moyennes annuelles du site sont parmi les plus importantes comparées à celles mesurées en général dans les tourbières. Ces températures entraînent des flux importants qui peuvent produire des écarts importants en cas de stimulation

d'un des flux. En effet les estimations des flux de CO_2 entre la tourbière de La Guette et l'atmosphère, sont dans la gamme haute des émissions relevées dans la littérature que ce soit pour la RE ($1261 \pm 164 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) ou la PPB ($1070 \pm 203 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La tourbière subit des hivers moins longs et moins froids que celles situées aux plus hautes latitudes, ce qui produit des flux plus élevés plus longtemps. Il semble donc cohérent que les flux de CO_2 estimés soient plus forts que ceux mesurés dans des tourbières boréales.

2) La tourbière de La Guette est située en plaine. Elle ne subit pas des étés plus frais et humides et des hivers plus froids d'un climat montagnard et ses flux de RE restent importants même la nuit et l'hiver.

3) La présence ubiquiste d'une végétation vasculaire herbacée, adaptée aux milieux inondés pouvant maintenir une activité photosynthétique et respiratoire même dans des conditions de niveau de nappe d'eau élevé. Les estimations des flux de CO_2 à La Guette se rapprochent de celles estimées dans les tourbières utilisées comme prairies permanentes, sans toutefois les atteindre. Cette comparaison a du sens car la tourbière de La Guette, est envahie par une herbacée (*Molinia caerulea*). De plus, les flux de respiration plus bas dans la tourbière de La Guette peuvent s'expliquer par un niveau de nappe plus haut par rapport à ces systèmes tourbeux également herbacés mais drainés. Plus la couche oxygénée est importante et plus la respiration est importante.

Le bilan est donc déterminé en grande partie par le bilan des flux de CO_2 mais les flux de CH_4 estimés ne sont pas négligeables ($17 \pm 5 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et se situent dans la tranche supérieure des valeurs relevées dans la littérature (Figure 3.28). Ceci est cohérent avec le niveau de nappe d'eau proche de la surface du sol relevé sur le site pendant les deux années de mesure ($\approx -8 \text{ cm}$). Enfin les flux de COD sont plutôt faibles par rapport aux données relevées dans la littérature (Koehler *et al.*, 2011; Vanselow-Algan *et al.*, 2015). Les concentrations moyennes en COD relevées à l'exutoire du site sont similaires les deux années ($\approx 18 \text{ mg l}^{-1}$), et la quantité de COD exportée ne varie pas qu'avec le volume d'eau qui quitte l'écosystème.

Les bilans de carbone estimés pour les années 2013 et 2014 sont différents : la tour-

bière de La Guette est une source plus importante en 2013 ($-301 \pm 47 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qu'en 2014 ($-138 \pm 20 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), avec des valeurs de la RE proches pendant ces deux années. Cette différence semble être causée par une hausse de la PPB de 957 ± 182 à $1184 \pm 225 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ entre 2013 et 2014. En 2013 les flux de CH_4 sont de $10 \pm 3 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et augmentent en 2014 : $24 \pm 8 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Ce constat est à mettre en parallèle avec l'histoire de la tourbière qui a subi plusieurs années (2010-2012) de bilan hydrique négatif et d'assèchement important. Le niveau de la nappe d'eau était élevé dès le début des mesures, en 2013, cependant il est possible que les capacités de développement et de photosynthèse de la végétation restent encore amoindries.

Variabilité spatiale des flux de GES

Ces travaux ont également montré la forte variabilité spatiale des flux de CO_2 dans la tourbière de La Guette. Sur les 13 ha de la tourbière, la variabilité spatiale des flux de CO_2 s'étend sur une gamme aussi importante que celle estimée à l'échelle de l'hémisphère nord entre différents sites (Figure 3.31–A et B). Les estimations de bilan dépassent même la gamme des valeurs relevées dans la littérature (Figure 3.31–C). Ces résultats soulignent l'importance de la variabilité spatiale et la nécessité de la considérer lors du développement de protocoles de suivi des flux de GES. Concernant le CH_4 , le nombre limité de points de mesure ne permet pas de faire le même type de comparaison, même si l'on peut attendre une variabilité également importante.

Paradoxalement les zones de la tourbières fonctionnant en puits de carbone sont celles où les herbacées sont dominantes (Tableau 3.6). Il est possible que le potentiel de photosynthèse de l'écosystème, et plus particulièrement celui des sphaignes, ne soit pas à son maximum après les années sèches qui ont précédé les mesures.

Effet de l'hydrologie sur les flux de GES

Même si les faibles variations du niveau de la nappe d'eau mesuré dans la tourbière de La Guette pendant les deux années de mesures n'ont pas permis de les relier

directement aux émissions de GES, l'hydrologie joue un rôle important.

D'abord l'importance de flux de CH_4 , dont l'estimation est plutôt dans la tranche supérieure des valeurs relevées dans la littérature, est probablement liée au niveau de la nappe d'eau. Ce dernier en étant proche de la surface du sol empêche l'oxydation du CH_4 . Le fait d'avoir des flux plus faibles en 2013, année où le niveau de nappe a légèrement baissé en été, qu'en 2014 va dans ce sens. Les résultats des expérimentations en mésocosmes, montrent qu'à niveau de nappe d'eau élevé, les phénomènes de blocages du transport des gaz prennent le pas sur l'effet du niveau de la nappe d'eau sur le rapport production/oxydation du CH_4 .

Malgré une pluviométrie et un niveau de nappe d'eau similaire en 2013 et en 2014, la quantité d'eau quittant la tourbière est plus importante en 2014. Cette inconsistance apparente s'explique probablement par l'histoire de la tourbière pendant les années précédentes les mesures. En 2011 et 2012 la tourbière a subi un étiage important, et un déficit en eau et s'est donc vidée d'une part importante de son eau (Figure 2.5). En 2013 une partie importante de l'eau arrivant dans la tourbière a donc servi à reconstituer le stock d'eau. Cet effet est beaucoup moins apparent en 2014, du fait que la tourbière s'est remplie en 2013. Ces variations dans la décharge en eau de la tourbières sont la source des différences d'estimation du COD entre 2013 et 2014.

Par rapport à d'autres, les flux de CO_2 mesurés à La Guette en 2013 et 2014 sont importants et ce, malgré un niveau de nappe d'eau relativement élevé, surtout en comparaison des années précédentes. Ceci peut s'expliquer par la présence prépondérante de la Molinie qui, comme la Linaigrette, peut maintenir, même dans un milieu inondé, des échanges gazeux entre ses racines et l'atmosphère, grâce à ses aérénchymes. À l'inverse, dans les expérimentations en mésocosmes, les phases d'abaissement artificiel du niveau de la nappe d'eau correspondent à une augmentation des émissions de la RE.

Les modèles

Intérêt de l'évaluation

Que ce soit pour la PPB ou la RE, la prise en compte de la végétation améliore la calibration des modèles. Cependant pour la PPB, l'intégration de la végétation n'améliore pas l'évaluation du modèle. Ceci indique que, si d'autres suivis du même type sont effectués sur le site, la prise en compte de la végétation dans les modèles devra être réactualisée. L'intégration de la végétation dans l'estimation des flux de PPB a un effet important sur le bilan final de l'écosystème. À l'inverse, pour la RE l'intégration de la végétation, qui améliore également l'évaluation, change de manière marginale, mais significative (l'AIC diminue) l'estimation du flux de carbone. Son utilisation pour estimer les flux de RE dans d'autres contextes dans la tourbière de La Guette semble pertinente. Enfin l'estimation du CH_4 , dont l'évaluation montre une erreur importante, doit être limitée à l'estimation d'un ordre de grandeur des flux émis lors de ce suivi en particulier. Ces résultats montrent l'intérêt de l'évaluation des modèles utilisés pour pouvoir préciser leurs limites d'utilisation mais également les limites dans les interprétations. Cependant cette évaluation est rarement faite dans la littérature.

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

Modélisation saisonnière et mesures horaires

Les estimations des flux de GES dans la tourbière de La Guette par les modèles ont été calculées à l'échelle de l'heure (Chapitre 3). Elles ont donc pu être comparées aux données acquises sur le même site lors d'autres observations et suivis, notamment grâce à l'utilisation de méthodes de mesures identiques sur l'ensemble de ces travaux. Ainsi si l'on compare la RE estimée à l'aide des modèles RE-1 et RE-3 (le premier n'incluant pas la végétation à l'inverse du second, chapitre 3) aux données acquises à haute fréquence (chapitre 5), on observe un écart important entre les valeurs mesurées et celles estimées

par les modèles (Figure 5.6). Pour expliquer cet écart on peut considérer les deux points suivants :

- On compare des modèles qui prennent en compte la variabilité spatiale du site (une partie au moins, à travers les vingts points qui ont servi à les calibrer) à des mesures réalisées sur quatre embases dans une zone restreinte de la tourbière (20 x 20 m). Ces quatre points ayant une représentativité spatiale limitée et ont été choisis pour leur similarités. Cet écart peut donc être en partie le reflet de la variabilité spatiale des flux dans la tourbière. Cet argument est soutenu par les mesures de RE réalisées le 24 et le 25 juillet 2013, soit 5 jours avant les mesures haute fréquence et dont la gamme de valeur est comprise entre 4,8 et $18,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (fond gris sur la figure 5.6). Les estimations des modèles RE-1 et RE-3 restent majoritairement dans cette gamme de valeurs. Par ailleurs, la placette p04 (Figure 3.1) la plus proche des mesures haute fréquence, est dans la gamme basse des flux que ce soit pour la campagne du 24-25 juillet : troisième flux le plus faible mesuré ($6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou en moyenne sur l'ensemble de mesure où elle vaut $2,81 \pm 1,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ par rapport à la moyenne de l'ensemble des placettes valant $3,77 \pm 2,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- Le modèle est calibré à partir de moyennes des flux par campagne de mesures (Figure 3.8–A et B). Ces moyennes sont comprises entre $0,69 \pm 0,27$ et $9,43 \pm 3,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Par conséquent les estimations des modèles, (spécialement RE-1), en dehors de cette gamme sont du domaine de l'extrapolation et donc à considérer avec précaution.

Ainsi, il semble que les estimations des modèles RE-1 et RE-3, malgré les écarts observés, restent cohérentes avec les mesures effectuées aux différentes échelles. Le modèle RE-3 reste davantage encore que le modèle RE-1 dans la gamme de valeurs attribuables à la variabilité spatiale. Cette comparaison montre également l'importance de la variabilité spatiale des flux dans les tourbières et la difficulté qu'il peut y avoir à la prendre en compte de façon satisfaisante.

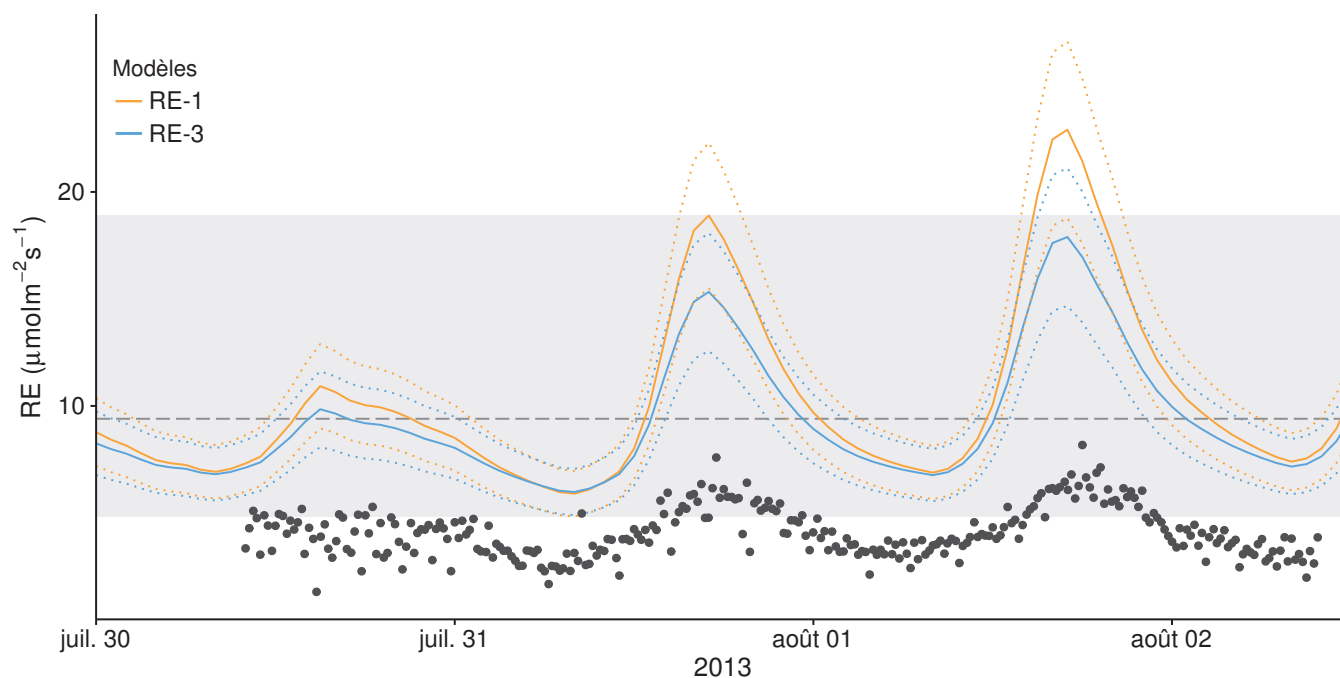


FIGURE 5.6 – Comparaison entre les valeurs estimées par les modèle RE-1 (ligne orange), RE-3 (ligne bleue) et les mesures faites à haute fréquence sur le site du 30 juillet au 2 août 2013 (points noirs). Les lignes de pointillés représentent l'erreur (NRMSE) associée aux modèles. La zone grisée correspond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

Perspectives

Parmi les données acquises pendant ce travail, un certain nombre de points mériteraient d'être approfondis. Ainsi, il semble important d'explorer davantage les relations entre flux de GES et les facteurs qui les contrôlent pour chaque placette. Ceci permettrait d'estimer si la variabilité spatiale observée est plutôt liée à une différence de sensibilité avec des facteurs contrôlant identiques, ou si elle est plutôt liée à une différence dans la prépondérance des facteurs contrôlant. Certaines placettes plus sensibles à la baisse du niveau de la nappe d'eau en 2013 seraient peut être mieux représentées en incluant le niveau de nappe dans leurs estimations.

Les expérimentations en mésocosmes ont également conduit à des résultats intéressants, notamment l'importance de l'histoire d'un paramètre sur son effet. Avant d'arriver à un même niveau de la nappe d'eau, l'histoire des variations qui précèdent peut conduire à des effets différents. Ces effets d'hystérésis seraient mieux contraint avec

des mesures à plus hautes fréquences à l'aide de chambres automatiques par exemple. Coupler ces mesures à des profils de flux pourraient également aider à discriminer les effets sur le transport de ceux sur la production des GES.

Ces effets d'hystérésis doivent également exister sur des échelles de temps plus importantes et continuer d'observer les flux de GES afin d'estimer le bilan de carbone à l'échelle de l'écosystème à plus long terme semble également indispensable. Ceci permettrait de comprendre le fonctionnement du système vis-à-vis de processus dont l'amplitude temporelle est plus importante comme la variation inter-annuelle des températures, des précipitations, du niveau de la nappe ou les variations des communautés végétales. Ce suivi sera fait dans le cadre du SNO Tourbières et de l'installation en 2016 d'une tour à flux permettant de mesurer les flux de CO_2 et de CH_4 à plus haute fréquence et de façon continue. Idéalement le suivi spatial avec les chambres et de mesure par Eddy Covariance permettrait de comparer ces deux méthodes et leurs estimations respectives. La combinaison de mesures par Eddy Covariance et par chambres fermées (automatiques) sera effectivement fait et 16 chambres automatiques seront installées dans l'empreinte¹ de la tour à flux

En ce qui concerne l'hydrologie, la suite du projet CARBIODIV (annexe [E](#)) devrait permettre d'estimer l'effet de la restauration hydrologique de la tourbière de La Guette sur l'évolution des flux de GES et de la végétation.

En partenariat avec le LSCE, les données acquises pendant ces travaux pourront être valorisées en servant à la calibration et/ou aux tests de modèles à des échelles globales.

1. L'empreinte désigne la surface sur laquelle s'étendent les mesures.

- AERTS, R. et LUDWIG, F. (1997). Water-table changes and nutritional status affect trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(11–12):1691–1698.
- AKAIKE, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *Autom. Control IEEE Trans. On*, 19(6):716–723.
- ALM, J., SAARNIO, S., NYKÄNEN, H., SILVOLA, J. et MARTIKAINEN, P. (1999). Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, 44(2):163–186.
- ALM, J., TALANOV, A., SAARNIO, S., SILVOLA, J., IKKONEN, E., AALTONEN, H., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1997). Reconstruction of the carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia*, 110:423–431.
- ANDREJKO, M. J., FIENE, F. et COHEN, A. D. (1983). Comparison of ashing techniques for determination of the inorganic content of peats. In *Testing of Peats and Organic Soils : A Symposium*, volume 820, pages 5–10. ASTM International.
- ARCHER, D., EBY, M., BROVKIN, V., RIDGWELL, A., CAO, L., MIKOLAJEWICZ, U., CALDEIRA, K., MATSUMOTO, K., MUNHOVEN, G., MONTENEGRO, A. et OTHERS (2009). Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 37(1):117.
- ARYA, S. P. (2001). *Introduction to Micrometeorology*, volume 79 de *International Geophysics Series*. Academic Press.
- AURELA, M., LAURILA, T. et TUOVINEN, J.-P. (2004). The timing of snow melt controls the annual CO₂ balance in a subarctic fen. *Geophys. Res. Lett.*, 31(16):L16119.
- AURELA, M., RIUTTA, T., LAURILA, T., TUOVINEN, J.-P., VESALA, T., TUUTTILA, E.-S., RINNE, J., HAAPANALA, S. et LAINE, J. (2007). CO₂ exchange of a sedge fen in southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59(5):826–837.
- BALLANTYNE, D. M., HRIBLJAN, J. A., PYPKER, T. G. et CHIMNER, R. A. (2014). Long-term water table manipulations alter peatland gaseous carbon fluxes in northern Michigan. *Wetlands Ecol. Manage.*, 22(1):35–47.

- BATJES, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.*, 47(2):151–163.
- BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N., RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D., BONAN, G. B., BONDEAU, A., CESCATTI, A., LASSLOP, G., LINDROTH, A., LOMAS, M., LUYSSAERT, S., MARGOLIS, H., OLESON, K. W., ROUPSARD, O., VEENENDAAL, E., VIOVY, N., WILLIAMS, C., WOODWARD, F. I. et PAPALE, D. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake : Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- BELLISARIO, L. M., BUBIER, J. L., MOORE, T. R. et CHANTON, J. P. (1999). Controls on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(1):81–91.
- BEYER, C. et HÖPER, H. (2015). Greenhouse gas exchange of rewetted bog peat extraction sites and a Sphagnum cultivation site in northwest Germany. *Biogeosciences*, 12(7):2101–2117.
- BEYER, C., LIEBERSBACH, H. et HÖPER, H. (2015). Multiyear greenhouse gas flux measurements on a temperate fen soil used for cropland or grassland. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, pages n/a–n/a.
- BINET, S., GOGO, S. et LAGGOUN-DÉFARGE, F. (2013). A water-table dependent reservoir model to investigate the effect of drought and vascular plant invasion on peatland hydrology. *Journal of Hydrology*, 499:132–139.
- BLODAU, C. (2002). Carbon cycling in peatlands. A review of processes and controls. *Environmental Reviews*, 10(2):111–134.
- BLODAU, C., BASILIKO, N. et MOORE, T. R. (2004). Carbon turnover in peatland mesocosms exposed to different water table levels. *Biogeochemistry*, 67(3):331–351.
- BOND-LAMBERTY, B. et THOMSON, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288):579–582.
- BORTOLUZZI, E., EPRON, D., SIEGENTHALER, A., GILBERT, D. et BUTTLER, A. (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration. *New Phytol.*, 172(4):708–718.
- BRAGAZZA, L., SIFFI, C., IACUMIN, P. et GERDOL, R. (2007). Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland : the role of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biol. Biochem.*, 39(1):257–267.
- BUBIER, J. (1995). The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *J Ecol*, 83(3):403–420.
- BUBIER, J., COSTELLO, A., MOORE, T. R., ROULET, N. T. et SAVAGE, K. (1993). Microtopography and methane flux in boreal peatlands, northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71(8):1056–1063.
- BUBIER, J. L., CRILL, P. M., MOORE, T. R., SAVAGE, K. et VARNER, R. K. (1998). Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland complex. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4):703–714.

- BUBIER, J. L., MOORE, T. R., BELLISARIO, L., COMER, N. T. et CRILL, P. M. (1995). Ecological controls on methane emissions from a Northern Peatland Complex in the zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(4):455–470.
- BUCKLAND, P. C. (1993). Peatland archaeology : a conservation resource on the edge of extinction. *Biodivers. Conserv.*, 2(5):513–527.
- BURNHAM, K. P. et ANDERSON, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. Springer.
- CAI, T., FLANAGAN, L. B. et SYED, K. H. (2010). Warmer and drier conditions stimulate respiration more than photosynthesis in a boreal peatland ecosystem : Analysis of automatic chambers and eddy covariance measurements. *Plant Cell Environ.*, 33(3):394–407.
- CARROLL, P. et CRILL, P. (1997). Carbon balance of a temperate poor fen. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 11(3):349–356.
- CHANTON, J. P. (2005). The effect of gas transport on the isotope signature of methane in wetlands. *Org. Geochem.*, 36(5):753–768.
- CHAPIN, F., WOODWELL, G., RANDERSON, J., LOVETT, G., RASTETTER, E., BALDOCCHI, D., CLARK, D., HARMAN, M., SCHIMEL, D., VALENTINI, R., WIRTH, C., ABER, J., COLE, J., GIBLIN, A., GOULDEN, M., HARDEN, J., HEIMANN, M., HOWARTH, R., MATSON, P., MCGUIRE, A., MELILLO, J., MOONEY, H., NEFF, J., HOUGHTON, R., PACE, M., RYAN, M., RUNNING, S., SALA, O., SCHLESINGER, W. et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methodology. *Ecosystems*, 9:1041–1050.
- CHAPMAN, S., BUTTLER, A., FRANCEZ, A.-J., LAGGOUN-DÉFARGE, F., VASANDER, H., SCHLOTTER, M., COMBE, J., GROSVERNIER, P., HARMS, H., EPRON, D. et OTHERS (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance : a conflict between economy and ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 1(10):525–532.
- CHIMNER, R. A. et EWEL, K. C. (2005). A tropical freshwater wetland : II. Production, decomposition, and peat formation. *Wetl. Ecol. Manag.*, 13(6):671–684.
- CHRISTENSEN, J. H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, R., JONES, R., KOLLI, R. K., KWON, W. K., LAPRISE, R. et OTHERS (2007). Regional climate projections. *Clim. Change 2007 Phys. Sci. Basis Contrib. Work. Group Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change Univ. Press Camb. Chapter 11*, pages 847–940.
- CHRISTENSEN, J. H., KANIKICHARLA, K. K., MARSHALL, G. J. et TURNER, J. (2013). Climate phenomena and their relevance for future regional climate change. In STOCKER, T. F., QIN, D., PLATTNER, G.-K., TIGNOR, M. M. B., ALLEN, S. K., BOSCHUNG, J., NAUELS, A., XIA, Y., BEX, V. et MIDGLEY, P. M., éditeurs : *Climate Change 2013 : The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 1217–1308. Cambridge University Press, Cambridge.

- CHRISTENSEN, T. R., PANIKOV, N., MASTEPANOV, M., JOABSSON, A., STEWART, A., ÖQUIST, M., SOMMERKORN, M., REYNAUD, S. et SVENSSON, B. (2003). Biotic controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands – a closed environment study. *Biogeochemistry*, 64(3):337–354.
- CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA, A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press.
- CLYMO, R. S., TURUNEN, J. et TOLONEN, K. (1998). Carbon accumulation in peatland. *Oikos*, pages 368–388.
- COLES, J. R. et YAVITT, J. B. (2002). Control of methane metabolism in a forested northern wetland, New York State, by aeration, substrates, and peat size fractions. *Geomicrobiol. J.*, 19(3):293–315.
- COLMER, T. D. (2003). Long-distance transport of gases in plants : a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ.*, 26(1):17–36.
- CROW, S. E. et WIEDER, R. K. (2005). Sources of CO₂ emission from a northern peatland : root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7):1825–1834.
- CURIEL YUSTE, J., JANSSENS, I. A., CARRARA, A. et CEULEMANS, R. (2004). Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biol.*, 10(2):161–169.
- DARENOVA, E., PAVELKA, M. et ACOSTA, M. (2014). Diurnal deviations in the relationship between CO₂ efflux and temperature : A case study. *CATENA*, 123:263–269.
- DAVIDSON, E. A., JANSSENS, I. A. et LUO, Y. (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems : moving beyond Q₁₀. *Global Change Biol.*, 12(2):154–164.
- DINSMORE, K. J., BILLETT, M. F., SKIBA, U. M., REES, R. M., DREWER, J. et HELFTER, C. (2010). Role of the aquatic pathway in the carbon and greenhouse gas budgets of a peatland catchment. *Glob. Change Biol.*, 16(10):2750–2762.
- DINSMORE, K. J., SKIBA, U. M., BILLETT, M. F. et REES, R. M. (2009). Effect of water table on greenhouse gas emissions from peatland mesocosms. *Plant Soil*, 318(1-2):229–242.
- ELSGAARD, L., GÖRRES, C.-M., HOFFMANN, C. C., BLICHER-MATHIESEN, G., SCHELDE, K. et PETERSEN, S. O. (2012). Net ecosystem exchange of CO₂ and carbon balance for eight temperate organic soils under agricultural management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 162:52–67.
- ESWARAN, H., VAN DEN BERG, E. et REICH, P. (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57(1):192–194.
- FANG, C. et MONCRIEFF, J. (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biol. Biochem.*, 33(2):155–165.

- FAROUKI, O. (1981). *Thermal properties of soils*. Series on rock and soil mechanics. Trans Tech Pub., Rockport, MA.
- FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1):78–90.
- FRANCEZ, A.-J. (2000). La dynamique du carbone dans les tourbières à Sphagnum, de la sphaine à l'effet de serre. *L'Année Biologique*, 39:205–270.
- FROLKING, S., TALBOT, J., JONES, M. C., TREAT, C. C., KAUFFMAN, J. B., TUITTILA, E.-S. et ROULET, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate system. *Environ. Rev.*, 19(NA):371–396.
- GARCIA, J.-L., PATEL, B. K. et OLLIVIER, B. (2000). Taxonomic, phylogenetic, and ecological diversity of methanogenic Archaea. *Anaerobe*, 6(4):205–226.
- GIRARD, M. C., WALTER, C., REMY, J. C., BERTHELIN, J. et MOREL, J. L. (2011). *Sols et Environnement*, (2e éd.), volume 28 de *Sciences Sup*. Editions Dunod : Paris, Vottem, Belgique, 2nd édition édition.
- GLASER, P. H. et CHANTON, J. P. (2009). Methane accumulation and release from deep peat : measurements, conceptual models, and biogeochemical significance. *Carbon Cycl. North. Peatl.*, pages 145–158.
- GOGO, S., LAGGOUN-DÉFARGE, F., DELARUE, F. et LOTTIER, N. (2011). Invasion of a Sphagnum-peatland by *Betula* spp and *Molinia caerulea* impacts organic matter biochemistry. Implications for carbon and nutrient cycling. *Biogeochemistry*, 106:53–69.
- GOGO, S., LAGGOUN-DÉFARGE, F., MERZOUKI, F., MOUNIER, S., GUIRIMAND-DUFOUR, A., JOZJA, N., HUGUET, A., DELARUE, F. et DÉFARGE, C. (2015). In situ and laboratory non-additive litter mixture effect on C dynamics of *Sphagnum rubellum* and *Molinia caerulea* litters. *J. Soils Sediments*, pages 1–15.
- GORHAM, E. (1991). Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. *Ecol. Appl.*, 1(2):182–195.
- GORNALL, J. L., WOODIN, S. J., JÓNSDÓTTIR, I. S. et VAN DER WAL, R. (2011). Balancing positive and negative plant interactions : how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia*, 166(3):769–782.
- GÖRRES, C. M., KUTZBACH, L. et ELSGAARD, L. (2014). Comparative modeling of annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186:64–76.
- GRAF, A., WEIHERMÜLLER, L., HUISMAN, J. A., HERBST, M., BAUER, J. et VEREECKEN, H. (2008). Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 5(3):1867–1898.
- GUIMBAUD, C., CATOIRE, V., GOGO, S., ROBERT, C., CHARTIER, M., LAGGOUN-DÉFARGE, F., GROSSEL, A., ALBÉRIC, P., POMATHIOD, L., NICOUILLAUD, B. et RICHARD, G. (2011). A portable infrared laser spectrometer for flux measurements

- of trace gases at the geosphere-atmosphere interface. *Measurement Science & Technology*, 22(7):1–17.
- GUNNARSSON, U. (2005). Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology*, 27(3):269–279.
- GÜNTHER, A., HUTH, V., JURASINSKI, G. et GLATZEL, S. (2014). The effect of biomass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB Bioenergy*, pages n/a–n/a.
- HARRIS, D. C. (2010). Charles David Keeling and the Story of Atmospheric CO₂ Measurements. *Anal. Chem.*, 82(19):7865–7870.
- HILLEL, D. (2003). Soil temperature and heat flow. In *Introduction to Environmental Soil Physics*. Academic Press. {DOI :10.1016/B978-012348655-4/50013-7}.
- HOBBIE, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 66(4):503–522.
- HUC, A. (1980). Origin and formation of organic matter in recent sediments and its relation to kerogen. In *Kerogen : Insoluble Organic Matter from Sedimentary Rocks*, pages 445–476. Editions TECHNIP.
- ISE, T., DUNN, A. L., WOFSEY, S. C. et MOORCROFT, P. R. (2008). High sensitivity of peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nat. Geosci.*, 1(11):763–766.
- JACOBS, C. M. J., JACOBS, A. F. G., BOSVELD, F. C., HENDRIKS, D. M. D., HENSEN, A., KROON, P. S., MOORS, E. J., NOL, L., SCHRIER-UIJL, A. et VEENENDAAL, E. M. (2007). Variability of annual CO₂ exchange from Dutch grasslands. *Biogeosciences*, 4(5):803–816.
- JOABSSON, A., CHRISTENSEN, T. R. et WALLÉN, B. (1999). Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):385–388.
- JONES, M. C. et YU, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of peatlands in Alaska. *PNAS*, 107(16):7347–7352.
- JOOS, F., ROTH, R., FUGLESTVEDT, J. S., PETERS, G. P., ENTING, I. G., VON BLOH, W., BROVKIN, V., BURKE, E. J., EBY, M., EDWARDS, N. R., FRIEDRICH, T., FRÖLICHER, T. L., HALLORAN, P. R., HOLDEN, P. B., JONES, C., KLEINEN, T., MACKENZIE, F. T., MATSUMOTO, K., MEINSHAUSEN, M., PLATTNER, G.-K., REISINGER, A., SEGSCHNEIDER, J., SHAFFER, G., STEINACHER, M., STRASSMANN, K., TANAKA, K., TIMMERMANN, A. et WEAVER, A. J. (2013). Carbon dioxide and climate impulse response functions for the computation of greenhouse gas metrics : a multi-model analysis. *Atmos. Chem. Phys.*, 13(5):2793–2825.
- JOOSTEN, H. et CLARKE, D. (2002). *Wise use of mires and peatlands*. International mire conservation group.

- JUNE, T., EVANS, J. R. et FARQUHAR, G. D. (2004). A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport : a study on soybean leaf. *Funct. Plant Biol.*, 31(3):275–283. WOS :000220831200008.
- JUSZCZAK, R., ACOSTA, M. et OLEJNIK, J. (2012). Comparison of daytime and nighttime ecosystem respiration measured by the closed chamber technique on temperate mire in Poland. *Pol. J. Environ. Stud.*, 21(3):643–658.
- KAUFMAN, D. S., AGER, T. A., ANDERSON, N. J., ANDERSON, P. M., ANDREWS, J. T., BARTLEIN, P. J., BRUBAKER, L. B., COATS, L. L., Cwynar, L. C., DUvall, M. L., DYKE, A. S., EDWARDS, M. E., EISNER, W. R., GAJEWSKI, K., GEIRSDÓTTIR, A., HU, F. S., JENNINGS, A. E., KAPLAN, M. R., KERWIN, M. W., LOZHKIN, A. V., MACDONALD, G. M., MILLER, G. H., MOCK, C. J., OSWALD, W. W., OTTOBLIESNER, B. L., PORINCHU, D. F., RÜHLAND, K., SMOL, J. P., STEIG, E. J. et WOLFE, B. B. (2004). Holocene thermal maximum in the western Arctic (0–180°W). *Quaternary Science Reviews*, 23(5–6):529–560.
- KENNEDY, G. W. et PRICE, J. S. (2005). A conceptual model of volume-change controls on the hydrology of cutover peats. *J. Hydrol.*, 302(1–4):13–27.
- KETTUNEN, A., KAITALA, V., ALM, J., SILVOLA, J., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996). Cross-correlation analysis of the dynamics of methane emissions from a boreal peatland. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10(3):457–471.
- KIM, J. et VERMA, S. B. (1992). Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland. *Biogeochemistry*, 18(1):37–51.
- KOEHLER, A.-K., SOTTOCORNOLA, M. et KIELY, G. (2011). How strong is the current carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Glob. Change Biol.*, 17(1):309–319.
- LAI, D. (2009). Methane Dynamics in Northern Peatlands : A Review. *Pedosphere*, 19(4):409–421.
- LAI, D. Y. F., ROULET, N. T. et MOORE, T. R. (2014). The spatial and temporal relationships between CO₂ and CH₄ exchange in a temperate ombrotrophic bog. *Atmospheric Environment*, 89:249–259.
- LAIHO, R. (2006). Decomposition in peatlands : Reconciling seemingly contrasting results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8): 2011–2024.
- LANDVA, A. O., KORPIJAAKKO, E. O. et PHEENEY, P. E. (1983). Geotechnical classification of peats and organic soils. In *Testing of peats and organic soils*, volume 820, pages 37–51.
- LAPPALAINEN, E. (1996). *Global peat resources*, volume 4. International Peat Society Jyväskylä.
- LELIEVELD, J. O. S., CRUTZEN, P. J. et DENTENER, F. J. (1998). Changing concentration, lifetime and climate forcing of atmospheric methane. *Tellus B*, 50(2):128–150.

- LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J. G., FREEMAN, C., HOLDEN, J., ROULET, N., RYDIN, H. et SCHAEPMAN-STRUB, G. (2008). Peatlands and the carbon cycle : from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*, 5(2):1475–1491.
- LIU, W., FOX, J. E. et XU, Z. (2000). Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. *Ecol. Res.*, 15(4):435–447.
- LIVINGSTON, G. P. et HUTCHINSON, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of trace gas exchange : applications and sources of error. *Biog. Trace Gases Meas. Emiss. Soil Water*, pages 14–51.
- LOHILA, A., AURELA, M., REGINA, K. et LAURILA, T. (2003). Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields : effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 251(2):303–317.
- LONG, S. P. et HÄLLGREN, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In HALL, D. O., SCURLOCK, J. M. O., BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R., LEEGOOD, R. C. et LONG, S. P., éditeurs : *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*, pages 129–167. Springer Netherlands.
- LUND, M., CHRISTENSEN, T. R., LINDROTH, A. et SCHUBERT, P. (2012). Effects of drought conditions on the carbon dioxide dynamics in a temperate peatland. *Environ. Res. Lett.*, 7(4):045704.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006a). Chapter 1 - Introduction and overview. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 3 – 15. Academic Press, Burlington.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006b). Chapter 4 - Processes of CO₂ transport from soil to the atmosphere. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 61 – 76. Academic Press, Burlington.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006c). Chapter 5 - Controlling factors. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 79 – 105. Academic Press, Burlington.
- LUO, Y. et ZHOU, X. (2006d). Chapter 8 - Methods of measurements and estimations. In LUO, Y. et ZHOU, X., éditeurs : *Soil Respiration and the Environment*, pages 161 – 185. Academic Press, Burlington.
- MACDONALD, G. M., BEILMAN, D. W., KREMENETSKI, K. V., SHENG, Y., SMITH, L. C. et VELICHKO, A. A. (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands and atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314(5797):285–288.
- MAHECHA, M. D., REICHSTEIN, M., CARVALHAIS, N., LASSLOP, G., LANGE, H., SENNEVIRATNE, S. I., VARGAS, R., AMMANN, C., ARAIN, M. A., CESCATTI, A., JANSSENS, I. A., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L. et RICHARDSON, A. D. (2010). Global Convergence in the Temperature Sensitivity of Respiration at Ecosystem Level. *Science*, 329(5993):838–840.

- MALMER, N., SVENSSON, B. M. et WALLÉN, B. (1994). Interactions between Sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia geobot. phytotax.*, 29(4):483–496.
- MANNEVILLE, O. (1999). *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse, Belgique et Luxembourg*. Delachaux & Niestle.
- MCNEIL, P. et WADDINGTON, J. M. (2003). Moisture controls on Sphagnum growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *J. Appl. Ecol.*, 40(2):354–367.
- MOORE, T. R., BUBIER, J. L., FROLKING, S. E., LAFLEUR, P. M. et ROULET, N. T. (2002). Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog. *Journal of Ecology*, 90(1):25–36.
- MUNIR, T. M., PERKINS, M., KAING, E. et STRACK, M. (2015). Carbon dioxide flux and net primary production of a boreal treed bog : Responses to warming and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*, 12(4):1091–1111.
- MYHRE, G., SHINDELL, D., BRÉON, F. M., COLLINS, W., FUGLESTVEDT, J., HUANG, J., KOCH, D., LAMARQUE, J. F., LEE, D., MENDOZA, B. et OTHERS (2013). Anthropogenic and natural radiative forcing. In *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, volume 423, pages 659–740. Cambridge University Press.
- NATIONAL WETLANDS WORKING GROUP (1997). *The Canadian wetland classification system*. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, 2nd edition édition.
- NILSSON, M., MIKKELÄ, C., SUNDH, I., GRANBERG, G., SVENSSON, B. H. et RANNEBY, B. (2001). Methane emission from Swedish mires : National and regional budgets and dependence on mire vegetation. *J. Geophys. Res.*, 106(D18):20847–20860.
- NILSSON, M., SAGERFORS, J., BUFFAM, I., LAUDON, H., ERIKSSON, T., GRELLE, A., KLEMEDTSSON, L., WESLIEN, P. et LINDROTH, A. (2008). Contemporary carbon accumulation in a boreal oligotrophic minerogenic mire – a significant sink after accounting for all C-fluxes. *Glob. Change Biol.*, 14(10):2317–2332.
- NORDSTROEM, C., SOEGAARD, H., CHRISTENSEN, T. R., FRIBORG, T. et HANSEN, B. U. (2001). Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen ecosystem in NE-Greenland. *Theor Appl Climatol*, 70(1-4):149–166.
- OLEFELDT, D., ROULET, N. T., BERGERON, O., CRILL, P., BÄCKSTRAND, K. et CHRISTENSEN, T. R. (2012). Net carbon accumulation of a high-latitude permafrost palsa mire similar to permafrost-free peatlands : CARBON BALANCE OF A SUBARCTIC PEATLAND. *Geophys. Res. Lett.*, 39(3):n/a–n/a.
- ORLOWSKY, B. et SENEVIRATNE, S. I. (2012). Global changes in extreme events : regional and seasonal dimension. *Clim. Change*, 110(3-4):669–696.
- PALES, J. C. et KEELING, C. D. (1965). The concentration of atmospheric carbon dioxide in Hawaii. *J. Geophys. Res.*, 70(24):6053–6076.

- PARISH, F., SIRIN, A., CHARMAN, D., JOOSTEN, H., MINAYEVA, T., SILVIUS, M. et STRINGER, L. (2008). *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change : Main Report*. Global Environment Centre & Wetlands International.
- PARKIN, T. B. et KASPAR, T. C. (2003). Temperature Controls on Diurnal Carbon Dioxide Flux. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67(6):1763–1772.
- PAVELKA, M., ACOSTA, M., MAREK, M. V., KUTSCH, W. et JANOUS, D. (2007). Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant Soil*, 292(1-2):171–179.
- PEICHL, M., ÖQUIST, M., LÖFVENIUS, M. O., ILSTEDT, U., SAGERFORS, J., GRELLE, A., LINDROTH, A. et NILSSON, M. B. (2014). A 12-year record reveals pre-growing season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide exchange in a boreal fen. *Environ. Res. Lett.*, 9(5):055006.
- PELLETIER, L., MOORE, T. R., ROULET, N. T., GARNEAU, M. et BEAULIEU-AUDY, V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Riviere watershed, James Bay lowland, Canada. *J. Geophys. Res. Biogeosciences 2005–2012*, 112(G1).
- PHILIPPE DE SOUABE-ZYRIANE (1988). Van Helmont Jan Baptist - (1577-1644). In *Encyclopædia Universalis, Thesaurus index*, volume 3, page 3072. Encyclopædia Universalis, Malesherbes, Paris, 3 édition.
- PHILLIPS, C. L., NICKERSON, N., RISK, D. et BOND, B. J. (2011). Interpreting diel hysteresis between soil respiration and temperature. *Global Change Biol.*, 17(1):515–527.
- POST, W. M., EMANUEL, W. R., ZINKE, P. J. et STANGENBERGER, A. G. (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298:156–159.
- PRATHER, M. J., HOLMES, C. D. et HSU, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios : Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry. *Geophys. Res. Lett.*, 39(9):L09803.
- PRENTICE, I. C., FARQUHAR, G. D., FASHAM, M. J. R., GOULDEN, M. L., HEIMANN, M., JARAMILLO, V. J., KHESHGI, H. S., LEQUÉRE, C., SCHOLES, R. J. et WALLACE, D. W. R. (2001). The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI, 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.
- PUMPANEN, J., KOLARI, P., ILVESNIEMI, H., MINKKINEN, K., VESALA, T., NIINISTÖ, S., LOHILA, A., LARMOLA, T., MORERO, M., PIHLATIE, M., JANSSENS, I., YUSTE, J. C., GRÜNZWEIG, J. M., RETH, S., SUBKE, J.-A., SAVAGE, K., KUTSCH, W., ØSTRENG, G., ZIEGLER, W., ANTHONI, P., LINDROTH, A. et HARI, P. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.*, 123(3–4):159–176.

- RAICH, J. W. et SCHLESINGER, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2):81–99.
- RAMEAU, J.-C., MANSION, D. et DUMÉ, G. (2008). *Flore forestière française : Plaines et collines*. Forêt privée française.
- RAMSAR, C. (1987). *Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau, (Ramsar, Iran, 1971) telle qu'amendée en 1982 et 1987*.
- ROBERT, C. (2007). Simple, stable, and compact multiple-reflection optical cell for very long optical paths. *Applied Optics*, 46(22):5408–5418.
- ROBERT, M. et SAUGIER, B. (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6–7):577–595.
- ROBROEK, B. J., VAN RUIJVEN, J., SCHOUTEN, M. G., BREEUWER, A., CRUSHELL, P. H., BERENDSE, F. et LIMPENS, J. (2009). Sphagnum re-introduction in degraded peatlands : The effects of aggregation, species identity and water table. *Basic and Applied Ecology*, 10(8):697–706.
- ROULET, N. T., LAFLEUR, P. M., RICHARD, P. J. H., MOORE, T. R., HUMPHREYS, E. R. et BUBIER, J. (2007). Contemporary carbon balance and late Holocene carbon accumulation in a northern peatland. *Global Change Biology*, 13(2):397–411.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013a). Adaptations to the peatland habitat. *In The biology of Peatlands*, pages 65–84. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013b). Diversity of life in peatlands. *In The biology of Peatlands*, pages 21–47. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013c). Peat and organic soil. *In The biology of Peatlands*, pages 85–107. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013d). Peatland habitats. *In The biology of Peatlands*, pages 85–107. Oxford University Press.
- RYDIN, H. et JEGLUM, J. (2013e). Productivity and peat accumulation. *In The biology of Peatlands*, pages 254–273. Oxford University Press.
- SEGRS, R. (1998). Methane production and methane consumption : a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41(1):23–51.
- SIEGENTHALER, U. et OESCHGER, H. (1987). Biospheric CO₂ emissions during the past 200 years reconstructed by deconvolution of ice core data. *Tellus B*, 39B(1-2):140–154.
- SIGG, L., BEHRA, P. et STUMM, W. (2014). Cycles biogéochimiques des éléments dans les milieux aquatiques. *In Chimie des milieux aquatiques-5e édition : Cours et exercices corrigés*, pages 411–470. Dunod, Paris.
- SILVOLA, J., ALM, J., AHLHOLM, U., NYKÄNEN, H. et MARTIKAINEN, P. J. (1996). The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol Fertil Soils*, 23(2):126–131.

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

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

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

ANNEXES

A Tableau de données bibliographiques

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

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

continue sur la page suivante ...

... suite de la page précédente

Année	ENE	RE	PPB	CH ₄	COD	BCNE	Flux considérés	Classif.	Manag.	TMA	PMA	Lat/Lon	Référence
2011	-245	2439				-245							
2011	-84			17		-102	CO ₂ , CH ₄	bog	natural	9,6	821	53,7 ; -9,8	Vanselow-Algan <i>et al.</i> , 2015
2011	-16			27		-44				9,6	821	53,7 ; -9,8	
2011	-67			40		-395				9,6	821	53,7 ; -9,8	
2009	-390	2894	2512			-390	CO ₂	fen	grassland	9,6	913	55,9 ; 8,43	Elsgaard <i>et al.</i> , 2012
2009	-450	2539	2102			-450	CO ₂	fen	grassland	9,0	579	56,4 ; 10,40	
2009	-690	2839	2157			-690	CO ₂	bog	grassland	8,6	702	57,2 ; 9,83	
2004	144					144	CO ₂	fen	natural	2,1	504	55,0 ; -112,47	Syed <i>et al.</i> , 2006
1997	20					20	CO ₂	fen	naturel	-9,2	214	74,5 ; -20,57	Nordstroem <i>et al.</i> , 2001
2008	61,98			3,56	55,77	CO ₂		fen	natural	-0,2	321	68,4 ; 19,05	Olefelt <i>et al.</i> , 2012
2009	38,42			2,76	33,01					-0,4	281		
2009	-404,1	858,2	454,1			-101,2	CO ₂	fen	natural	-4,28	738	54,1 ; 72,50	Trudeau <i>et al.</i> , 2014
2010	-272,4	755,6	483,2			-71,3	CO ₂						
2001	58	261	319		58	CO ₂		fen	natural	1,8	888	64,2 ; 19,55	Peichl <i>et al.</i> , 2014
2002	60	443	503		60					2,9	533		
2003	47	402	449		47					2,3	584		
2004	59	298	358		59					0,9	650		
2005	58	322	380		58					3,1	659		
2006	18	265	283		18					2,8	661		
2007	48	254	302		48					2,8	586		
2008	105	351	456		105					2,0	751		
2009	41	174	215		41					0,4	702		
2010	66	137	203		66					3,5	639		
2011	79	261	340		79					1,9	707		
2012	57	172	229		57					2,3	630		
1997	4				4	CO ₂		fen	natural	-1	470	69,1 ; 27,28	Aurela <i>et al.</i> , 2004
1998	21				21								
1999	8				8								
2000	6				6								
2001	37				37								
2002	53				53								
2008	-668	3518	2359		-668	CO ₂		fen	grassland	9,5	913	55,9 ; 8,4	Görres <i>et al.</i> , 2014
2008	-736	2836	2100		-736			fen	grassland	9,1	579	56,4 ; 10,4	
2008	-614	2727	2114		-614			bog	grassland	8,8	702	57,1 ; 9,8	

B Photos supplémentaires



(a) *drosera*



(b) *Rhynchospora alba*

FIGURE B.1 – Végétation présente sur le site de La Guette, et suivie lors des campagnes de mesures.

C Package m70r

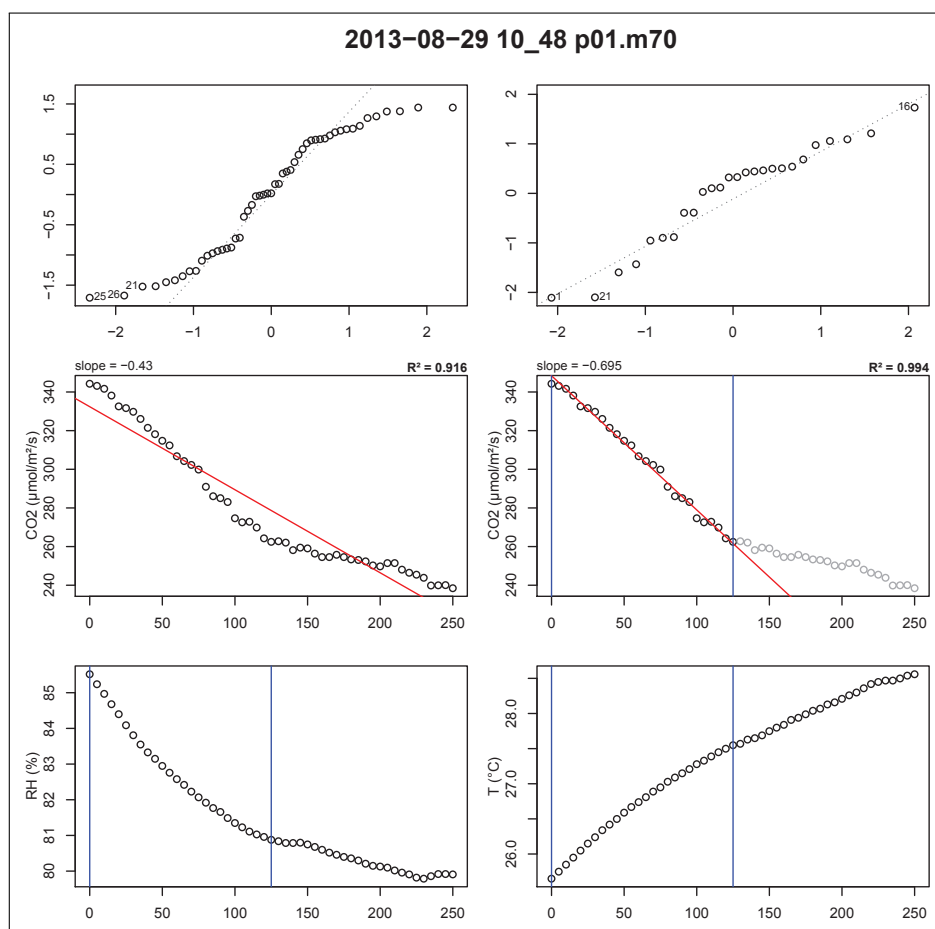


FIGURE C.2 – Planche de graphes permettant le diagnostic des mesures de flux de CO₂. L’axe des abscisses représente le temps en seconde. Les valeurs d’humidité relative doivent être prise avec du recul car sujette aux aléas du terrain (sonde mouillée régulièrement).

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

- Générer des planches de graphes pour diagnostiquer les flux (Figure C.2)
- De comparer l’effet du retrait de certains points. La figure C.2 montre ainsi une mesure pour laquelle l’assimilation de CO₂ par photosynthèse est tellement forte qu’elle semble être stoppée abruptement au delà d’un certain seuil.
- De conserver les changements effectués dans un fichier séparé du fichier source, qui reste donc intact.
- De calculer les flux nets.

D Résultats des ACP

Les données de CH_4 étant moins nombreuses que les données de CO_2 , deux ACP ont été effectuées, l'une sans les données de CH_4 et l'autre avec, afin de maximiser le nombre d'observations utilisées.

ACP des flux de CO_2 et des facteurs contrôlants (sans CH_4)

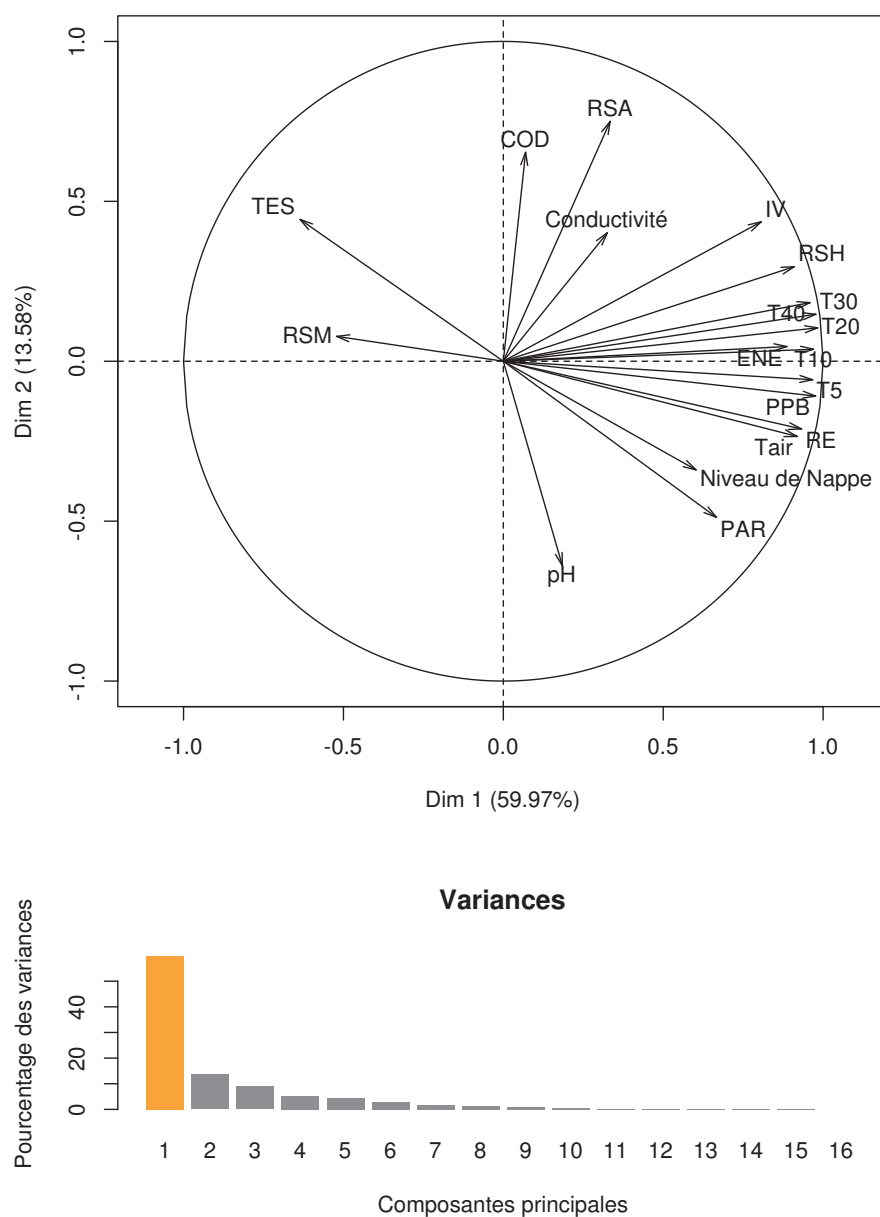


FIGURE D.3 – Dimension 1 et 2 de l'ACP sans les données de CH_4 (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)

ACP des flux et des facteurs contrôlants (avec CH₄)

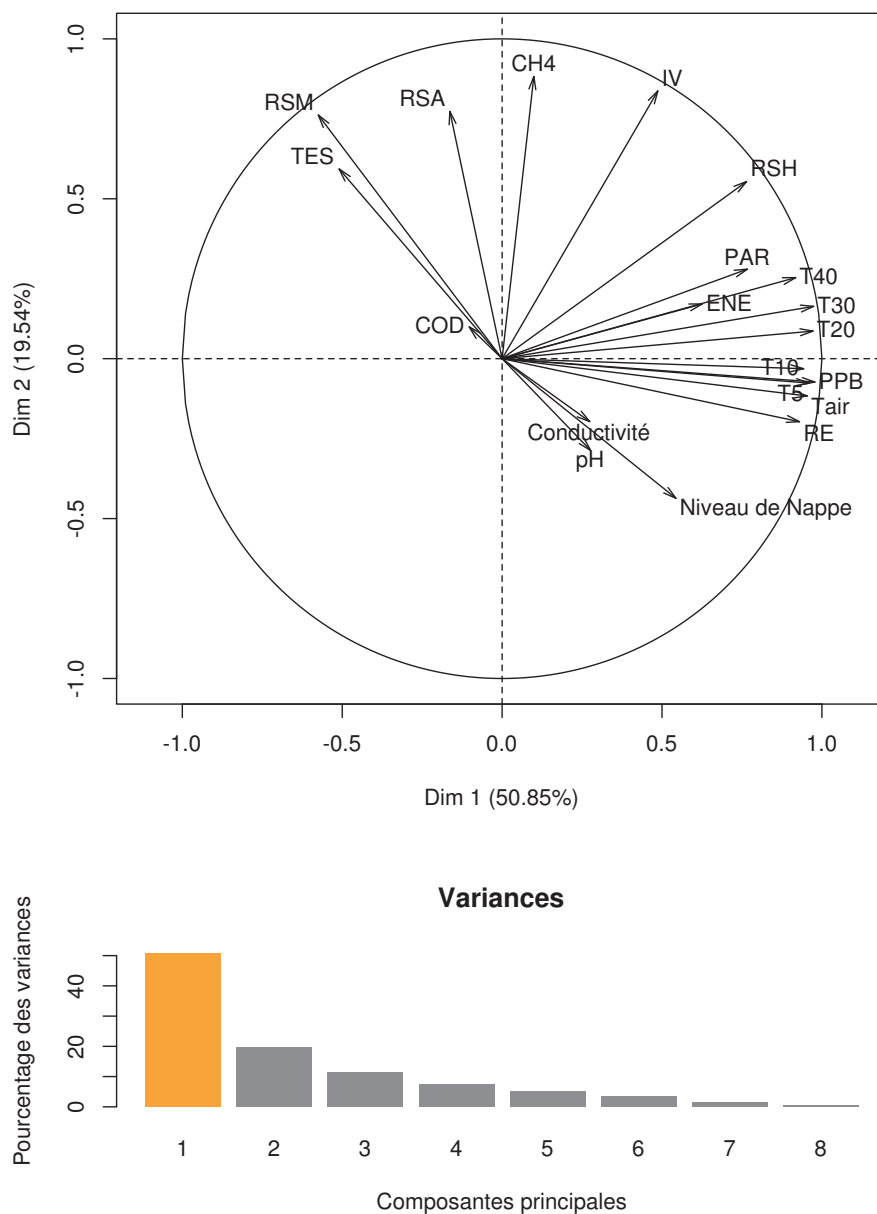


FIGURE D.4 – Dimension 1 et 2 de l'ACP avec les données de CH₄ (en haut), et pourcentage de variance expliqué par dimension (en bas)

E Le projet CARBIODIV

Le projet CARBIODIV vise à restaurer l'hydrologie de la tourbière de La Guette et de suivre les effets de cette restauration sur les flux de GES (CO_2 et CH_4) et la biodiversité. Des seuils devant minimiser les pertes d'eau de la tourbière ont été installés en février 2014 ainsi que deux stations scientifiques permettant le suivi des GES et des facteurs environnementaux que ce soit l'hydrologie et la géochimie des eaux, la végétation, les flux de GES, les caractéristiques du sol. Dans chaque station ont été installées douze placettes, avec quatre réplicats pour trois traitements :

- Contrôle : pas de modifications, ce sont les témoins
- Étrépage : les dix premiers centimètre de la végétation sont retirés
- Étrépage + ré-ensemencement : en plus du traitement précédent, des sphaignes sont introduites dans les placettes

Ce projet implique des laboratoires scientifiques (ISTO, LPC2E) une cellule de recherche et développement de l'Université d'Orléans (CETRAHE), des associations (SNE, CERCOPE, LIN'Eco), et une entreprise (Environnement41).

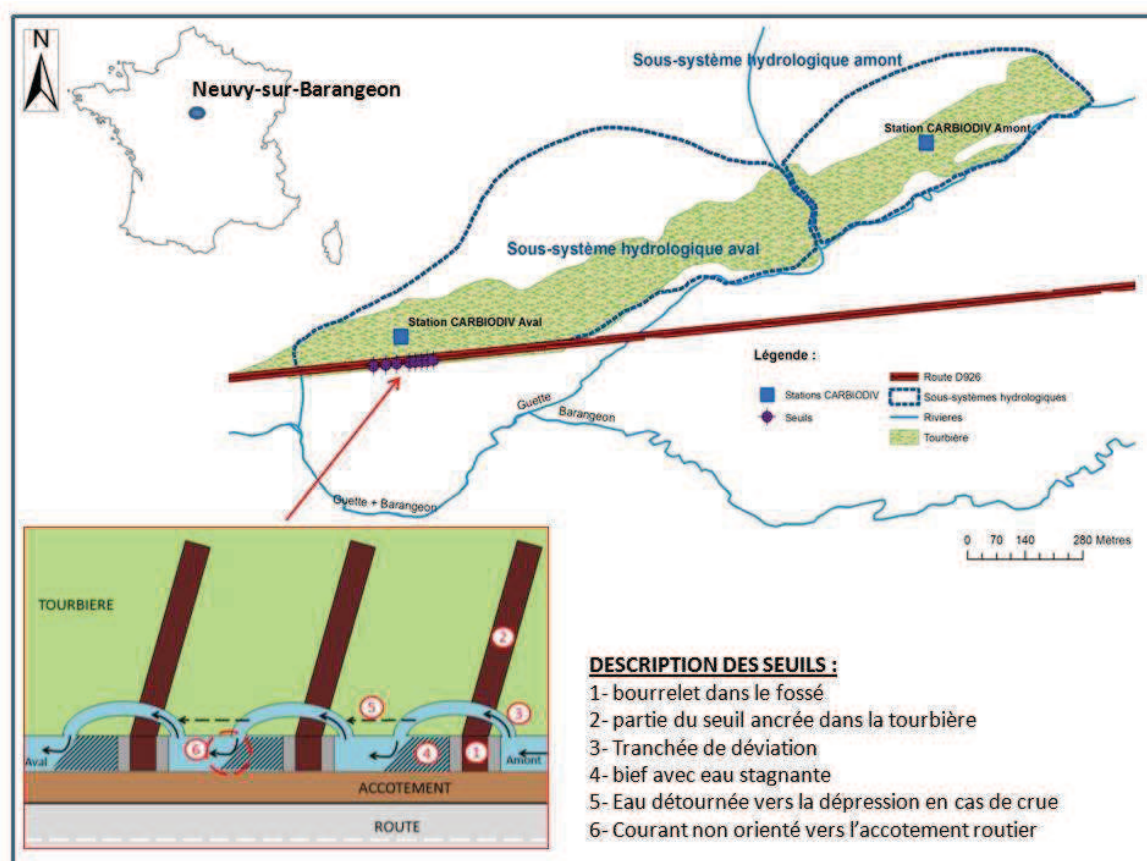


FIGURE E.5 – Schéma de fonctionnement des seuils installés sur la tourbière de La Guette

F Calibrations flux de GES et facteurs contrô-

lants

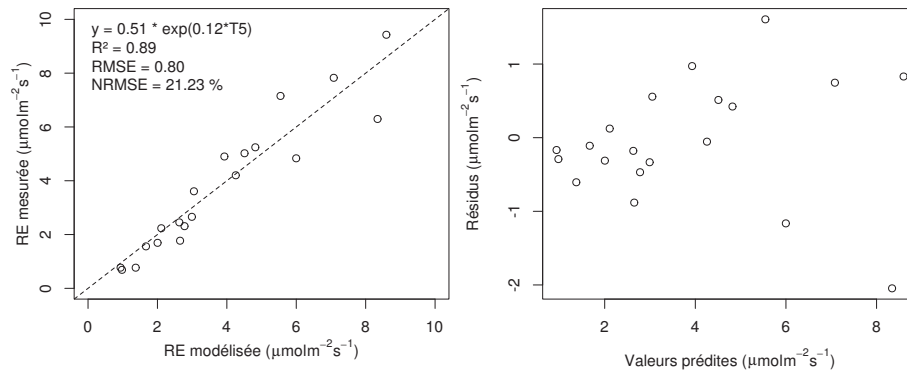


FIGURE F.6 – Résultat de la calibration de la RE avec un modèle exponentiel et en utilisant la température à -5 cm. À gauche la relation entre la RE mesurée et la RE modélisée et à gauche la distribution des résidus.

G Tableau modélisation par groupe de végétation

Tableau G.2 – Valeurs des paramètres des équations utilisées pour modéliser les flux de RE par groupe de végétation avec se l'erreur standard (en %) et pval la p-value.

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

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

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

H Cartes des flux par placette

H.1 PPB

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

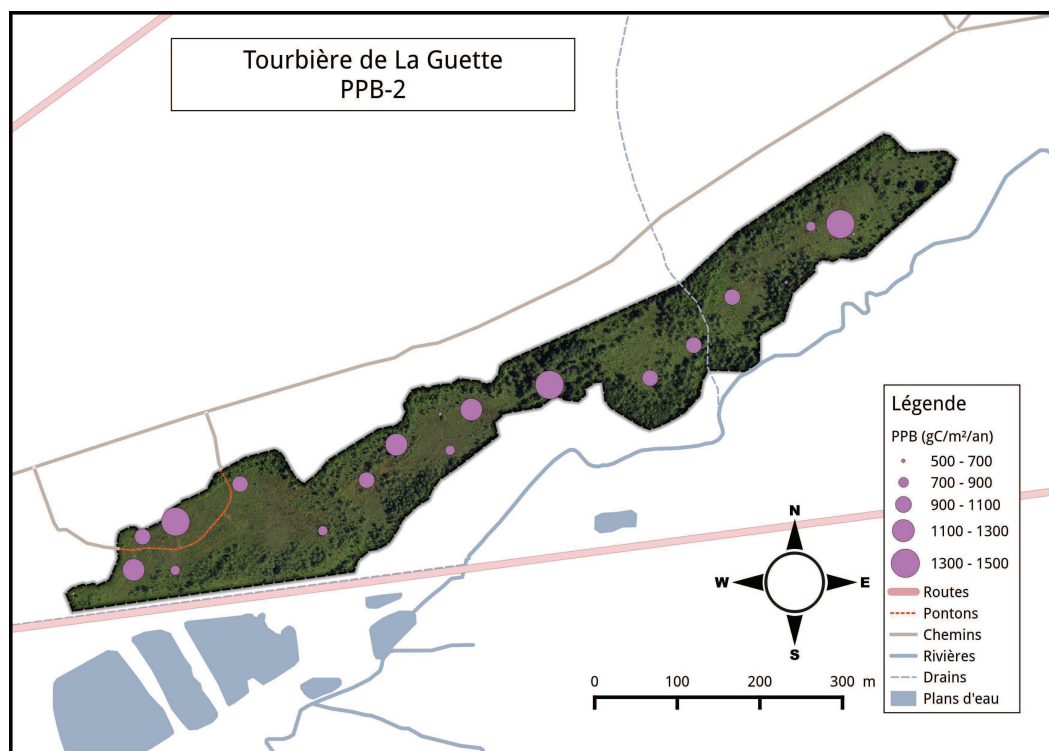


FIGURE H.7 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ à partir du modèle PPB-2

H.2 RE

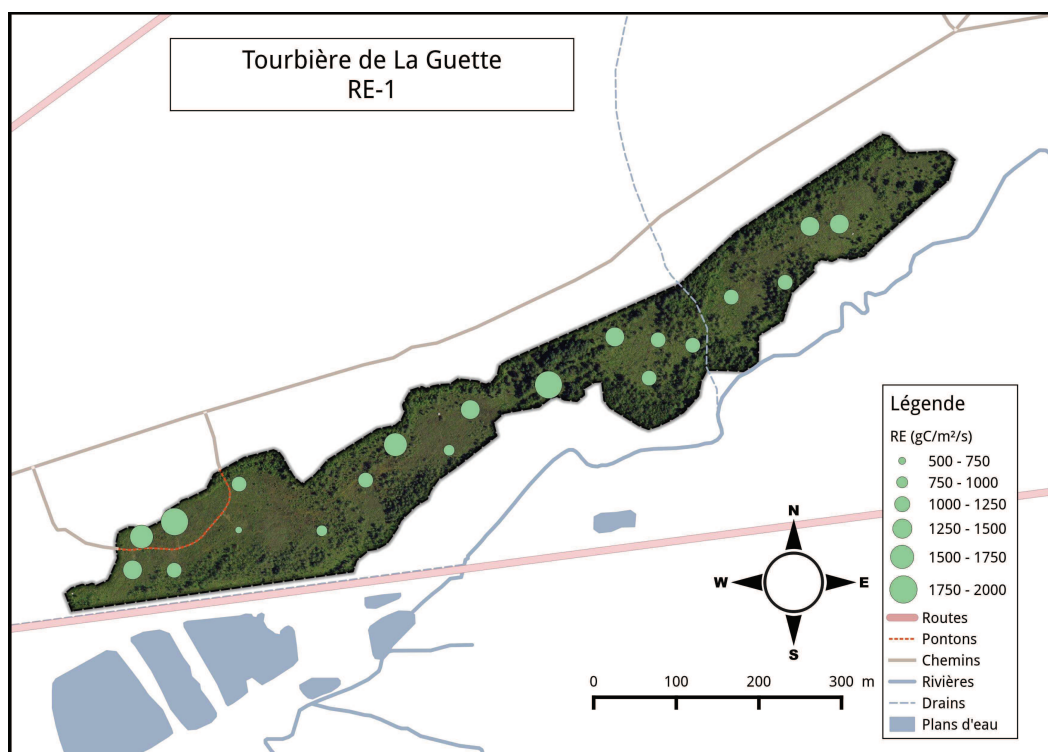


FIGURE H.8 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m⁻² an⁻¹ à partir du modèle RE-1

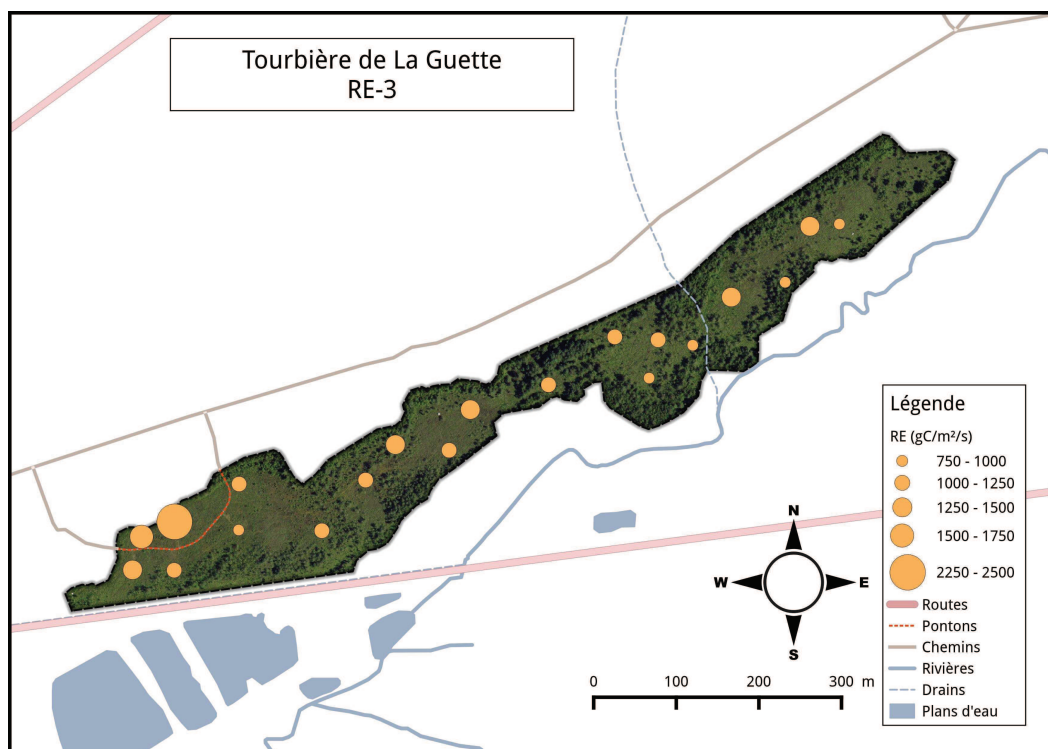


FIGURE H.9 – Répartition de RE sur la tourbière de La Guette en gC m⁻² an⁻¹ à partir du modèle RE-3

I Protocole végétation

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

La strate arbustive

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

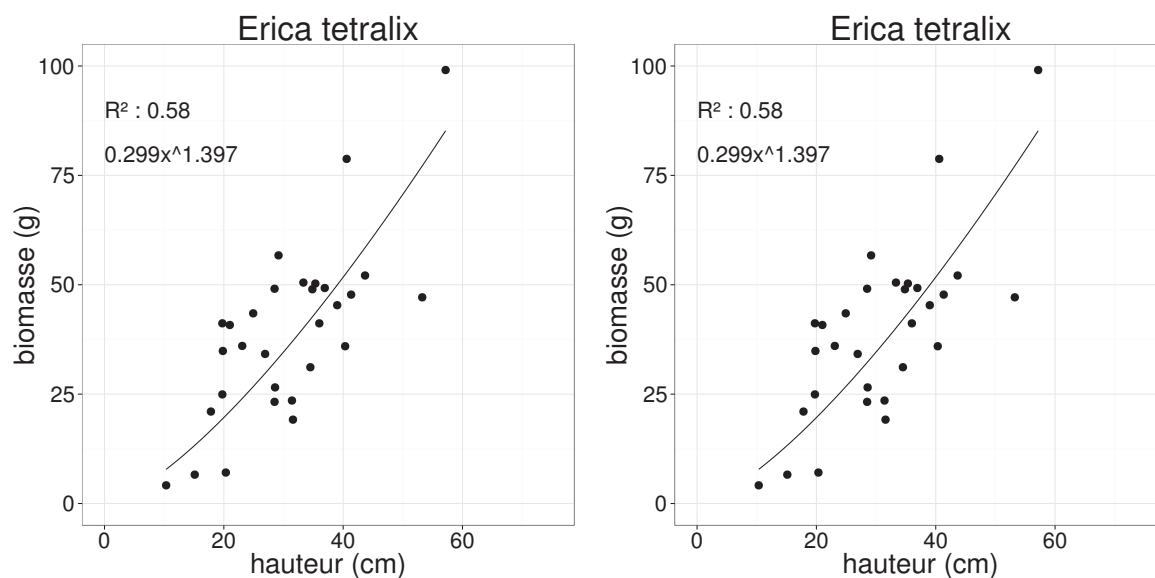
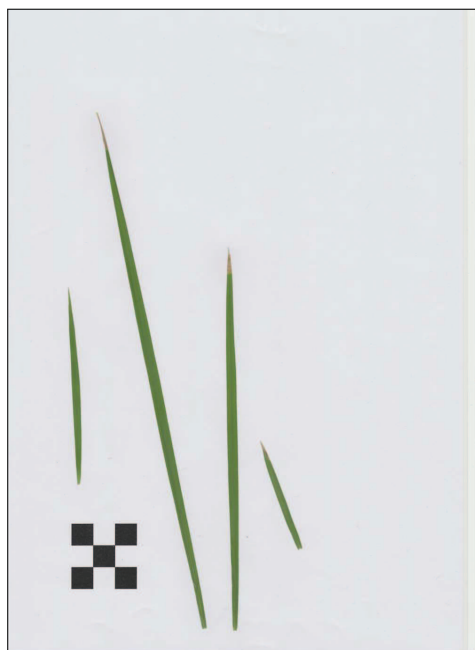


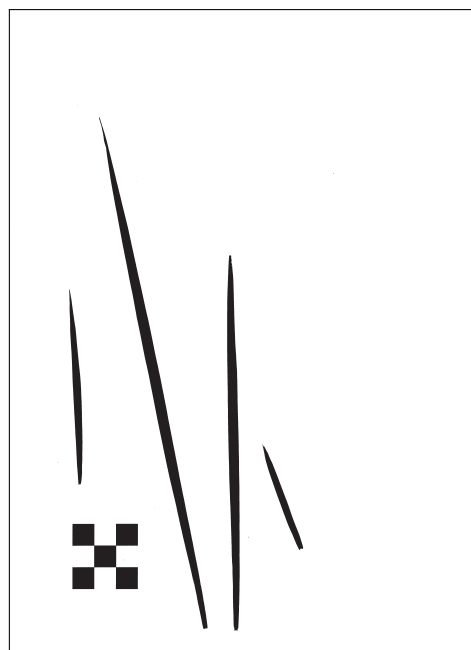
FIGURE I.10 – Calibration de la biomasse en fonction de la hauteur

La strate herbacée

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

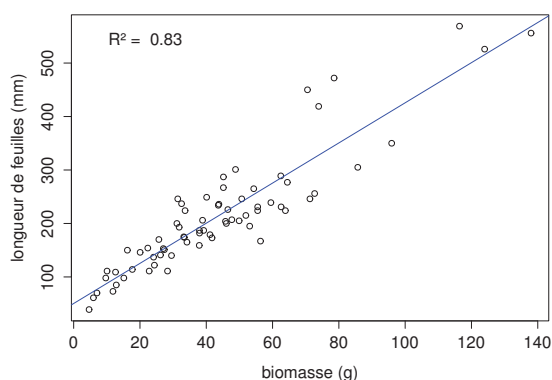


(a) image scannée

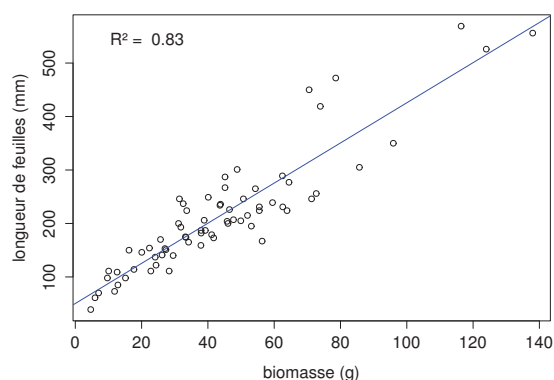


(b) image binarisée

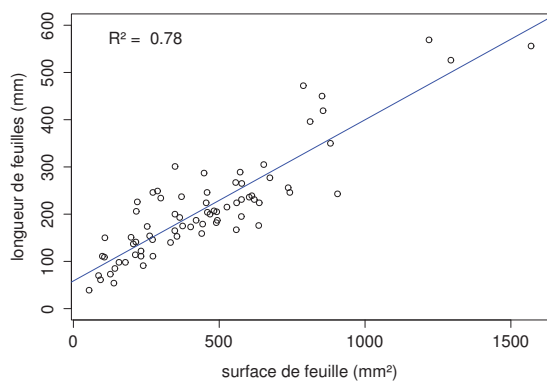
FIGURE I.11 – Scanne des feuilles



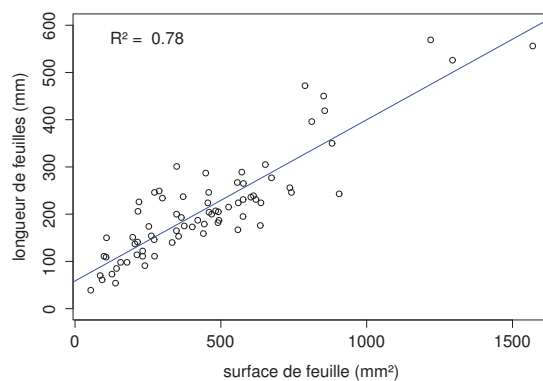
(a) *Molinia caerulea* – biomasse



(b) *Eriophorum* – biomasse



(c) *Molinia caerulea* – surface



(d) *Eriophorum* – surface

FIGURE I.12 – Calibration de la biomasse herbacée pour *molinia Caerulea* (a), pour *erriophorum* (b) et de la surface de feuille pour *molinia Caerulea* (c), pour *erriophorum* (d) en fonction de la hauteur

Variabilité spatio-temporelle des émissions de GES dans une tourbière à Sphaignes : effets sur le bilan de carbone

Les tourbières représentent 2 à 3% des terres émergées et stockent entre 10 et 25% du carbone des sols. Les tourbières sont soumises à des contraintes anthropiques et climatiques importantes qui posent la question de la pérennité de leur fonctionnement en puits de C et de leur stock. Une meilleure compréhension de ces écosystèmes est nécessaire pour déterminer les facteurs et les effets et interactions de ces facteurs sur les émissions de gaz à effet de serre (GES). Ce travail a consisté à suivre les émissions de GES et les facteurs contrôlant dans La tourbière de La Guette (Sologne) pour établir son bilan de C. En parallèle des expérimentations sur l'effet de l'hydrologie sur les flux ont été menées, enfin un suivi sur 4 sites a été réalisé pour étudier la variabilité à l'échelle journalière. Les résultats de ces travaux montrent que la tourbière de La Guette a fonctionné en source de C ($-220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et ce malgré un niveau de nappe élevé. Ils montrent également l'importance de la variabilité spatiale des flux estimés à l'échelle d'un site. Les expérimentations confirment l'importance de l'hydrologie et suggèrent à haut niveau de nappe d'eau des phénomènes liés au transport des gaz. Enfin l'étude de la variabilité journalière montre que la sensibilité de la respiration à la température peut être différente le jour et la nuit et que la synchronisation entre les températures du sol et la respiration peuvent améliorer la représentation de cette dernière.

Mots clés : Tourbière à Sphaignes, flux de CO_2 et CH_4 , bilan de carbone, facteurs biotiques et abiotiques, modélisation

Spatio-temporal variability of Greenhouse gases emissions in a Sphagnum peatland : effects on carbon balance

Peatlands cover only 2 to 3% of the land area but store between 10 and 25% of the soil carbon. The outcome of the anthropic and climatic pressure on these ecosystems is uncertain regarding their functions and storage. A better understanding of these ecosystems is needed to determine the factors and their interactions on greenhouse gas (GHG) emission. This work consist in monitoring GHG emissions and controlling factors in a *Sphagnum* peatland to estimate its carbon balance. Experimentation on mesocosms were carried out to explore the effect of hydrology on the fluxes and a monitoring on 4 sites was made to study the daily variability. Results show that La Guette peatland was a carbon source ($-220 \pm 33 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) in spite of the high water table level. The importance of the spatial variability measured in the site was also demonstrate. The hydrology effect was confirmed by the mesocosms experiments and high water table level shows that gas transport might have an effect. Finally the study of the daily variability show that the temperature sensitivity of the respiration might be different between day and night and that synchronising soil temperatures and respiration can improve the respiration representation.

Keywords : *Sphagnum* peatland, CO_2 and CH_4 fluxes, carbon balance, biotic and abiotic factors



LPC2E/CNRS
3A, Avenue de la Recherche Scientifique
45071 Orléans cedex 2
France

